

Jahresberichte
des Naturwissenschaftlichen
Vereins in Wuppertal



HEFT

36

Wuppertal 1983

Probleme der Taxonomie, Verbreitung und Vermehrung
europäischer und mediterraner Orchideen

Titelbild: *Serapias cordigera* L. ssp. *neglecta* (de Not.) Rouy
(Aquarell: TOUSSAINT-KLOPFENSTEIN)

Jahresberichte
des Naturwissenschaftlichen Vereins
in Wuppertal

Heft 36

Probleme der Taxonomie,
Verbreitung und Vermehrung
europäischer
und mediterraner Orchideen

Redaktion:

Karlheinz Senghas

und

Hans Sundermann

Wuppertal 1983

Herausgegeben am 21. März 1983

Dieses Heft stellt den erweiterten Bericht über die „7. Wuppertaler Orchideen-Tagung“ und damit die Fortsetzung der Sonderhefte „Probleme der Orchideengattung Ophrys“ (1964), „Probleme der Orchideengattung Dactylorhiza“ (1968), „Probleme der Orchideengattung Epipactis“ (1970), „Probleme der Orchideengattung Orchis“ (1972), „Die Orchideen der Randgebiete des europäischen Florenbereiches“ (1977) und „Probleme der Evolution bei europäischen und mediterranen Orchideen“ (1980) dar.

Das Heft erscheint gleichzeitig als Sonderheft der Zeitschrift „Die Orchidee“, Organ der Deutschen Orchideen-Gesellschaft e. V.

An den Satz- und Druckkosten hat sich dankenswerterweise der Landschaftsverband Rheinland beteiligt.

Beide Herausgeber bedanken sich für die Beteiligung an den Satz- und Druckkosten zu diesem Heft durch Herrn ROBATSCH (Klagenfurt) mit DM 500,- und die Landesgruppe Kurpfalz der D.O.G. mit DM 1000,-.

Für die Überlassung der Lithographie zur Farbtafel 1 sind wir dem Arbeitskreis Heimische Orchideen (AHO) Baden-Württemberg zu Dank verpflichtet.

Inhaltsverzeichnis

Programm der 7. Wuppertaler Orchideen-Tagung am 10. und 11. Oktober 1981	6
Liste der Tagungsteilnehmer	7
Orchideengemälde-Ausstellung in Wuppertal	10
Begrüßungsansprache durch D.O.G.-Präsident Emil Lückel	10
H. BAUMANN & S. KÜNKELE: Beiträge zur Taxonomie europäischer und orientalischer Orchideen	12
P. GÖLZ & H.-R. REINHARD: Statistische Untersuchungen an europäischen Orchideen III	17
K. ROBATSCH: Beiträge zur Blütenbiologie und Autogamie der Gattung <i>Epipactis</i>	25
W. TESCHNER: Eine endemische <i>Barlia</i> -Art auf Tenerife	33
K. P. BUTTLER: Die <i>Ophrys ciliata(speculum)</i> -Gruppe, eine Neubewertung (<i>Orchidaceae: Orchideae</i>)	37
T. SCHWARZACHER: Karyotypen und Chromosomenbänderung bei <i>Cephalanthera</i>	58
O. BORSOS: Anatomisch-histochemische Untersuchung der Knollen der Wildorchideen Ungarns	61
H. F. PAULUS & C. GACK: Untersuchungen zur Bestäubung des <i>Ophrys fusca</i> -Formenkreises in Südspanien	65
H. F. PAULUS, C. GACK & R. MADDOCKS: Beobachtungen und Experimente zum Pseudokopulationsverhalten an <i>Ophrys</i> – Das Lernverhalten von <i>Eucera barbiventris</i> ♂♂ an <i>Ophrys scolopax</i> in Südspanien	73
H. MEUSEL & H. D. KNAPP: Ökogeographische Analyse der Areale einiger mediterraner und mediterran-mitteleuropäischer Orchideen	80
U. RÜCKBRODT: <i>Platanthera oligantha</i> Turcz. und <i>Calypso bulbosa</i> (L.) Oakes in Skandinavien	95
G. FAST: Stand und Aussichten bei der Anzucht europäischer Orchideen	97
W. FROSCH: Asymbiotische Vermehrung von <i>Orchis morio</i> mit der ersten Blüte nach 23 Monaten	101
F. REINECKE: Über zwei neue Methoden zur vegetativen Vermehrung von <i>Dactylorhiza fuchsii</i>	105
I. v. RAMIN: Aussaaten von Orchideen auf verschiedenen Agar-Nährböden	109
Dr. Pieter VERMEULEN †	112

Programm der 7. Wuppertaler Orchideen-Tagung am 10. und 11. Oktober 1981

Sonnabend, den 10. Oktober

- 9.30 Eröffnung der Tagung:
G. GURLAND, Oberbürgermeister der Stadt Wuppertal
E. LÜCKEL, Präsident der D.O.G.
Prof. Dr. H. SUNDERMANN, Naturwiss. Verein und Fuhlrott-Museum
- 10.00–11.30 Vorsitz: K. SENGHAS
F. REINECKE, Kiel: Erfahrungen mit bekannten und unbekanntem Vermehrungsmethoden bei einheimischen Orchideen
S. KÜNKELE, Stuttgart, und H. BAUMANN, Böblingen: Beiträge zur Taxonomie europäischer und orientalischer Orchideen
K. P. BUTTLER, Frankfurt: Taxonomische Aspekte zu *Ophrys speculum* Link
- 11.30–12.00 Diskussion
- 14.00–15.30 Vorsitz: H. MEUSEL
G. TAUBENHEIM, Mettmann: Die Gattung *Cephalanthera* im Vorderen Orient*)
T. SCHWARZACHER, Wien: Karyotypen und Chromosomenbänderungen bei *Cephalanthera*
O. BORSOS, Budapest: Anatomisch-histochemische Untersuchungen der Knollen der Wildorchideen Ungarns
- 15.30–16.00 Diskussion
- 16.00–16.30 Kaffeepause
- 16.30–18.00 Vorsitz: H. BAUMANN
P. GÖLZ, Winterthur, und H. R. REINHARD, Zürich: Statistische Untersuchungen an europäischen Orchideen III
W. TESCHNER, Wuppertal: Zum Vorkommen von *Barlia* auf den Kanarischen Inseln
U. RÜCKBRODT, Lampertheim: *Calypso bulbosa* und *Platanthera oligantha* in Skandinavien
K. ROBATSCH, Klagenfurt (vorgelesen von K. SENGHAS): Beiträge zur Blütenbiologie und Autogamie der Gattung *Epipactis*
- 18.00–18.30 Diskussion
- 19.00 Gemeinsames Abendessen in der Bahnhofsgaststätte Wuppertal-Elberfeld

Sonntag, den 11. Oktober

- 9.00–10.00 Vorsitz: P. GÖLZ
H. MEUSEL, Halle/Saale: Verbreitungsmuster mediterraner-mitteleuropäischer Orchideen, vergleichende Betrachtung von Gesamt- und Teilarealen
H. BAUMANN, Böblingen: Vorarbeiten zum OPTIMA-Projekt: Kartierung der mediterranen Orchideen: Die *Dactylorhiza*-Arten der Sektion *Sambucinae**)
- 10.00–10.30 Diskussion

10.30–12.00 Vorsitz: H. SUNDERMANN

H. F. PAULUS und C. GACK, Freiburg i. Br.: Die Pseudokopulation von *Eucera barbiventris* auf *Ophrys scolopax*: Experimente zum Lernverhalten (mit Film)

Prägame Isolation als Kriterium der Artabgrenzung bei *Ophrys*? Untersuchungen des *O. fusca*-Sippenkreises in Südspanien

Super-8-Film zum Thema *Ophrys*-Bestäubung

12.30 Empfang der Referenten durch die Stadt Wuppertal im Ratskeller

14.15–14.45 Diskussion

14.45–16.00 Vorsitz: F. REINECKE

G. FAST, Freising: Stand und Aussichten der gärtnerischen Anzucht von Freiland-Orchideen

W. FROSCH, Dreieich: Asymbiotische Vermehrung von *Orchis morio* mit der ersten Blüte nach 23 Monaten

I. v. RAMIN, Frankfurt: Aussaaten von Orchideen auf verschiedenen Agar-Nährböden

16.00–16.20 Diskussion

16.20–17.00 Kaffeepause

17.00–17.45 Vorsitz: K. SENGHAS

Fragestunde für Tagungsteilnehmer: Kurze Mitteilung von Neufunden und Anfragen an das Gremium

17.45 K. SENGHAS: Schlußworte

*) Manuskript nicht eingegangen

Teilnehmerliste 7. Wuppertaler Orchideen-Tagung

Allenberg, Herbert, Staufenstr. 2, 6232 Bad Soden

Bartosch, Siegfried und Frau, Unter Kirschen 7, 5000 Köln 30

Baumann, Dr. Helmut, Stuttgarter Straße 17, 7030 Böblingen

Beran, Ernst und Frau, Sonnenmatt 12, CH-8136 Gattikon

Beyer, G., Inst. Landwirtschaft. Zool., Universität Bonn, Melbweg 42, 5300 Bonn 1

Billensteiner, H. Franzensbrückenstraße 19/1/2/5, A-1020 Wien

Blaschke, Dr. Franz, Jägerstraße 24, 5810 Witten

Blatt, Heinrich, Liebfrauenring 4, 6360 Friedberg 3

Borsos, Dr. Olga, Illes ú. 25, H-1083 Budapest

Braem, Guido, Aternweg 4, 6335 Laanau 3

Brückner, Dieter, Scharnhorststraße 10, 5880 Lüdenscheid

Brauckmann, Dr. Carsten und Frau, Fuhlrott-Museum, Auer Schulstraße 20, 5600 Wuppertal 1

v. d. Bruck, Georg, Berghauser Straße 52a, 5600 Wuppertal 12

Bölling, Walter, Waldhausweg 14, 4600 Dortmund-Lücklemberg

Born, Dr. Hans, Semerteichstraße 182, 4600 Dortmund 30 (Hörde)

van Bruggen, H. W. E., Linthorst Homanstraat 19, NL-1963 Heemskerk
 Buttler, Dr. Karl, Weberstraße 80, 6000 Frankfurt 1
 Cailliau, Martin, Hof van Riethlaan 15, B-2510 Mortsel (Antwerpen)
 Caspers, Dr. Norbert, Inst. Landw. Zool. Univ. Bonn. Melbweg 42, 5300 Bonn 1
 Diekjobst, Dr. Herbert, Maler-Vogt-Weg 10, 5860 Iserlohn
 Eihardt, Karl-Heinz, Hölgesstraße 4, 6100 Darmstadt
 Errulat, Wilhelm, Poststraße 28, 5650 Solingen-Wald
 Essink, J. und Frau, Jan van Scorellaan 7, NL-1701 VA Heerhugowaard
 Fast, Dr. Gertrud, Mozartstraße 2a, 8050 Freising
 Foerster, Dr. E., Jenaer Straße 3, 4190 Kleve
 Frobin, Dr. W., Woermannweg 3, 4400 Münster
 Frosch, Werner, Höhenweg 8, 6072 Dreieich
 Fukarek, Charlotte, Sperberweg 13, 5600 Wuppertal
 Gack, Dr. Claudia, Inst. f. Biologie II der Univ., Albertstraße 21a, 7800 Freiburg
 Gölz, Peter, Trottenwiesenstraße 25, CH-8404 Winterthur
 Gumprecht, Dr. Reinhard, Hartkirchweg 40, 7800 Freiburg-St. Georgen
 Hegendorf, Herbert, Herscheider Landstraße 57, 5880 Lüdenscheid
 Hestermann, Hildegard, Ruhrstraße 10, 5800 Hagen 1
 Hoffmann, Helmut, Kemmannstraße 10g, 5600 Wuppertal 12
 Hoffmann, Dr. Reinhold und Frau, Zum Pleßbach 36, 4322 Sprockhövel 1
 Houver, Gudrun, Giselastraße 35, 5600 Wuppertal 1
 Jansen, Hans, Süthers Garten 9, 4300 Essen 1
 Kadan, Dr. Helmut, Dittesgasse 1/7, A-1180 Wien
 Kaminsky, Hauptstraße 57, 5830 Schwelm
 Karg, Christian und Frau, Zur Kaisereiche 100, 5600 Wuppertal 12
 Kaubach, Luise, Baumgasse 41/48, A-1030 Wien
 Kellenberger, Dr. W., Erlenstraße 12, CH-5430 Wettingen
 Klein, Dr. Erich, Wiesenweg 50, 3450 Holzminden
 Kratz, Heinrich und Frau, Lübecker Straße 9, 3502 Vellmar
 Kolbe, Dr. Wolfgang, Fuhlrott-Museum, Auer Schulstraße 20, 5600 Wuppertal 1
 Kreuz, C. A. J., Achter den Winkel 281, NL-6372 RP Schaesberg
 Krips, Jean, 28. Rue Michel-Lentz, Esch-Sur-Alzette, Luxemburg
 Künkele, Dr. Siegfried, Blumenstraße 6, 7016 Gerlingen
 Leuthard, Otto, Bächliweg 13, CH-3626 Hünibach
 Liebisch, Wolfgang, Gebbertstraße 146, 8520 Erlangen
 Loos, Willy, Am weißen Turm 3, 6000 Frankfurt 60
 Lückel, Emil, Bornemannstraße 2, 6000 Frankfurt 70
 Ludwigs, Dr. C. J. und Frau, Dürerstraße 11, 4630 Bochum
 Meusel, Prof. Dr. Hermann, Botan. Institut d. Univ., Neuwerk 21, DDR Halle/Saale
 Meyer, Franz-Josef und Frau, Thomasiusstraße 31, 8500 Nürnberg 60
 Milon, Dr. Pierre, F-78570 Chanteloup-les Vignes
 Möritz, Thomas, Sehrbrudeskamp 39, 4690 Herne 1
 Morschek, Karlheinz und Frau, Winkelstraße 4, 4130 Moers
 Moysich, Fritz, Wilhelm-Dreising-Straße 17, 4600 Dortmund 50
 Pasche, Erich jr., Feldstraße 71, 5620 Velbert 11
 Paterny, Ulrich, Buchstraße 37, 6380 Bad Homburg v. d. H.
 Paulus, Prof. Dr. Hannes, Inst. f. Biologie (Zoologie) d. Univ., Albertstraße 21a, 7800 Freiburg
 Pfab, Dr. Wolfgang und Begleiter, Weinbietstraße 25, 6703 Limburgerhof/Pfalz
 Pieper, Rudolf, Essenbacher Straße 6, 8520 Erlangen
 Pieper, Wilfried, Böhler Weg 29, 5600 Wuppertal 2

Pölkemann, Ursula, Hüttenstraße 19, 4006 Erkrath 2
v. Ramin, Ingrid, Heilmannstraße 52, 6000 Frankfurt/M. 50
Rechenberger, Wolfgang und Frau, Leipziger Straße 46, 4020 Mettmann
Reinecke, Fritz, Achterkamp 103, 2300 Kiel
Reinhard, Hans, Probesteistraße 77, CH-8051 Zürich
Reschke, Dr. Carl, Am Bruch 32, 53553 Mechernich
Robertz, A. und Frau, Mittelstraße 17, 4060 Viersen
Rückbrodt, Dietrich und Ursula, Europaring 22, 6840 Lampertheim
Salkowski, Hans-Erich, Mittelstraße 81, 5450 Neuwied 1
Schiel, Kurt und Begleiter, Am Sauerwinkel 84, 3000 Hannover 91
Schmid-Fisler, Walter, Obermattstraße 75, CH-8330 Pfäffikon ZH
Schmidt, Michael, Untergrünwaldstraße, 5600 Wuppertal 1
Schmidt, Wolfgang, Hegelstraße 9, 7410 Reutlingen
Schneider, Kurt, Heidter Berg 61, 5600 Wuppertal 2
Schulz, Hartmut und Frau, Franz-Liszt-Straße 4, 6335 Lahnau 3
Schumacher, Dr. Wolfgang und Begleiter, Steinfelder Weg 3, 5376 Nettersheim-Marmagen
Schwarzacher, Trude, Botanisches Institut d. Univ., Rennweg 14, A-1030 Wien
Schweikert, Ansgar, Düsseldorfer Straße 223 A, 4130 Moers
Senghas, Dr. Karlheinz, Botanischer Garten der Universität, 6900 Heidelberg
Sundermann, Prof. Dr. Hans, Am Nordpark 7, 5600 Wuppertal 2
Stieglitz, Wolf, Wilhelmstraße 141, 5603 Wülfrath
Ströhle, Wolfgang und Frau, Hegelstraße 22, 7174 Großbottwar
Taubald, Marie-Luise, Untergrünwalder Straße, 5600 Wuppertal 1
Taubenheim, Gerd, Diepensiepen 20 A, 4020 Mettmann
Toussaint-Klopfenstein, Ph. und Frau E., Rue J. B. Serkeyn 25, B-1090 Bruxelles
Trettin, Werner, Lortzingstraße 13, 4970 Bad Oeynhausen
Tyteca, Daniel und Frau, Chemin Du Cramignon 1, B-1348 Louvain-La-Neuve
Uphoff, Prof. Dr. Wilhelm, Fachhochschule Kiel, Legienstraße 35, 2300 Kiel
Vöth, Walter, Haydngasse 29, A-2340 Mödling
Waldmann, Heinrich, Steubenstraße 25, 3500 Kassel
Wenker, Dieter, Löttringhauser Str. 86, 4600 Dortmund 50
Wenzel, Editha, Mühlenstraße 8, 5608 Radevormwald
Westphal, Hans, Am Sternkamp 4, 3320 Salzgitter 31
Wiefelspütz, Dr. Wolfgang, Hansa-Allee 26, 5860 Iserlohn
van Wieringen, G. J. und Frau, Klimopstraat 18, NL-6543 SK Nymegen
Willumeit, Roland und Frau, Heidelberger Landstraße 179, 6100 Darmstadt-Eberstadt
Wirth, Dr. Hans Wolfgang, Wendelsfernstraße 12, 6200 Wiesbaden
Woike, Dr. Siegfried, Alsenstraße 5, 5657 Haan/Rhld.
Wolowski, Günther, Lenastraße 12, 4300 Essen 1
Zaiss, Heinz-Werner, Hans-Geiger-Straße 49, 8520 Erlangen
Ziegan, Karl und Frau, Potsdamer Straße 180, 1000 Berlin 30

Orchideengemälde-Ausstellung in Wuppertal

– Zum Titelbild –

Die Ausstellung „Aquarelle einheimischer Orchideen“ mit den ausgezeichneten Kunstwerken von Frau E. TOUSSAINT-KLOPFENSTEIN war der ästhetische Höhepunkt der 7. Wuppertaler Orchideentagung. Frau TOUSSAINT-KLOPFENSTEIN, deren Aquarelle schon auf mehreren Veranstaltungen in Belgien, Luxemburg und Frankreich gezeigt wurden, hatte sich bereit erklärt, für unsere Tagung und für eine Sonderausstellung des Fuhlrott-Museums etwa 50 ihrer Bilder zur Verfügung zu stellen. Unser besonderer Dank gilt ihr und ihrem Gatten, die beide gemeinsam den An- und Abtransport der gerahmten großformatigen Gemälde (ca. 60 x 45 cm) auf eigene Kosten durchführten.

Die Aquarelle bieten ein breites Spektrum der in der Flora Europas vertretenen Orchideengattungen und -arten. Die Bilder enthalten jeweils die gesamte Pflanze in ihrer natürlichen Umgebung, d. h. mit einigen weiteren Arten der Begleitflora sowie vergrößerte Detailzeichnungen der Blüten und Früchte und die unterirdischen Organe.

Die Werke sind durch Feinfühligkeit und Kombinationsgabe der Künstlerin sowie durch sachliche Klarheit ausgezeichnet. Jedes für sich ist ein ästhetischer Genuß, der gleichzeitig eine Fülle von Informationen über die jeweilige Pflanze enthält. Bei der Betrachtung wird die große Liebe zum dargestellten Objekt spürbar.

Elisa KLOPFENSTEIN wurde 1921 in Mechelen/Belgien geboren; ihre künstlerische Begabung wurde schon im Alter von 10 Jahren erkannt. Sie studierte sieben Jahre an Kunstakademien in Mechelen und Brüssel und war dann als Zeichenprofessorin an der Pädagogischen Hochschule in Brüssel tätig. Nachdem Frau KLOPFENSTEIN 1969 ihren Beruf teilweise aufgegeben hatte, widmete sie sich der Gestaltung botanischer Aquarelle. Sie zeichnete schwerpunktmäßig einheimische Orchideen an ihren natürlichen Standorten, wobei sie wissenschaftlich besonders durch ihren Gatten Dr. Ph. TOUSSAINT unterstützt wurde.

Es bleibt zu hoffen, daß Frau TOUSSAINT-KLOPFENSTEIN noch viele weitere solcher ansprechender und gleichzeitig lehrreicher Kunstwerke erschaffen wird und daß ihre Aquarelle einer breiten Öffentlichkeit zugänglich gemacht werden können! Die „Nationale Plantentuin van Belgie“ hat beschlossen, eine größere Anzahl der Aquarelle zu drucken.

Hans Sundermann

Begrüßungsansprache des Präsidenten der Deutschen Orchideen-Gesellschaft, Herrn Emil Lückel

Herr Oberbürgermeister, meine Damen und Herren!

Im Namen des Vorstandes der Deutschen Orchideen-Gesellschaft begrüße ich Sie sehr herzlich. Unser besonderer Dank gilt der Stadt Wuppertal für die Gastfreundschaft und die mannigfache Unterstützung, die uns zum wiederholten Male zuteil wird, desgleichen dem Naturwissenschaftlichen Verein Wuppertal, insbesondere Herrn Dr. KOLBE und Herrn Prof. SUNDERMANN und allen ihren Mitarbeitern als bewährten Ausrichtern dieser Wuppertaler Orchideen-Tagungen. Unser Dank gilt auch Frau TOUSSAINT-KLOPFENSTEIN für ihre herrliche Ausstellung von Orchideenbildern. Dank sagen aber möchte ich auch Ihnen allen, den Vortragenden und Gästen, denn nur durch Ihre aktive Teilnahme letztlich wird ja eine Tagung wie diese überhaupt möglich.

Viele von uns nehmen ja, solange es diese Tagungen hier gibt, regelmäßig daran teil; einige aus diesem ständigen Kreis haben sich für die heutige Tagung entschuldigt. Leider aber auch werden zwei Orchideenfrende nicht mehr unter uns sein können, denen unser aufrichtiges Gedenken gilt, die so vieles zur Erforschung unserer europäischen Orchideen beigetragen haben, und die von uns gegangen sind:

Prof. Dr. SOÓ und Dr. h.c. Erich NELSON.

Probleme der Evolution bei europäischen und mediterranen Orchideen war das Thema der vorigen Tagung. Sie war damit erstmals nicht bestimmten Sippen dieser Orchideen gewidmet, sondern einem übergeordneten biologischen Aspekt von grundlegender Bedeutung. Denn so sehr auch alte und neue Systematiker der Orchideenkunde behaupten, bei der Aufstellung oder Einteilung der Sippen phylogenetische Maßstäbe anzulegen, so wenig werden die meisten von ihnen dem bei ihrem Tun gerecht. Deshalb gaben einige Beiträge der letzten Tagung eine erfreulich frische Brise. Eine solche frische Brise aus ganz anderer Richtung zeichnet sich verstärkt auf dieser 7. Tagung ab. Unter der Vielfalt sehr interessanter Themen über die Probleme bei europäischen und mediterranen Orchideen haben wir zunächst wiederum Vorträge über Forschungsgebiete, die über die rein morphologische Betrachtungsweise hinaus wesentlich zur Systematik beitragen können. Ich meine aber insbesondere auch die Vorträge über Aussaat, Anzucht und Kultur dieser Orchideen: Ein aktuelles Thema, in einer Zeit, in der so viel über die Erhaltung unserer Orchideen geredet wird, manches auch an einer wirklichkeitsnahen Lösung vorbei. Die ideale Maßnahme wäre zweifellos der Schutz der natürlichen Vorkommen. Ein solcher Biotopschutz kann aber nur sinnvoll sein, wenn hinreichend große Gebiete erhalten werden könnten, und das auf lange Zeiten in die Zukunft. Dieses Ziel erscheint mir zu schön um wahr zu sein.

Gewiß, wir können Gesetze, Verbote erlassen für Handel, Ausfuhr, Einfuhr von Orchideen, Strafen androhen und verhängen für die Entnahme von Orchideen aus der Natur. Aber wir können damit nicht langfristig Einhalt gebieten der zunehmenden Zerstörung natürlicher Lebensräume durch rapide wachsende Weltbevölkerung und Industrialisierung, die früher oder später auch das letzte Stückchen heute noch unberührter Natur erreichen wird.

Wir müssen die Utopie eines passiven Naturschutzdenkens überwinden, ehe es zu spät ist. Nur aktive Maßnahmen können unsere Orchideen, ob europäische oder tropische, auf Dauer gesehen der Nachwelt erhalten; erhalten für diejenigen, die sich einfach nur daran erfreuen möchten, erhalten aber auch für die wissenschaftliche Forschung.

Wichtige Beiträge zur aktiven Erhaltung der Orchideen, insbesondere auch der europäischen, sind Aussaat, Anzucht und Kultur bis hin zur blühenden Pflanze. Das ist keine Utopie, wie Vorträge auf dieser Tagung zeigen. Erfolgreiche Kultur, auch bei europäischen Orchideen, ist möglich, wenn sie von verantwortungsvollen Menschen in Angriff genommen wird. Maßnahmen in dieser Richtung verdienen die Förderung durch alle, die es ernst meinen mit einem realisierbaren Artenschutz.

Unsere Orchideen sind so interessante Geschöpfe der Natur, daß sie uns immer wieder neue Fragen aufgeben. Antworten darauf finden aber werden wir nur durch selbstlose Zusammenarbeit. In diesem Sinne wünsche ich der Tagung einen erfolgreichen Verlauf.

Beiträge zur Taxonomie europäischer und orientalischer Orchideen

I. Einleitung

Anlässlich der 6. Wuppertaler Orchideentagung am 21. und 22. Oktober 1978 ist das OPTIMA-Projekt zur Kartierung der mediterranen Orchideen vorgestellt worden (BAUMANN & KÜNKELE 1979, 1980). Das zentrale Ziel dieses Projektes ist die Herausgabe eines Verbreitungsatlanten über die mediterranen Orchideen im 50-km-UTM-Raster. Unabdingbare Grundvoraussetzung eines solchen internationalen Unternehmens stellt eine weitgehend stabilisierte Nomenklatur dar. Die ursprüngliche, von den Verhältnissen in Mitteleuropa ausgehende Annahme, diese Voraussetzungen seien nach dem Erscheinen von Band 5 der „Flora Europaea“ (TUTIN et al. 1980) auch im mediterranen Raum gegeben, war unzutreffend.

Das Sekretariat des OPTIMA-Projekts hat sich daher notgedrungen entschlossen, eine Überprüfung der taxonomischen Grundlagen selbst durchzuführen. Nachdem die letzte grundlegende Bearbeitung der europäischen Orchideen über 130 Jahre zurückliegt (REICHENBACH f. 1851), handelt es sich dabei um Vorarbeiten, die mehrere Jahre in Anspruch nehmen werden. Ziel dieses Unternehmens ist die Aufklärung der korrekten Namen der von dem OPTIMA-Projekt erfaßten Sippen. Dieses Ziel soll durch eine formale und inhaltliche Überprüfung aller Namen von Arten und Bastarden der in Europa und seinen Randgebieten vorkommenden Orchideen erreicht werden.

Die nachfolgende Übersicht faßt die Ergebnisse der bisherigen Überprüfungen in zwei Gruppen zusammen. Die erste Gruppe betrifft die Aufklärung korrekter Namen und ihrer Synonyme. In der zweiten Gruppe werden neue Namen zusammengefaßt. Für beide Gruppen werden die Literaturstellen angegeben, die die näheren Begründungen enthalten. Eingehende Beschreibungen der Taxa und die Darstellung ihrer derzeit bekannten Verbreitung können BAUMANN & KÜNKELE (1982a) entnommen werden.

II. Aufklärung korrekter Namen und ihrer Synonyme

1. *Dactylorhiza euxina* (Nevski) H. Baumann & Künkele 1981.

Bas.: *O. euxina* Nevski 1935.

= *Orchis monticola* ssp. *caucasica* Klinge 1898.

= *O. caucasica* (Klinge) Lipsky 1899, nom. illeg. (non Regel 1869).

= *D. caucasica* Soó 1962.

Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1981b: 235–237.

Es ist noch ungeklärt, ob *D. euxina* (Nevski) Czer., Pl. vasc. URSS: 308. 1981 prioritätsberechtigigt ist.

2. *Dactylorhiza flavescens* (K. Koch) J. Holub 1976.

Bas.: *Orchis flavescens* K. Koch 1849, emend. Nevski 1935.

= *O. tenuifolia* K. Koch 1849.

= *O. mediterranea* ssp. *georgica* Klinge 1898.

= *O. georgica* (Klinge) Lipsky 1899.

Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1981b: 237–240.

3. *Dactylorhiza gervasiana* (Tod.) H. Baumann & Künkele 1981.

Bas.: *Orchis gervasiana* Tod. 1842, emend. H. Baumann & Künkele 1981.

= *O. bonanniana* Tod. 1842.

= *O. macrostachys* Tin. 1846.

Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1981d: 346–349.

4. **Dactylorhiza markusii** (Tin.) H. Baumann & Künkele 1981.
 Bas.: *O. markusii* Tin. 1846, emend. H. Baumann & Künkele 1981.
 = *Orchis sulphurea* Link 1806, nom. nud.
 = *O. sicula* Tin. 1846.
 = *O. siciliensis* (Klinge) A. W. Hill 1938.
 = *D. sulphurea* Franco 1978 p.p., nom. inval.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1981e: 461–467.
5. **Dactylorhiza osmanica** (Klinge) Soó 1962.
 Bas.: *Orchis orientalis* ssp. *osmanica* Klinge 1898.
 = *O. orientalis* ssp. *cilicica* Klinge 1898 p.p.
 = *O. osmanica* (Klinge) Lipsky 1899.
 = *O. cataonica* H. Fleischm. 1914.
 = *O. cilicia* (Klinge) R. Schlechter 1927.
 = *O. holocheilos* (Boiss.) Soó 1927 p.p.
 = *D. elata* ssp. *anatolica* E. Nelson 1979.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1981b: 225–234.
6. **Dactylorhiza romana** (Sebast.) Soó 1962.
 Bas.: *O. romana* Sebast. 1813.
 = *Orchis bracteata* Ten. 1811, nom. illeg.
 = *O. pseudosambucina* Ten. 1815.
 = *O. lucana* Sprengel 1815.
 = *O. mediterranea* Klinge 1898, nom. illeg.
 = *D. sulphurea* Franco 1978 p.p., nom. inval.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1981e: 467–470.
7. **Dactylorhiza urvilleana** (Steudel) H. Baumann & Künkele 1981.
 Bas.: *O. urvilleana* Steudel 1841.
 = *Orchis saccata* Dum. D'Urv. 1822, nom. illeg. (non Ten. 1811).
 = *O. triphylla* H. Koch 1849, nom. illeg. (non Sprengel 1826).
 = *O. lancibracteata* K. Koch 1849.
 = *O. affinis* K. Koch 1849.
 = *O. cartaliniae* (Klinge) Lipsky 1899.
 = *O. pontica* H. Fleischm. & Hand.-Mazz. 1909.
 = *O. amblyoloba* Nevski 1935.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1981b: 240–250.
8. **Ophrys araneola** Reichenb. 1830.
 = *Ophrys tommasinii* Vis. 1851.
 = *O. litigiosa* E. G. Camus 1896.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1981a: 287–299.
9. **Ophrys cilicica** R. Schlechter 1923.
 = *Ophrys kurdica* D. & U. Rueckbrodt 1975.
 = *O. kurdistanica* Renz 1978.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1982b: 213–214.
10. **Ophrys delphinensis** O. & E. Danesch 1972 (pro hybr.).
 Literatur: BAYER et al. 1978: 129.
11. **Ophrys doerfleri** H. Fleischm. 1925.
 = *Ophrys cretica* (Vierh.) E. Nelson 1962.
 Literatur: KÜNKELE 1980: 292–294.

12. **Ophrys dyris** Maire 1931.
Literatur: BAUMANN & DAFNI 1981b: 134–137.
13. **Ophrys episcopalis** Poir. 1816.
= *Ophrys holosericea* ssp. *maxima* (H. Fleischm.) Greuter 1967.
Literatur: KÜNKELE 1980: 286–288.
14. **Ophrys fleischmannii** Hayek 1926.
= *Ophrys heldreichii* H. Fleischm. 1925, nom. illeg.
Literatur: BAUMANN & DAFNI 1981b: 131–134.
15. **Ophrys oestrifera** M.-Bieb. 1808, emend. M.-Bieb. 1819.
1. **ssp. oestrifera**
= *Ophrys cornuta* Steven in M.-Bieb. 1808.
= *O. bicornis* Sadler 1836.
= *O. scolopax* ssp. *cornuta* (Steven) E. G. Camus 1908, nom. illeg. (non Barla 1868).
 2. **ssp. bretifera** (Steven) K. Richter 1890.
= *Ophrys bretifera* Steven in M.-Bieb. 1808.
(*O. scolopax* auct.).
Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1982b: 209–216.
16. **Ophrys omegaifera** H. Fleischm. 1925.
Literatur: BAUMANN & DAFNI 1981b: 130–131.
17. **Ophrys phrygia** H. Fleischm. & Bornm. 1923.
Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1982b: 214–215.
18. **Ophrys transhyrcana** Czerniak. 1923.
= *Ophrys sintenisii* H. Fleischm. & Bornm. 1923.
= *O. adonidis* A. Camus & Gombault 1950.
Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1981d: 362–363.
19. **Ophrys umbilicata** Desf. 1807.
= *Ophrys carmeli* H. Fleischm. & Bornm. 1923.
= *O. dinsmorei* R. Schlechter 1923.
= *O. orientalis* (Renz) Soó 1931.
Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1981c: 295–301.
20. **Ophrys vernixia** Brot. 1804.
= *Ophrys speculum* Link 1800, nom. illeg.
= *O. ciliata* Biv.-Bern. 1806.
= *Arachnites speculum* Tod. 1842.
Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1981d: 352–354.
21. **Orchis langei** K. Richter 1890 (pro hybr.).
= *Orchis hispanica* A. & Ch. Nieschalk 1970.
Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1981d: 354–358.

III. Neue Artnamen

1. **Dactylorhiza nieschalkiorum** H. Baumann & Künkele 1981.
Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1981b: 258–260.
2. **Epipactis greuteri** H. Baumann & Künkele 1981.
Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1981d: 341–346.

3. **Himantoglossum adriaticum** H. Baumann 1978.
Literatur: BAUMANN 1978: 171.
4. **Ophrys candica** (E. Nelson ex Soó) H. Baumann & Künkele 1981.
Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1981d: 349–350.
5. **Ophrys elegans** (Renz) H. Baumann & Künkele 1981.
Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1981d: 350–351.
6. **Ophrys flavomarginata** (Renz) H. Baumann & Künkele 1981.
Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1981c: 301–302.
7. **Orchis dinsmorei** (R. Schlechter) H. Baumann & Dafni 1981.
Literatur: BAUMANN & DAFNI 1981a: 311–323.
8. **Orchis israelitica** H. Baumann & Dafni 1980.
Literatur: BAUMANN & DAFNI 1979: 249–268.
9. **Orchis lokiana** H. Baumann 1982.
Literatur: BAUMANN 1982: 242–246.
10. **Orchis syriaca** Boiss. ex H. Baumann & Künkele 1981.
Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1981d: 351–352.
11. **Platanthera kuenkelei** H. Baumann 1981.
Literatur: BAUMANN 1981: 117–122.

Danksagung

Wesentliche Teile der Bearbeitungen beruhen auf der Benutzung der Herbarien und Bibliotheken des Botanischen Instituts der Universität Wien (Leiter: Prof. Dr. E. EHRENDORFER) und des Naturhistorischen Museums in Wien, Abt. Botanik (Leiter: Univ.-Doz. Dr. RIEDL). Für die großzügige Unterstützung unserer Bemühungen gilt diesen Herren unser besonderer Dank. Herzlichen Dank schulden wir ferner den Herren Univ.-Doz. Dr. NIKLFELD, Dr. GUTERMANN und Dr. KRENDL, Wien, Dr. SEYBOLD, Ludwigsburg, und Herrn Prof. Dr. W. GREUTER, Berlin.

Hinweis der Schriftleitung:

Das AHO-Mitteilungsblatt kann – soweit noch vorrätig – bei Herrn Otto FELDWEIG, Schönbühlstraße 1, D-7400 Tübingen 1, zum Preis von 10,– DM/Heft (4 Hefte/Jahr) bezogen werden.

Literatur:

- BAUMANN, H.: *Himantoglossum adriaticum* spec. nov. – eine bislang übersehene Riemenzunge aus dem zentralen nördlichen Mittelmeergebiet. – *Die Orchidee* **29**: 165–172, 1978.
- : *Platanthera kuenkelei* H. Baumann spec. nov. – eine neue endemische Art aus Nordwestafrika. – *Mitt.Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **13**: 116–130, 1981.
- : *Orchis lokiana* H. Baumann spec. nov. – eine neue endemische Art aus Nordostalgerien. – *Mitt.Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **11**: 241–260, 1982.
- BAUMANN, H. & A. DAFNI: *Orchis israelitica* spec. nov. – eine neue endemische Art aus Israel. – *Mitt.Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **11**: 249–282, 1979.
- : *Orchis dinsmorei* (R. Schlechter) comb. et stat. nov. – eine eigenständige Art aus dem *Orchis laxiflora*-Komplex. – *Mitt.Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **13**: 311–336, 1981 (a).
- : Differenzierung und Arealform des *Ophrys omegaifera*-Komplexes im Mittelmeergebiet. – *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* **19**: 129–153, 1981 (b).
- BAUMANN, H. & V. HOFFMANN: Ein Beitrag zur Sippendifferenzierung innerhalb des *Orchis mascula-provincialis*-Komplexes im westlichen Mittelmeergebiet. – *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **33**: 69–101, 1980.

- BAUMANN, H. & S. KÜNKELE: Das OPTIMA-Projekt zur Kartierung der mediterranen Orchideen. – Mitt.Bl. Heim. Orch. Baden-Württ. **11**: 12–53, 1979.
- : Das OPTIMA-Projekt zur Kartierung der mediterranen Orchideen. – Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal **33**: 146–163, 1980.
- : *Ophrys araneola* Reichenb. – ein übersehener Artnamen der mitteleuropäischen Orchideenflora. – Mitt.Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **12** (1980): 287–303, 1981 (a).
- : Beiträge zur Taxonomie orientalischer *Dactylorhiza*-Arten. – Mitt.Bl. Heim. Orch. Baden-Württ. **13**: 220–266, 1981 (b).
- : *Ophrys umbilicata* Desf. – eine gute, aber falsch interpretierte *Ophrys*-Art aus dem östlichen Mittelmeergebiet. – Mitt.Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **13**: 285–310, 1981 (c).
- : Beiträge zur Taxonomie europäischer Orchideenarten. – Mitt.Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **13**: 337–374, 1981 (d).
- : Beiträge zur Nomenklatur und Verbreitung der mediterranen *Dactylorhiza*-Arten der Sektion *Sambucinae*. – Mitt.Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **13**: 455–478, 1981 (e).
- : Die wildwachsenden Orchideen Europas. Stuttgart 1982 (a).
- : Beiträge zur Taxonomie von *Ophrys oestrifera* M.-Bieb. und *Ophrys scolopax* Cav. – Mitt.Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **14**: 204–239, 1982 (b).
- BAYER, M.: Anleitung zur Praxis der Orchideenkartierung. – Mitt.Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **14**, 125–137, 1982.
- BAYER, M., S. KÜNKELE & E. WILLING: Interimskarten zur Verbreitung der südgriechischen Orchideen. – Mitt.Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **10**: 114–216, 1978.
- KÜNKELE, S.: Einführung in die Orchideen-Kartierung und Vorschläge zu ihrer Ausdehnung. – Mitt.Bl. Heim. Orch. Baden-Württ. **8**: 101–153, 1976.
- : Zum Stand der Orchideenkartierung und ihrer Ausdehnung. – Beih. Veröff. Naturschutz u. Landschaftspflege Baden-Württ. **11**: 55–98, 1978.
- : Historischer Überblick zur Erfassung der Orchideen von Kreta. – Mitt.Bl. Heim. Orch. Baden-Württ. **11**: 283–309, 1980.
- KÜNKELE, S. & K. PAYSAN: Die Orchideenflora von Euböa (Griechenland). – Beih. Veröff. Naturschutz u. Landschaftspflege Bad.-Württ. **23**: 7–138, 1981.
- REICHENBACH, H. G. fil.: *Orchideae*. In: REICHENBACH, H. G.: *Flora Germanica recensitae. Icones Florae Germanicae et Helveticae*, vol. **13–14**, Leipzig, 1851.
- SEYBOLD, S.: *Leucorchis* oder *Pseudorchis* – ein ungelöstes Problem? – Mitt.Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **13**: 157–163, 1981.
- TUTIN, T. G. et al: *Flora Europaea*, vol. **5**: London 1980.
- WILLING, B. & E.: Bibliographie über die Orchideen Europas und der Mittelmeerlande 1744–1976. – Willdenowia, Beih. **11**: 3–325, 1977.
- : Index der Verbreitungskarten für die Orchideen Europas und der Mittelmeerlande. – Beih. Veröff. Naturschutz u. Landschaftspflege Bad.-Württ. **14**: 1–163, 1979.

Dr. H. Baumann, Stuttgarter Straße 17, D-7030 Böblingen
Dr. S. Künkele, Blumenstraße 6, D-7016 Gerlingen

Statistische Untersuchungen an europäischen Orchideen III

1. Statistische Grundlagen und Methoden; eine Zusammenfassung

Darüber haben wir an anderen Stellen bereits so ausführlich berichtet und geschrieben, daß wir uns hier auf eine schlagwortartige Zusammenfassung der Auswertungsergebnisse beschränken können:

- Aus den rund 35 bis 40 gemessenen bzw. errechneten quantitativen Pflanzen- bzw. Blütenmerkmalen repräsentativer Stichproben wird die Sippendifferenz zwischen je zwei zu vergleichenden Sippen berechnet. Je größer diese Sippendifferenz ausfällt, desto kleiner ist die Wahrscheinlichkeit einer nahen Verwandtschaft der beiden Sippen.
- Zu den quantitativen Merkmalen hinzu kommt jeweils unabhängig und gleichberechtigt der Vergleich qualitativer Merkmale: Je mehr hochsignifikant verschiedene solche Merkmale die beiden verglichenen Sippen aufweisen, desto kleiner ist die Wahrscheinlichkeit naher Verwandtschaft.
- Wenn es darum geht, Hypothesen über hybride Entstehung von Sippen zu testen, wird die Lage der Merkmale solcher Sippen in Relation zu denjenigen der vermuteten Parentsippen bedeutsam: Je mehr Merkmale der fraglichen Sippe intermediär liegen, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit hybrider Abstammung. (Dies kann übrigens summarisch anhand der Sippendifferenzen oder detailliert für jedes einzelne Merkmal ermittelt werden.)

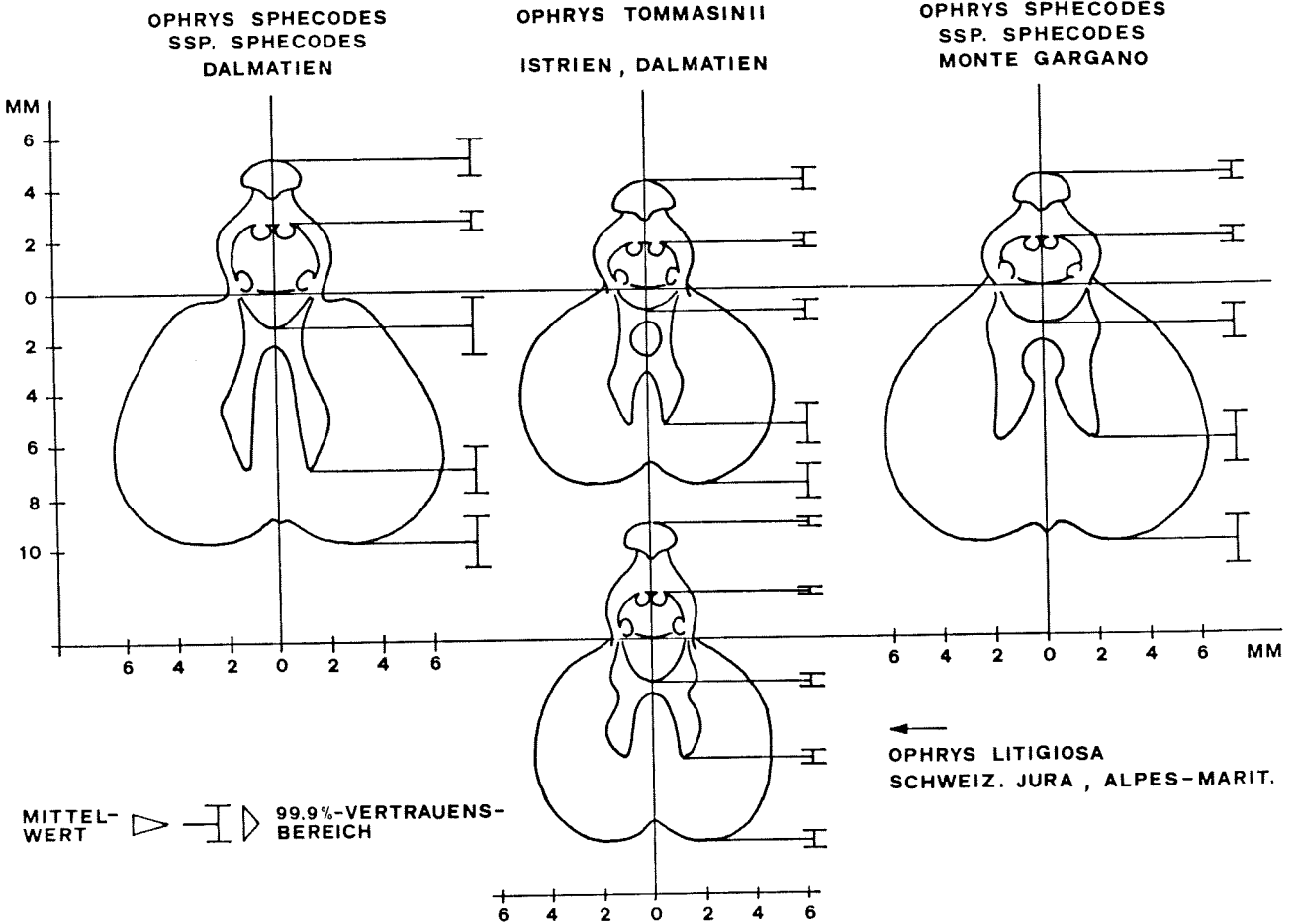
2. Der Komplex *Ophrys litigiosa* – *tommasinii* – *araneola*

Aus Mittel- und Südwesteuropa ist eine kleinblütige, in Mitteleuropa sehr frühblühende *Ophrys*-Sippe unter dem Namen *O. litigiosa* Camus bekannt. Nebst der Kleinblütigkeit und der frühen Blütezeit sind die runde Lippenform, die eher hellbraune Lippenfarbe, der gelbgefärbte Lippenrand und eine durchschnittlich hohe Blütenzahl pro Pflanze charakteristische Merkmale. Aus Jugoslawien kennt man unter dem Namen *O. tommasinii* Visiani eine Sippe, die praktisch denselben Merkmalskomplex aufweist wie *O. litigiosa*. Die statistische Analyse hat nun eindeutig ergeben, daß – mit Ausnahme der Petaldimensionen – keine weiteren signifikant verschiedenen Merkmale zwischen *litigiosa* und *tommasinii* vorliegen: Die Sippendifferenz beträgt rund 20 (eine bei *Ophrys* relativ niedrige Zahl) und ist zudem fast ausschließlich auf die Unterschiede der Petaldimensionen zurückzuführen. Auch im Qualitativen gibt es keinen einzigen weiteren Unterschied von statistischer Signifikanz. Zum Vergleich: Zwischen *O. tommasinii* bzw. *O. litigiosa* einerseits und *O. sphegodes* s. str. andererseits betragen die Sippendifferenzen je mindestens 40. Der beschriebene Befund wird durch Abbildung 1 verdeutlicht: Die aus den jeweiligen Stichprobenmittelwerten der Lippen- und Säulendimensionen konstruierten „Durchschnittsblüten“ sind im übrigen noch durch einige 99,9%-Vertrauensbereiche ergänzt. Das Ergebnis der ganzen Diskussion: *O. litigiosa* und *O. tommasinii* gehören zu ein und demselben Taxon. Wie BAUMANN & KÜNKELE (1980) nachwies, wäre in diesem Fall der älteste Name *O. araneola* Reichenbach für die Gesamtsippe prioritätsberechtigend.

3. *Ophrys tarentina* – ein neues Taxon aus Süditalien (Farbtafel 1, Abb. 1–3, 5)

Vielen Sammlern und Beobachtern ist im Gebiet Ceglie-Taranto schon vor vielen Jahren eine *sphegodes*-ähnliche Sippe aufgefallen, die aber in vielen augenfälligen Merkmalen von den übrigen *sphegodes* s.l.-Sippen (z. B. ssp. *sphegodes*, ssp. *sicula*, *garganica*, aber auch *atrata*) deutlich abweicht: Ihre Lippenfarbe ist dunkler, es finden sich kaum Höcker auf der Lippe, die Malzeichnung ist oft aufgelöst und von der Lippenbasis getrennt; ferner ist eine starke Randbehaarung des meist gelben Lippenrandes zu beobachten, und etwa 50 % der Blüten sind drei-

Abb. 1: Lippen- und Säulenformen zu einigen Vertretern von *O. sphegodes* agg., konstruiert aus den Mittelwerten.



lappig. Viele dieser Merkmale treten in ähnlicher Kombination auch bei *O. lunulata* Parl. auf, so daß wir an die Hypothese einer hybriden Abstammung dieser Sippe (zwischen *O. sphegodes* s.l. und *O. lunulata*) denken mußten. Die statistische Auswertung machte überraschend klar deutlich, daß es sich hier um ein gutes, eigenständiges Taxon handelt (in der Zwischenzeit beschrieben als *O. tarentina* Goelz & Reinhard, 1982), welches mit hoher Wahrscheinlichkeit nicht hybrider Abstammung ist. Die graphische Darstellung der Sippendifferenzen in Abbildung 2 zeigt, daß es sich bei *O. tarentina* um eine Art aus dem *sphegodes*-Aggregat handelt, läßt sie sich doch maßstäblich korrekt in der „*sphegodes*-Ebene“ unterbringen, während *O. lunulata* weit außerhalb dieser Ebene liegt, was u. a. gegen eine hybride Abstammung von *O. tarentina* spricht. Die Lippendarstellungen von Abbildung 3 – wieder durch die Stichprobenmittelwerte konstruiert – machen die Abweichungen von *O. tarentina* von *O. sphegodes* augenfällig und demonstrieren auch die doch nicht zu übersehende Ähnlichkeit mit *O. lunulata*.

Eine weitere stützende Beobachtung, welche den eigenen Status von *O. tarentina* zusätzlich belegt: Wir konnten zufällig den Bestäuber dieser Sippe belegen. Es handelt sich um Männchen von *Osmia tricornis* (Farbtafel 1, Abb. 5). Die übrigen Arten und Unterarten aus dem *sphegodes*-Aggregat werden (nach KULLENBERG) fast ausschließlich durch *Andrena*- und *Colletes*-Arten bestäubt.

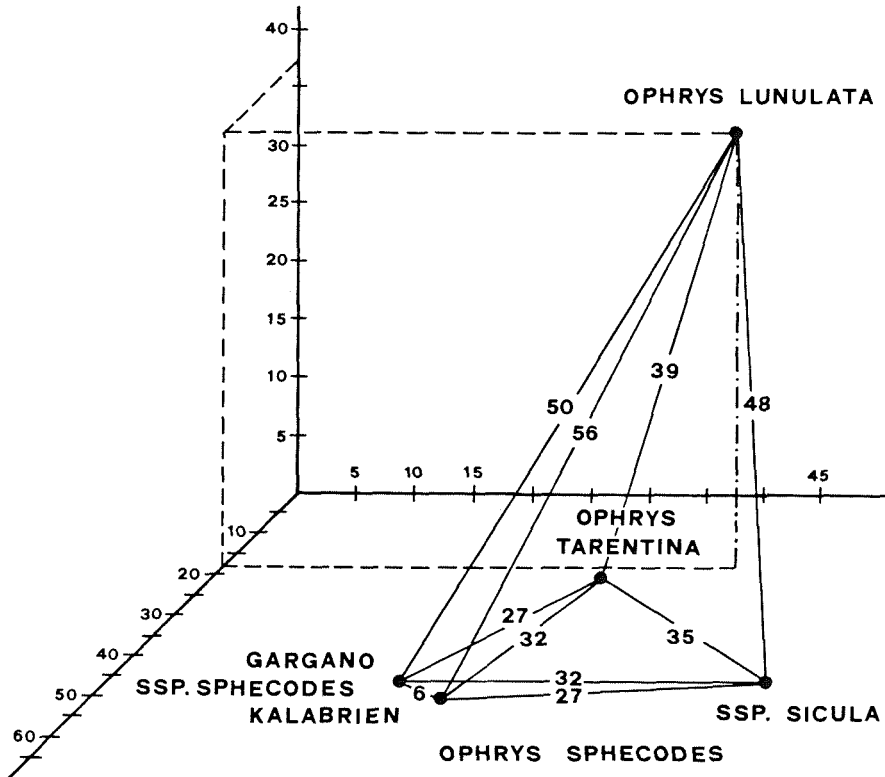
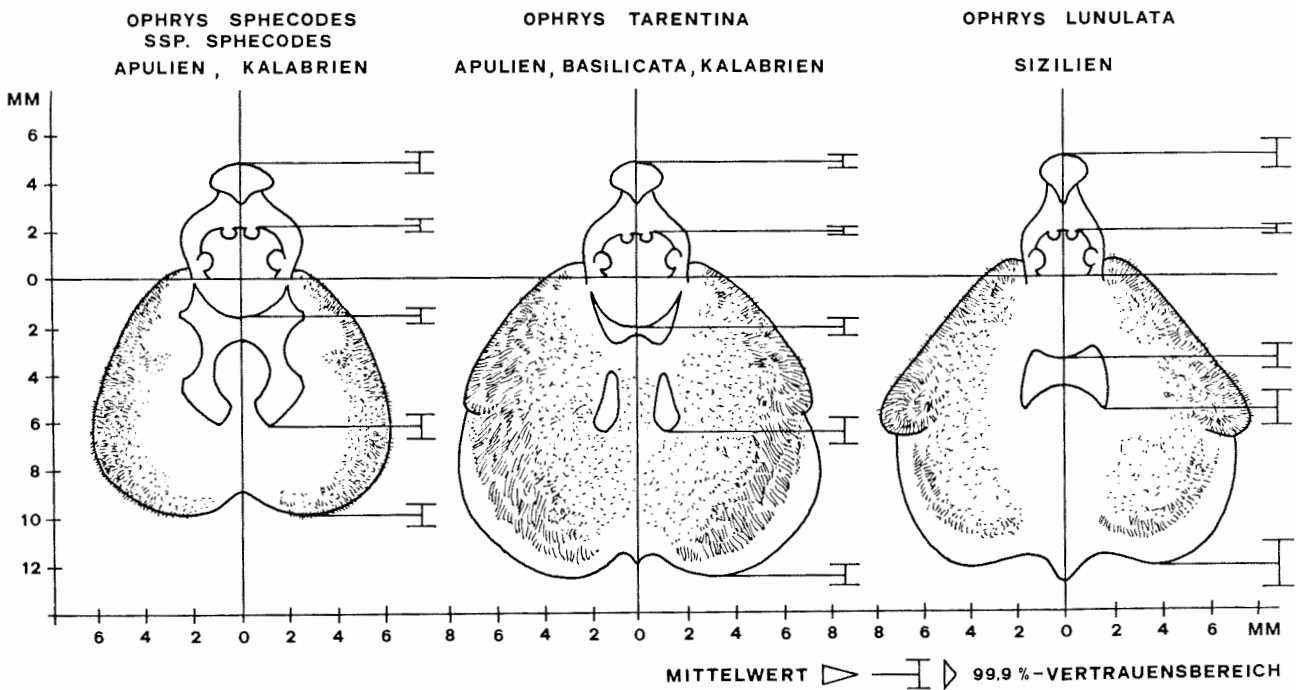


Abb. 2: Graphische Darstellung der Sippendifferenzen zwischen *O. sphegodes* ssp. *sphegodes*, ssp. *sicula*, *O. tarentina* und *O. lunulata*.

Abb. 3: Lippen- und Säulenformen zu *O. sphecodes* ssp. *sphcodes*, *O. tarentina* und *O. lunulata*, konstruiert aus den Stichprobenmittelwerten.



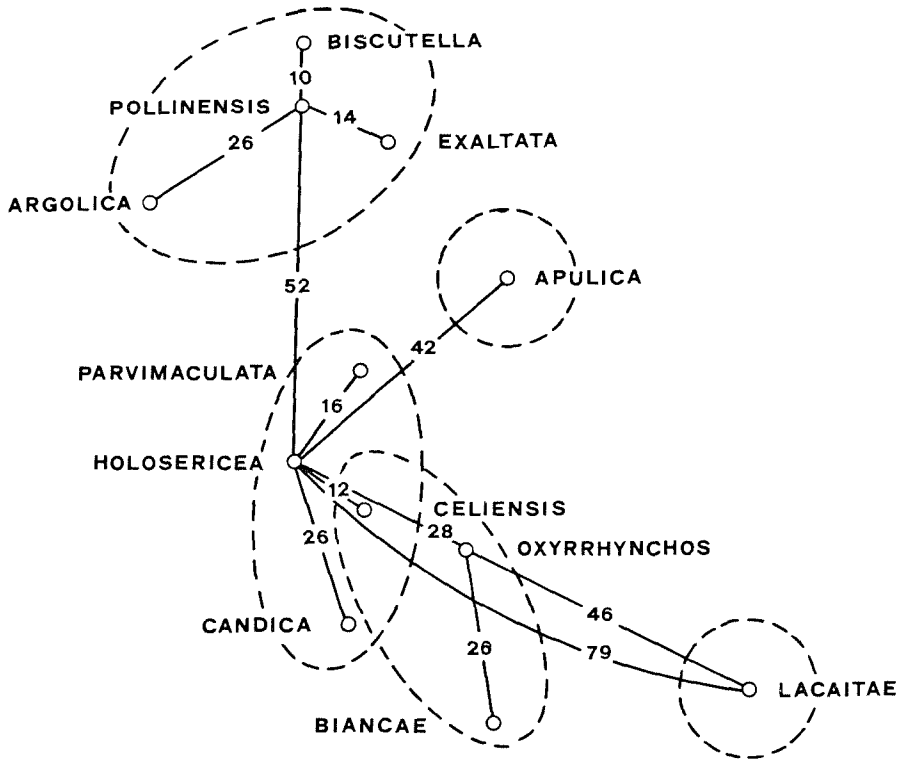


Abb. 4: Arten und Artengruppen um den *O. holosericea*-Komplex. Natürliche Gliederung aufgrund der Sippendifferenzen.

Das Areal von *O. tarentina* reicht aus dem Raum Fasano über das Gebiet von Taranto-Möttola (wo der Verbreitungsschwerpunkt liegen dürfte) weiter südwestwärts bis in die Räume Meta-ponto und Castrovillari in Kalabrien.

4. Der Komplex von *O. holosericea sensu latissimo*

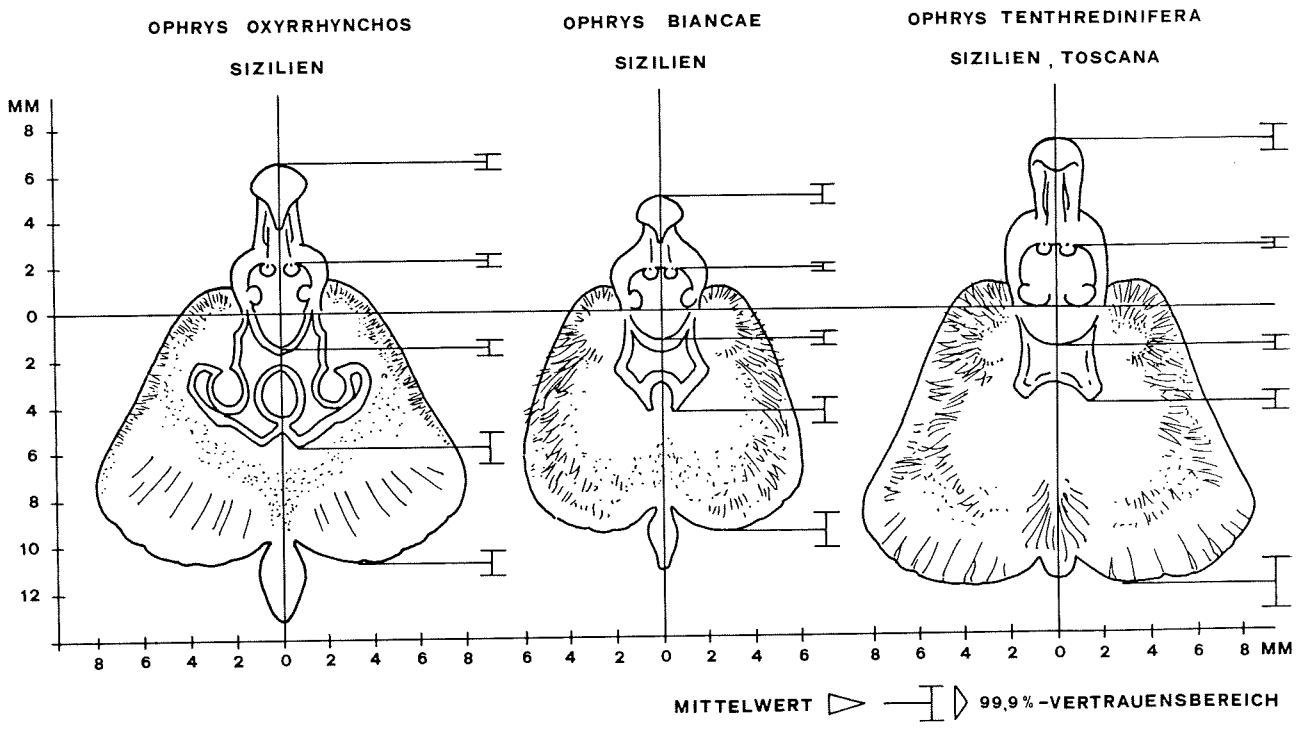
Was bisher von vielen Autoren alles dem *O. holosericea*-Aggregat im weitesten Sinne zugeordnet worden ist, zerfällt nach unseren statistischen Untersuchungen deutlich, ganz natürlich und fast ohne Überschneidungen in 5 Arten(gruppen) (hierzu Abbildung 4 mit vielen bedeutsamen Sippendifferenzen).

- I *O. holosericea* mit den ssp. *holosericea*, *parvimaculata* und *O. candica*
- II *O. apulica*
- III *O. oxyrhynchos* und *O. biancae*
- IV *O. lacitae*
- V *O. biscutella* und *O. exaltata*

Zu den einzelnen Gruppen nun wieder einige präzisierende Bemerkungen:

- I *O. holosericea* (Burm. f.) W. Greuter ssp. *holosericea* und ssp. *parvimaculata* (O. & E. Danesch)
O. & E. Danesch weisen im quantitativen Bereich nur kleine Differenzen auf; die Hauptunter-

Abb. 5: Lippen- und Säulenformen zu *O. oxyrhynchus*, *O. biancae* und *O. tenthredinifera*, konstruiert aus den Stichprobenmittelwerten.



schiede liegen mehr im Qualitativen. Etwas größer sind die meßbaren Differenzen zwischen ssp. *holosericea* und *O. candica* (Nelson ex Soó) H. Baumann & Künkele. Letztere ist in fast allen Blütenteilen – am augenfälligsten bei den Petalen – etwas kleiner als *holosericea* und weist dazu die bekannte und typische Malgestaltung auf: Ungegliedert schildförmig – flächig und marmoriert, von einer markanten weißen Zone abgegrenzt, Basalfeld außerordentlich klein.

Diese drei species bzw. subspecies bilden, zusammen mit einigen noch nicht näher analysierten ähnlichen oder gemischten Populationen, die Gruppe der Vertreter des engeren Rassenkreises von *O. holosericea* in Süditalien.

II Die Art *O. apulica* (O. & E. Danesch) O. & E. Danesch mit einem Areal vom Monte Gargano aus durch ganz Apulien, die Basilicata, Kalabrien und bis nach Sizilien hinüber weist gegenüber *O. holosericea* s. str. bereits eine recht hohe Sippendifferenz von 42 auf. Auch qualitativ sind signifikante Unterschiede feststellbar: *apulica* hat langgezogen erscheinende Lippe, ausgedehntes Mal mit oft sehr komplizierter Struktur, im apikalen Lippenteil abrupten Übergang von stark konvexer zentraler Krümmung zu deutlich konkaver marginaler Krümmung. *O. apulica* ist, alles in allem, eine gut abgesetzte und gut identifizierbare Art.

III Zur Gruppe von *O. oxyrrhynchos* Tod. gehört nebst der von DANESCHs beschriebenen *O. holosericea* ssp. *celiensis* auch noch eine längst bekannte und unter dem Namen *O. biancae* (Tod.) Macch. beschriebene Art aus Südostsizilien, die aber wohl in der Zwischenzeit vergessen oder übersehen worden ist. (Farbtafel 1, Abb. 7–9).

Die Tatsache, daß zwischen *O. oxyrrhynchos* s. str. und *celiensis* praktisch keine signifikanten Unterschiede, weder im quantitativen noch im qualitativen Bereich, bestehen, zwingt uns, die beiden zu vereinigen, wenn auch aus der Stellung von *celiensis* in Abbildung 4 hervorgeht, daß dort ein introgressiver Einfluß von *O. holosericea* vorliegen könnte.

Da *O. biancae* gegenüber *O. oxyrrhynchos* immerhin eine Sippendifferenz von 26 aufweist und da ferner viele signifikant unterschiedliche qualitative Merkmale konstatiert werden müssen, halten wir den Art-Status dieses Taxons für durchaus angemessen. Bestätigt wird dieser deutliche Hiatus zwischen *oxyrrhynchos* und *biancae* überdies durch Abbildung 5; aus dieser geht übrigens ebenfalls hervor, daß die früher von DANESCH geäußerte Hypothese, diese Sippe sei ein Hybriderivat von *O. oxyrrhynchos* und *O. tenthredinifera* (= *O. xanapi*), nicht haltbar ist. Auch alle anderen von uns durchgeführten statistischen Untersuchungen sprechen gegen diese Hypothese.

IV *Ophrys lacaitae* Lojac. ist eine ausgesprochen eigenständige und absolut gute Art, wohl eine der am besten abgegrenzten *Ophrys*-Arten überhaupt: Die Sippendifferenz zu *O. oxyrrhynchos* (von welcher *lacaitae* meist als forma oder var. behandelt worden ist) beträgt 46; die anderen Differenzen liegen darüber und überschreiten sogar den Wert 100 (z. B. gegenüber *apulica*)! Der Merkmalskomplex ist auch über das ganze bis jetzt bekannte Areal (Sizilien, woher das Typusexemplar stammt, sowie die Provinzen Salerno und Isernia) überaus stabil, was sich in auffallend kleinen Standardabweichungen bei allen Merkmalen äußert. Unter den gegebenen Umständen ist es eigentlich nur schwer verständlich, daß dieses Taxon bisher meist so grotesk falsch bewertet worden ist!

V Die Taxa *O. biscutella* O. & E. Danesch und *O. exaltata* Ten. gehören, wie unsere statistische Analyse u. a. in Abbildung 4 verdeutlicht zeigt, nicht in die nähere Verwandtschaft von *O. holosericea* (als deren Unterarten sie z. B. bei NELSON angesehen werden), sondern eindeutig in den Verwandtschaftsbereich der ostmediterranen *O. argolica* H. Fleischm. Wir können daraus wieder einmal wie schon anderswo (z. B. *Serapias*) konstatieren, daß ostmediterrane Florenelemente, ähnlich wie auch faunistische Erscheinungen, im süditalienischen Raum recht oft Ausstrahlungen haben!

Zwischen der von NELSON beschriebenen *O. fuciflora* ssp. *pollinensis* (die er aus dem Pollinogebiet **und** dem Monte Gargano verstand) und der von DANESCH beschriebenen *O. biscutella* ausschließlich aus dem Garganogebiet bestehen so wenige und gering signifikante Unterschiede, daß sich eine Aufteilung in „*pollinensis*“ und *biscutella* nicht rechtfertigt. Auf der Stufe der Art, die wir für angemessen halten, hat der Name *O. biscutella* für die Gesamtsippe Gültigkeit.

Nordwestlich an das erwähnte Areal von *O. biscutella* schließt sich dasjenige von *O. exaltata* an. Während der quantitative Unterschied zwischen *O. biscutella* und *O. exaltata* nicht besonders groß ist (Sippendifferenz von 20, zum größten Teil von der Narben-Säulenregion stammend und auch optisch augenfällig: Die Säule von *biscutella* ist schlanker und höher, diejenige von *exaltata* niedrig und vor allem an der Basis überaus breit), sind im Qualitativen doch ziemlich viele hochsignifikante Unterschiede feststellbar: Lippenerscheinungsform, Lippenbehaarung, Malgestaltung, Basalfeld, Anhängsel, Narbenkopf, Staminodialpunkte u. a. m. Diese Unterschiede lassen uns die Aufrechterhaltung von zwei Arten als gerechtfertigt erscheinen.

Literatur:

- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S.: *Ophrys araneola* Reichenb. — ein übersehener Artnamen der mitteleuropäischen Orchideenflora. — Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden/Württ. **12**: 287–303, 1980.
GOELZ, P. & REINHARD, H.: Orchideen in Süditalien. — Mitt. Bl. Arbeitskreis Heim. Orch. Baden/Württ. **14**: 1–124, 1982
(In diesem Aufsatz befindet sich ein ausgedehnteres Literaturverzeichnis, so daß sich hier eine Wiederholung erübrigt.)

Peter Götz, Trottenwiesenstr. 25, CH-8404 Winterthur
Hans R. Reinhard, Probsteistraße 77, CH-8051 Zürich

Beiträge zur Blütenbiologie und Autogamie der Gattung *Epipactis*

Wenn man eine Verbreitungskarte von *Epipactis helleborine* betrachtet, so nimmt es einen nicht wunder, daß die in Eurasien und Nordamerika verbreitete Orchidee in Anbetracht des riesigen Areals mit seinen vielfältigen ökologischen Bedingungen sehr viele Unterarten und Varietäten hervorgebracht hat, deren taxonomische Erfassung nicht immer leicht ist. In der letzten Ausgabe der Bestimmungsflora: „Europäische und mediterrane Orchideen“ hat SUNDERMANN viele „gute Arten“ der Gattung *Epipactis* als Unterarten zu *E. helleborine* gestellt. Da die Natur selbst keine eindeutigen Grenzen zwischen allogamen und autogamen Arten zu ziehen vermochte, wie dies auch an den vielen fakultativ-autogamen Arten der Gattung zu erkennen ist, kommt vielleicht die „SUNDERMANN'sche Konzeption“ dem natürlichen System am nächsten. Nicht enthalten sind in der SUNDERMANN'schen Aufstellung *E. rechingeri* Renz, *E. albensis* Novakova & Rydlo, *E. greuteri* Baumann & Künkele, *E. cretica* Kalopissis & Robatsch, *E. youngii* (die 1982 von RICHARDS beschrieben wurde), *E. viridiflava* Löw (die eventuell mit *E. leptochila* identisch ist) und eine neue autogame Art aus Dänemark, die noch eingehend vorgestellt werden wird. Die seit Jahrzehnten verschollene *E. cleistogama* aus England habe ich heuer wiedergefunden und sie mit der *E. cleistogama* aus dem Werratal (BRD) vergleichen können und dabei einige bedeutende Unterschiede festgestellt. Durch diese erst in den letzten Jahren entdeckten Arten und Kleinarten erweitert sich die Gattung *Epipactis* auf 25 Taxa, die ich in Europa und dem Mittelmeergebiet, mit Ausnahme von *E. pontica*, *E. rechingeri* und *E. atrorubens* var. *borbasi*, an den Standorten untersucht habe.

Besonderes Interesse habe ich der floralen und extrafloralen Allogamie-Ausstattung der 10 autogamen, der 4 fakultativ-autogamen und der 2 kleistogamen Vertreter der Gattung entgegengebracht, in der Vermutung, daß der erworbene autogame Status eine Reduktion der allogamen Blütenmerkmale bedingen müßte, wie dies am Beispiel von *Serapias parviflora*, der einzigen autogamen Vertreterin einer durch besonders hochentwickelte extraflorale Attraktionen ausgestatteten Gattung (die Brakteen werden in den floralen Schauapparat integriert und steigern dadurch die Blüten- und Blütenstandsanziehung beträchtlich) so deutlich zu erkennen ist. Die vergleichenden Methoden, die zur Anwendung gebracht wurden, werden am folgenden Beispiel der Gegenüberstellung der allogamen *E. atrorubens* zur fakultativ autogamen *E. microphylla* vorgestellt.

E. atrorubens besitzt sowohl in der Blüte als auch im vegetativen Bereich eine bemerkenswerte Fremdbestäubungsausrüstung. Sie steht gruppenweise im lichten Wald oder am Waldesrand und bietet mit dem Kontrast der dunkelroten, büscheligen und flaumig behaarten Stengel zu den grün-rötlichen, fast gegenständig angeordneten Laubblättern fernwirkend einen guten Blickfang für die durch die Verlässlichkeit ihres blumensteten Verhaltens sich auszeichnenden Hummeln und Bienen. Diese werden auch von den duftenden, offenen und dunkelroten Blüten (Wespen, die die allogamen *Epipactis*-Arten Europas besuchen, bevorzugen Rot, Schwarz und braungrüne Mischfarben, wie z. B. bei *E. helleborine*) und den hellgelben Pollinien angesprochen. Der am Grund von Nektar bedeckte spiegelnd feuchtglänzende Hypochilnapf, das feuchtschimmernde Narbenmilieu und die mattglänzende Rostelldrüse sind für die Anlockung von Bienen und Wespen von größter Bedeutung. Schon H. MÜLLER hat die besondere Beziehung der Vespiden zu Höhlungen und versteckt liegenden Nektarien sehr treffend beschrieben. Auch durch die Experimente KUGLERS ist der Vorteil tiefer Futterbergung und deren Wirkung auf das Sinnesleben von Hummeln erwiesen, die offen liegende Nektarien gleichgültiger betrachten. Die saftmalartigen Kalli des Epichilis (KUGLER hebt die Bedeutung von Saftmalen

als Blüteneingangsmarkierung bei dorsiventralen Blüten besonders hervor. Bei radiärstrahligen Blüten ist eine Markierung entbehrlicher), die nach der Landung der Insekten, Führungs- und Haftfunktionen ausüben, sind sehr ornamental und gehen in einen flügelartig verengten Hypochileingang über. Farbe, Farbkontrastwirkung, reiche Gliederung, Vielblütigkeit, Konturenreichtum, Duftentwicklung, Gruppenformation und Bestandsdichte zeigen in ihrer Zusammenwirkung eine hervorragende Allogamieeinrichtung, die nur noch von den Schauapparaten von *E. veratrifolia* und *E. palustris* überboten wird und die weite Verbreitung dieses eurasiatischen Floren-elementes erklärt.

Die Blütenbesucher der fakultativ autogamen *E. microphylla* sind unbekannt. Sie bewohnt schattige, krautarme Wälder und ist an ihren europäischen Standorten im vegetativen Bereich sehr unansehnlich, kann aber in Buchen- und Tannenwäldern des mediterranen Raumes durch größere, tüchtig ausgebildete und rotviolett gefärbte Blätter und Stengel eine sehr auffällige Erscheinung abgeben. Die dichte, graufilzige Behaarung ist als eine Ausnahme in der Reihe der schattenliebenden autogamen *Epipactis*-Arten zu werten, die durch Kahlstengeligkeit oder sehr mäßige Behaarung auffallen, mit Ausnahme von *E. pontica*, die auch andere Übereinstimmungen mit *E. microphylla* zeigt. Sonnenliebende Arten, wie *E. condensata*, *E. veratrifolia* und *E. palustris* zeichnen sich durch äußerst dichte Behaarung des Stengels, des Ovariums und auch des Perigons aus. Im Blütenbereich ist das gekerbte Epichil von *E. microphylla* mit den feingekräuselten dreiteiligen Kalli von allen autogamen Arten das formenreichste und attraktivste. Die grüngelben Sepalen, die außenseitig Rot-Braun-Töne aufweisen, stehen im deutlichen Kontrast zu den auf der Innenseite rosa gefärbten Petalen. Der starke Nelkenduft wird von keiner anderen Art überboten. Das Hypochil, von v. WETTSTEIN in seinen Studien über *Cephalanthera*, *Epipactis* und *Limodorum* bereits hervorgehoben, das besonders tief, fast spornartig ausgesackt ist (ein Merkmal, das auch *E. pontica* aufweist), ist nektarführend und muß es auch sein, denn nur durch den erfolgreichen Besuch einer Blüte kann das Interesse für den weiteren Besuch von Nachbarblüten und anderen Blütenständen erwirkt werden. Der Übergang vom Epichil ins Hypochil ist sehr breit. Dieses Merkmal ist nicht nur von blütenbiologischer Bedeutung, da ja die Besucher durch Kalli und Hypochileingang in die richtige Position zur Nektaraufnahme und vor allem zur Narbe gebracht werden, um ein Abladen der mitgebrachten Pollinien zu garantieren, sondern ist auch für die Plazierung der Rostellldrüse im Knospens-tadium wichtig, da diese in der Falte, die das Epichil mit dem Hypochil bildet, geschützt liegt. Die Lippe ist in der Knospenlage an die Anthere und Narbe geklappt und wird erst durch die Anthese um 90 Grad gedreht und in die bekannte Stellung gebracht.

Dies sollte bedeuten, daß für eine große, gut funktionierende Rostellldrüse immer der Epichil-Hypochil-Zwischenraum benötigt wird. Diese Tatsache ist aber nicht entscheidend, da auch der Winkel, den das Rostellum zur Narbe einnimmt, die Drüsenlagerung in der Knospe beeinflusst. Bei adaxial orientiertem Rostellum ist die Drüse in der Knospe weit besser geschützt, als es durch eine breite Epichil-Hypochil-Verbindung geschehen kann. Die meisten autogamen Arten wie z. B. *E. leptochila* haben, bei stark reduzierter Rostellldrüse, eine sehr schmale Epichil-Hypochil-Verbindung.

E. muelleri aber, die nur selten mit einer Drüse ausgestattet ist, besitzt eine auffallend breite Verbindung im Labellumbereich.

Die Schwierigkeiten, Merkmale, wie die bereits aufgezeigten, in funktionelle Zusammenhänge zu stellen, mehrten sich im weiteren Verlauf der Untersuchungen, die noch viele Beispiele von Resistenz allogamer Eigenschaften bei eindeutigem Autogamie- oder Kleistogamiestatus erbracht haben, die in der Folge aufgezählt werden. *E. cleistogama* aus der BRD, die von den meisten Botanikern zu *E. leptochila* gestellt wird, produziert überflüssigerweise reichlich Nektar und verströmt einen starken Duft, der bei *E. leptochila* aber nicht festzustellen ist. Die meisten autogamen Arten zeichnen sich durch geringfügige Nektar- und Duftproduktion aus. Die eng-

lische *E. cleistogama* unterscheidet sich von der hessischen durch waagrecht abstehende und nicht hängende Blüten. *E. leptochila* ist durch die weit offenen, leicht nickenden Blüten mit dem auffallend langen und spitzen Epichil den fremdbestäubenden Arten zuzurechnen, ist aber durch die Veränderung von Blütenorganen eine eindeutig selbstbestäubende Art. Die Konservierung von ansprechender Blütenattraktivität bei eindeutiger autogamer Einrichtung läßt wohl folgern, daß immer zuerst die inneren Blütenorgane durch Ablast oder Umformung die Autogamie auslösen und erst in der weiteren Entwicklung auch der äußere Blütenbereich verkümmert, wie dies am Beispiel einiger Varietäten von *E. phyllanthes* zu erkennen ist, bei der es zu Form- und Farbverfall des nicht mehr deutlich gegliederten Labellums kommt, das auch farblich mit dem Perigon übereinstimmt.

Generell ist zu sagen, daß bei den Blüten der autogamen Arten die Rot-Töne in der Blüte durch grügelbe Farben ersetzt werden, die Epichil-Kall glatter und ungliedert werden, das Hypochil durch schwache Nektarproduktion matt oder mattglänzend wird und die Blüten eine hängende oder nickende Stellung einnehmen und kaum geöffnet, ja manchmal sogar geschlossen sind. Über den blütenbiologischen Vor- oder Nachteil eines einseitwendigen Blütenstandes, wie wir ihn bei autogamen Arten häufig vorfinden, ist schwerlich eine Aussage zu treffen. Eine deutliche Minimierung der vegetativen Teile, wie im Extremfall bei *E. albensis*, deren Stengelänge unter 5 cm bleiben kann, ist bei einigen Arten festzustellen. Nur bei *E. leptochila* kommt es durch die Beteiligung der übergroßen Brakteen an der Blütenstandswirkung zu einer Bereicherung des extrafloralen Schauapparates. Die als Merkmal so oft angeführte Rückwärtskrümmung des Epichils ist bei den autogamen Arten nicht so häufig festzustellen. Bei *E. helleborine* z. B. wird den von Blüte zu Blüte kletternden Wespen eine Aufstiegs- und Haltehilfe bei der Suche nach dem Hypochileingang geboten und das Labellum so präzise verkürzt, daß die Pollinien-Zubringer- und Abholeroperationen exakt ablaufen können. Die Verkahlung des Stengels und vor allem der Rhachis führt durch Kontrast- und Konturenverlust zu einer Minderung der Schauwirkung. Vor der Besprechung der blütenorganischen Veränderungen, die zur Autogamie führen, soll einleitend eine neue autogame Sippe vorgestellt werden, die im Säulenbau ungewöhnliche Abweichungen zeigt, die einen völlig neuen Autogamiemechanismus auslösen.

Im äußersten Norden Dänemarks, auf der Höhe von Göteborg, erstreckt sich südwestlich von Skageneine Dünenlandschaft, die „dänische Sahara“ (Farbtafel 3, Abb. 14), wie dieser Landstrich genannt wird, über die die stürmischen Winde des Skageraks und des Kattegatts hinwegstreichen. Außer der starken Windtätigkeit ist auch der stete Nachschub von Sand, der von den der Küste vorgelagerten Sandbänken angeweht wird, eine wichtige Voraussetzung für jede Dünenbildung. In dieser einmaligen Landschaft sind alle Dünentypen von der fast vegetationslosen Weißdüne bis zur verbuschten Braundüne mit den dazugehörigen Pflanzengesellschaften anzutreffen. Eine besondere Überraschung bietet das Vorkommen einer *Epipactis*-Sippe (Farbtafel 3), die auf den windschattigen Hängen der küstennahen Dünen, mitunter nur einige Meter vom Strand entfernt, gedeiht, in Gesellschaft der Kriechweide und des Strandhafers, zweier Dünenpioniere, die nicht nur oftmalige Übersandung ertragen können, sondern wegen der damit verbundenen Nährstoffzufuhr sogar benötigen. Der Wind wirkt wie ein Sandstrahlgebläse auf die nickenden und nicht völlig offenen Blüten dieser *Epipactis*, deren Narbenflächen oft mit Sandkörnern verklebt sind. Manchmal erscheint diese Sippe auf dem blanken Dünensand, der von den Windanrissen der Dünenscheitel in die flachen Mulden heruntergeweht wird, in der die Pflanzen oft mit dem prächtigen *Eryngium maritimum* zusammen vorkommen. Wie schwierig die ökologischen Bedingungen sind, geht daraus hervor, daß *E. atrorubens*, die an der Ostseeküste sehr häufig vorkommt (auf Rügen und Usedom zusammen mit *E. helleborine* var. *neerlandica*), die Dünen der dänischen Küste nicht mehr besiedelt. Dies mag vielleicht auch seine Ursache in den insektenfeindlichen Windverhältnissen haben. Im Gegensatz zu den Verhältnissen auf Rügen und Usedom konnte ich in der Umgebung von Skagen nur selten Wespenbesuch, dafür aber eine große, rote Ameisenart, die auf den Blüten herumklettert, beobachten.

Die *Epipactis*-Sippe der „dänischen Sahara“ ist wahrscheinlich infolge der Klima-Ungunst autogam geworden. Ökologische Extrembedingungen mit stark verminderter Bestäuberaktivität bewirken, wie dies HAGERUP, SKOTTSBERG u. a. festgestellt haben, sehr oft Autogamie.

Durch die wie bei *E. mülleri* und *E. pontica* spaltartig verkleinerte Pollenschüssel wird die Anthere in eine vor der Narbe liegende Position gebracht (Farbtafel 3, Abb. 16). Das Rostellum, das mitunter eine rudimentäre Drüse besitzt, ist wie ein Kannenschnabel geformt, der in der Narbenmitte mündet. (Die Normalposition des Rostellums bei *Epipactis* ist \pm rechtwinkelig vom oberen Narbenrand abstehend.) Die Pollinien lagern schon in der Knospe mit der Basis am Rostellum und kommen im Verlauf der Anthese unregelmäßig verstreut in der zentralen Narbenhöhlung zu liegen.

Das Sekret der meist leicht nach hinten fliehenden oder auch rechtwinkelig zur Säule stehenden Narbe überflutet das Rostellum und dringt auch in die Pollinien ein. Das Rostellum entspringt nicht immer dem oberen Narbenrand, es kann auch etwas tiefer inseriert sein. Die nektarführenden, auffallend nickenden Blüten unterscheiden sich in Farbe und Tiefenwirkung aber nicht von den Blüten der *E. helleborine* var. *neerlandica*, die dasselbe Areal bewohnt. Die von VERMEULEN beschriebene *E. helleborine* Crantz var. *neerlandica* Vermeulen ist in den Dünenlandschaften Hollands, Belgiens und Ostdeutschlands anzutreffen. HANSEN hat die Varietät, die man auch als Unterart ansprechen kann, als erster in Dänemark entdeckt. Die kurzen, festen, eng zusammenstehenden, oft tütig an den Stengel geklappten Laubblätter sind sicher als Anpassung an die auf den Dünen voll wirksame Insolation zu verstehen. Sehr oft wird diese allogame Dünenpflanze mit der autogamen *E. dunensis* verwechselt, z. B. von O. SCHWARTZ, der *E. dunensis* für Rügen und Usedom angibt. Dort findet sich aber nur die var. *neerlandica*, die auffallenderweise niemals in den küstennahen Wäldern anzutreffen und voll an die Extrembedingungen des Dünenlebensraumes angepaßt ist. Auch die in England vorkommende *E. dunensis* ist nie in natürlichen Waldgesellschaften, immer auf Dünen und auch in *Pinus*-Anpflanzungen auf Dünen anzutreffen. Eine sehr interessante Beobachtung muß ich hier aufzeigen: Die Population der Ostküste von *E. dunensis* auf Holy Island weicht von den westlichen Vorkommen durch ein sehr schmales wie bei *E. muelleri*, *E. pontica* und der dänischen spec. nov. vorkommendes Klinandrium ab.

Im folgenden soll eine verfeinerte Differentialdiagnostik (aus Raummangel kann sie nicht zusätzlich tabellarisch vorgestellt werden) Blütenmerkmale, Organveränderungen und deren Funktionalität erfassend, den taxonomischen Überblick über die schwierige Gattung erleichtern.

Der evolutive Zwischenschritt der fakultativen Autogamie (bei vielen Unterarten von *E. helleborine* geht nach einigen Tagen der allogame in den autogamen Zustand über) ist sicher als Anpassung an verminderte oder sogar ausbleibende Bestäuberaktivitäten zu sehen und führt in der weiteren Entwicklung zur obligaten Autogamie, die selbst kleinste Populationen durch hundertprozentige Samenproduktion befähigt, extremste Umweltbedingungen (in unserem Fall ist die Eroberung neuer Biotope z. B. schattiger Wälder, überschwemmter Auwälder durch *E. albensis* z. B. oder windgefegter Dünenlandschaften gemeint) zu überstehen. In letzter Konsequenz führt Autogamie zur Kleistogamie, dies ist eine Form der Selbstbestäubung, die in geschlossenen Blüten, die im knospigen Stadium verbleiben, vollzogen wird.

Wenn wir in der Folge die obligate Autogamie in der Gattung *Epipactis* besprechen, so sollen davon die Fälle von gelegentlicher Autogamie, wie die durch Verwelkungsprozesse hervorgerufene Austrocknung der Rostellldrüse oder durch Regen und Wind ausgelöster Pollenabwurf oder die Pollenverschleppung, die durch aufkletternde Kleininsekten verursacht wird, ausgeklammert bleiben.

Obligate Autogamie ist immer durch Gestalt- und Funktionsveränderungen von Narbe, Anthere, Klinandrium, Rostellum oder Pollinium endogen bedingt. Auch die fakultative Autogamie hat endogene Prädispositionen zur Ursache, die durch äußere Einflüsse verstärkt werden

können. Bei *E. microphylla* z. B. wird durch die oft zu beobachtende schiefstehende Anthere der pulverige Inhalt eines Pollenfaches schon in der Knospe unter Umgehung der Rostelldrüse, die ja in ihrer allogamen Funktion die Pollinien am Kontakt mit der Narbe hindern würde, auf den Narbenrand plaziert. Ungeklärt ist, ob die Rostelldrüse durch ungünstige äußere Einflüsse (Hitzeinwirkung z. B.) ihrer Funktion verlustig geht oder ob schon eine Anlage zur Unterfunktion vorgegeben ist. Vermehrt treten bei den autogamen Arten Anomalien und Atavismen auf. Asymmetrien, die schon vor Jahrzehnten von einigen Autoren beobachtet wurden, können Autogamie bewirken. Der Autogamiestatus wird durch verschiedene Umformungen erreicht, die aber fast nie einzeln, sondern immer syndromatisch auftreten – obgleich eine einzelne Änderung (z. B. Funktionsausfall des Androkliniums) die Selbstbestäubung schon garantieren würde, da die Pollinien in Narbenkontakt treten müßten. Es ist auch nicht immer möglich, Aussagen über die Abfolge und Bedeutung der einzelnen Entwicklungsschritte, die die Autogamie induzieren, zu treffen. Autogamie wird dann erreicht, wenn die Pollinien mit der eigenen Narbe in Kontakt kommen. An dieser Pollinienbewegung sind viele Blütenorgane beteiligt. Sehr wichtig aber ist auch die Beschaffenheit der Pollinien, die bei fast allen autogamen Arten einen pulverig-mehligen Zustand aufweisen. In diesem Zustand werden Teile der Pollinien nicht nur auf die Narbe und das Rostellum, sondern mitunter auch ins Klinandrium und Hypochil geworfen. Hängende Blüten- und Knospenstellungen fördern diesen Vorgang. Der pulverige Zustand kann aber auch erst während der Anthese erreicht werden, wenn die in einer luftzugänglichen Pollenschüssel gelagerten, festgefügtten und körnigen Pollinien, wie sie für den Abtransport durch Insekten geeignet sind, durch Belüftung austrocknen. Zwischen pulverigen und körnig-verkitteten Pollinien gibt es aber viele Übergänge, die eine genaue Zuordnung sehr erschweren. Die wichtigste Rolle bei der Selbstbestäubung spielt wohl die passivierte Rostelldrüse, die als Unterbrecher zwischen Pollinien und Narbe fungiert, im Normalfall die Pollinien festhält und deren Abgleiten auf die Narbe verhindert. Bei Funktionsverfall oder -ausfall der Rostelldrüse gelangen die Pollinien auf den Narbenrand. Für den Pollinientransport durch Insekten aber ist die voll funktionstüchtige Drüse von entscheidender Bedeutung, da nur durch ihre Klebkraft die Pollinien an den Insekten befestigt bleiben. Inwieweit das Rostellum selbst als umgebildeter, deaktivierter dritter Narbenlappen noch Narbenfunktionen ausüben kann, wie dies HAGERUP an Fällen von Knospenautogamie bei *E. helleborine* und *E. purpurata* beschreibt, muß wohl noch weiter geklärt werden, da aus den beigegefügtten Zeichnungen einige Details, z. B. die Beschaffenheit der Pollenschüssel, nicht ersichtlich sind.

HAGERUP hat beobachtet, daß das Rostellum mit langen Papillen versehen ist, die zusammen mit einem großen Tropfen Narbenschleim die Pollinien zurückhalten, die sofort zu keimern beginnen. Auch den Breiten- und Längenverhältnissen des Rostellums und seiner der Narbe zu- oder abgekehrten Winkelstellung und der damit verbundenen Lagerung der Rostelldrüse kommt eine die Autogamie fördernde oder verhindernde Wirkung zu. Die Ausformung des Klinandriums ist nicht nur für die Pollenbeschaffenheit von Bedeutung, sondern auch für deren Lagerung. Wie bereits bei *E. muelleri*, *E. pontica*, *E. dunensis* und der neuen Sippe aus Dänemark erwähnt, kommt es durch die starke Reduktion der Pollenschüssel zu einer Verkürzung des Raumes, der sich zwischen Säulenrücken und Narbenkante erstreckt, wodurch die Anthere die Narbe überragt und die Pollinien unter Umgehung der Rostellbarriere die Narbe erreichen. Ob die Leiste, die die beiden Pollinien-Pakete trennt und die Pollenschüssel in der Mitte durchzieht und bei einigen Arten besonders stark, bei anderen wieder schwach entwickelt sein kann, auch eine weitere Funktion aufweist, muß erst untersucht werden. Die Anthere ist an den Vorgängen der Pollenplazierung auch sehr aktiv beteiligt. Ihre schiefe Stellung, wie dies bei *E. muelleri*, *E. microphylla* und der neuen Sippe öfters beobachtet wurde, ermöglicht es, den Inhalt nur eines Pollenfaches, die Rostelldrüse links oder rechts umgehend, auf den Narbenrand zu bringen, da die Rostelldrüse so beschaffen ist, daß sie nur in Mittelstellung die Pollinien zurückhalten kann. Eine Anthere, deren Spitze leer ist und die dadurch die Pollinien sehr tief lagert,

bringt diese durch eine zurückschnellende Bewegung, verbunden mit dem Hinunterdrücken der Pollinien, in eine günstigere Position zur Narbe. Die Antherenwand z. B. kann durch frühzeitiges Platzen die Pollinien schon im Knospenzustand in der Blüte zur Verteilung bringen. Die Pollinien, die im Normalfall parallel nebeneinander in den Antherenfächern stehen, können divergieren und dadurch die Pollinien links oder rechts an der Rostelldrüse vorbei auf die Narbe bringen. Eine langgestielte Anthere, die die Narbe überragt, bringt die Pollinien in eine günstigere, narbennahe Position. Die mannigfaltigen Aktivitäten des Stigmas können auch den autogamen Zustand fördern. Die wichtigsten Fälle sind: die Narbensekretion setzt sich bis in die polliniennahe Rostellpartie fort und erreicht dort die Pollinien, eine verwulstete und höhlige oder hochgezogene adaxial fliehende Narbe nimmt die Pollinien viel leichter auf als eine glattrandige oder abaxial orientierte Narbe.

Zusammenfassend sollen die wichtigsten Merkmale, die Autogamie fördernde oder hemmende Wirkung haben, den vorhandenen Arten zugeordnet werden, nicht um nahe Verwandtschaftsverhältnisse anzudeuten, wohl aber um übereinstimmende Autogamie-Mechanismen herauszustellen. Wie schon erwähnt, ist die Autogamie immer syndromatisch und wird der Ausfall einer Anlage (durch die vielen Atavismen, Asymmetrien, Pelorien etc. bedingt, die bei allen autogamen *Epipactis*-Arten gehäuft auftreten) durch eine andere Anlage so kompensiert, daß die Selbstbestäubung garantiert wird. Dieses Evolutionsgeschehen scheint gerichtet zu sein, sind doch 60 % der 25 bekannten Taxa als autogam anzusprechen.

Besonders wichtig und Autogamie sichernd ist ein reduziertes Klinandrium, das die Pollinien nicht mehr aufnehmen kann. Flache Klinandrien, die schon die Richtung zum völligen Funktionsverlust der Pollinien-Lagerung andeuten, sind bei *E. albensis*, *E. greuteri*, *E. phyllanthes*, *E. leptochila*, *E. cleistogama* und *E. viridiflava* (deren Anrang bis zur Klärung der taxonomischen Verhältnisse beibehalten wird) vorhanden. Bei *E. confusa*, *E. pontica* und *E. troodii* ist dieses Merkmal mit dem eines verlängerten, mitunter auch verbreiterten Rostellums kombiniert, das in der Klinandriemebene verlängert und manchmal auch steil aufgerichtet die Pollinien in eine narbenüberragende Position bringt, von der aus sie, durch die hängende oder nickende Blütenstellung gefördert, auf die Narbe, die z. B. bei *E. troodii* einen wulstartigen Rand aufweist, der wie eine Auffangvorrichtung funktioniert, gleiten. Bei *E. muelleri*, der neu zu beschreibenden Art aus Dänemark, *E. pontica* und in etwas geringerem Maße bei *E. dunensis* (nur in der einzigen Population der englischen Ostküste auftretend) ist das Klinandrium so verkürzt, daß es völlig funktionslos geworden ist.

Das Rostellum ist in der Fachliteratur des öfteren fehlinterpretiert worden. Es ist bei allen Arten vorhanden und nur bei *E. muelleri* und der neuen Sippe sehr schwächlich entwickelt. Nur im Verein mit einer gut entwickelten Rostelldrüse, die die Pollinien am dorsalen Narbenrand festhält, kann das Rostellum eine Pollinien-Blockade ermöglichen.

Bei Hypertrophie des Rostellums mit oder ohne funktionierender Drüse ist eine Pollinien-Lagerung am Rostellum ein sicherer Weg, die Pollinien auf der eigenen Narbe zu plazieren. Die Beschreibungen in der Literatur beziehen sich sehr oft auf die Rostelldrüse und nicht auf die Gestalt und Funktion des unpaarigen, nicht mehr sekretierenden Narbenlappens. Bei den meisten Arten, auch den allogamen, steht das Rostellum \pm rechtwinkelig von der Narbe ab. Bei *E. confusa* ist es breit dreieckig ausgebildet, eher steiler aufgerichtet und fast vollständig mit den Pollinien bedeckt, die dann auf die Narbe gleiten.

Die Rostelldrüse, die für den Abtransport des Pollinium bei den allogamen Arten das wichtigste Blütenorgan darstellt, ist bei den autogamen Arten mehr oder weniger passiviert und nur bei *E. muelleri* und *E. albensis* in der Regel völlig verkümmert.

Die Narbe kommt grundsätzlich in zwei Formen vor. Bei den allogamen und den fakultativ autogamen Arten und von den autogamen Arten bei *E. muelleri*, *E. spec. nov.*, *E. dunensis*, *E. greuteri* ist sie rechteckig geformt, gehöhlt und gewulstet. Rundlich und kissenförmig ist sie

bei *E. pontica*, *E. persica*, *E. leptochila*, *E. cleistogama*, *E. viridiflava*, *E. albensis* ausgebildet. Bei *E. albensis* ist die Narbe ähnlich wie bei den Cephalantheren konsolenartig aufgesetzt. Bei den anderen Arten steht die Narbe \pm rechtwinkelig zur Säule, wobei manchmal auch eine adaxial fliehende Narbenlage festzustellen ist. Bei *E. youngii* aus dem nördlichen England wird als wichtigstes Unterscheidungsmerkmal zu *E. helleborine* eine Narbe mit zwei lang ausgezogenen Enden, die im Verein mit einem gut entwickelten Rostellum als „tricornuted“ bezeichnet werden, herangezogen.

Die Staminodien, die mit der Narbe \pm verfalzt sind, üben die seitliche Verschlussfunktion für das Klinandrium aus und sind je nach Art verschieden stark entwickelt. Ob es sich bei den drüsenartigen Emergenzen unterhalb der Narbe, wie sie bei *E. confusa* und *E. atrorubens* vorzufinden sind, um das unpaarige Staminodium des inneren Staminalkreises handelt, wie dies so beispielhaft bei *Limodorum trabutianum* Batt. zu sehen ist oder bei *Tangtsinia nanchuanica* S. C. Chen, bei der beide Staminalkreise bei terminaler Narbenstellung noch vorhanden sind, bleibt einer weiteren Untersuchung vorbehalten.

Die geographisch gut abgegrenzten allogamen und die daraus abzuleitenden autogamen Arten können als gutes Beispiel für Parallel-Evolution angesehen werden. Die neue Sippe aus Dänemark ist von *E. helleborine* var. *neerlandica* direkt abzuleiten und zeigt Autogamie-Reaktion auf einen Extrembiotop. Viele physiologische Untersuchungen im Narben-, Rostellum- und Pollinienbereich und Beobachtungen über die Pollinatoren sind noch notwendig, um einen tieferen Einblick in das faszinierende Evolutionsgeschehen dieser interessanten Gattung zu erhalten.

Literatur:

- ARMBRUSTER, L.: Über das Farbensehen der Wespen. Naturwiss. Wochenschr., Jena 1922
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S.: Eine neue Epipactisart aus Griechenland. AHO Mitt. Bl. (Tübingen), **13**, 1981
- BECK v. MANAGETTA, G.: Die Pollennachahmung in den Blüten der Orchideengattung *Eria*. Stzgsber. Kaiserl. Ak. Wiss., naturw. Kl., Wien 1914.
- CHEN, Sing-Chi: A primitive new orchid genus *Tangtsinia* and its meaning in phylogeny. Acta Phytotax. Sin., 1965
- FERLAN, L.: *Limodorum* L. C. Rich. Agr. Lusit. **20**, 1958.
- FRISCH, K.: Die biologische Bedeutung von Blumenfarben und Blütenduft. Natur u. Museum, 1928.
- FRISCH, K.: Über den Farbensinn der Bienen und die Blumenfarben. Münchner med. Wochenschr., 1913.
- FRITSCH, K.: Blütenbiologische Untersuchungen verschiedener Pflanzen der Steiermark. Mitt. naturw. Ver. Steiermark, 1906.
- GODFERY, M. J.: *Epipactis dunensis*. J. Bot. (London), 1926.
- HAGERUP, O.: Bud autogamy in some northern Orchis. Phytomorphologie, 1952.
- HAGERUP, O.: On pollination in the extremely hot air of Timbuctu. Dansk bot. Arkiv, 1932.
- HAGERUP, O.: Pollination in the Faroes – In spite of rain and poverty in inseks. Biol. Meddel, 1951.
- HAGERUP, O.: Rain pollination. Biol. Meddel., 1950.
- HANSEN, A.: *Helleborine* var. *neerlandica* in Dänemark. Bot. Tidsskr., 1962.
- JOHOW, Fr.: Zur Biologie der floralen und extrafloralen Schauapparate. Berlin 1884.
- JOUNG, D. P.: Studies in the british *Epipactis*. Watsonia **1**, 1948.
- JOUNG, D. P.: Studies in the british *Epipactis*. Watsonia **2**, 1952.
- JOUNG, D. P.: Studies in the british *Epipactis*. Watsonia **5**, 1962.
- KERNER, A.: Die Schutzmittel der Blüthen gegen unberufene Gäste. Innsbruck 1879.
- KIRCHNER, O.: Über die sogenannten Pollenblumen und die Ausbeutestoffe der Blüten. Flora (Jena), 1925.
- KIRCHNER, O.: Über Selbstbestäubung bei den Orchideen. Flora (Jena), 1922.
- KNOLL, F.: Über Honigbienen und Blumenfarben. Naturwiss., 1913.
- KNOLL, F.: Der Tierversuch im Dienste der Blütenökologie. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1922.
- KNOLL, F.: Blumen und Insekten als Lebensgemeinschaft. Festvorlesung in Klagenfurt, 1942.
- KNUTH, P.: Handbuch der Blütenbiologie.
- KRÖSCHE, E.: *E. viridiflora* auct. (em. Krösche) f. *acutiflora* Krösche. Feddes Rep., 1928.
- KRÖSCHE, E.: Ergänzungen zu den Beobachtungen an der Gesamtart *E. latifolia*. Feddes Rep., 1930.
- KRÖSCHE, E.: Gynostemien der *E. latifolia* All. (sensu lato). Feddes Rep., 1936.

- KRÖSCHE, E.: Nochmals *E. viridiflora* auct. (em.) f. *acutiflora*, Krösche. Feddes Rep., 1929.
- KRÖSCHE, E.: Sonderlingsformen von *E. latifolia*. Feddes Rep., 1934.
- KUGLER, H.: Blütenökologische Untersuchungen mit Hummeln I–VIII. Berlin, 1930–1936.
- LOVELL, J.: The flower and the bee. New York 1918.
- MARLOTH, R.: Die Schutzmittel der Pflanzen gegen übermäßige Insolation. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1909.
- MARTENS, P.: La pollination de l'*Epipactis*. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg., 1928.
- MARTENS, P.: L'autogamie des l'*Orchis*. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg., 1926.
- MOEBIUS, M.: Beiträge zur Biologie und Anatomie der Blüten. Frankfurt 1913.
- MUELLER, H.: Die Alpenblumen. Leipzig 1881.
- MÜLLER, H.: Die Entwicklung der Blumentätigkeit der Insekten. Kosmos, 1881.
- NOVAKOVA, H. & RYDLO, J.: *Epipactis albensis*. Preslia 50, 1978.
- PIJL, L. & CALAWAY, H.: Orchid flowers. University of Miami, Miami Press, 1969.
- PORSCH, O.: Beiträge zur histologischen Blütenbiologie. O. B. Z., 1906.
- PORSCH, O.: Die descententheoretische Bedeutung sprunghafter Blütenvariationen und korrelativer Abänderungen für die Orchideenflora Südbrasiiliens. Berlin 1908.
- PORSCH, O.: Insektenanlockungsmittel der Orchideenblüte. Mitt. Naturw. Ver. Steiermark, 1908.
- RENNER, O.: Zur Morphologie und Ökologie der pflanzlichen Behaarung. Flora (Jena), 1909.
- ROBINSON, I.: Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode. Stzgsber. Akad. Wiss. math.-nat. Kl., Wien 1924.
- SCHMUCKER, Th.: Blütenbiologie. Berlin Göttingen Heidelberg 1955.
- SCHMUCKER, Th.: Blütenbiologische und morphologische Beobachtungen. Berlin 1930.
- SCHREMMER, F.: Versuche zum Nachweis der Rotblindheit von *Vespa rufa*. Berlin 1941.
- SENGHAS, K. & SUNDERMANN, H. (Hrsg.): Probleme der Orchideengattung *Epipactis*. Jahresber. Naturwiss. Vereins Wuppertal 23, 1970.
- SKOTTSBERG, C.: Feuerländische Blüten. Lithographisches Institut d. Generalstabes, Stockholm 1905.
- TAUBENHEIM, G.: *Epipactis pontica* Taubenheim spec. nov. eine neue Stendelwurz aus Kleinasien. Die Orchidee 26, 1975.
- TROLL, W.: Zwei merkwürdige Fälle von Saftmalbildung. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1928.
- UPHOF, J. C. & HUMMEL, K.: Plant hairs. Encyclopedica of Plant Anatomy. Berlin 1962.
- VERMEULEN, P.: The different structure of the rostellum in *Ophrydeae* and *Neottieae*. Acta bot. neerl., 1959.
- WETTSTEIN, R.: Studien über die Gattungen *Cephalanthera*, *Epipactis* und *Limodorum*. Österr. Bot. Z., 1889.

Karl Robatsch, A-9020 Klagenfurt, Viktringer Ring 49

Eine endemische *Barlia*-Art auf Tenerife

Das im Programm der 7. Wuppertaler Orchideentagung angekündigte Referat „Zum Vorkommen von *Barlia* auf Teneriffa“ wurde damals nicht gehalten, weil die Untersuchung der kanarischen *Barlia* noch nicht abgeschlossen war. Inzwischen ist diese Sippe als *Barlia metlesicsiana* beschrieben worden (TESCHNER 1982; hier: Farbtafel 4, Abb. 18). Zwischen morphologisch definierten und geographisch isolierten Inselfippen einerseits und den entsprechenden Festlandsippen andererseits sind gleitende Übergänge von vornherein nicht zu erwarten. Es mag daher zunächst als eine Ermessensfrage erscheinen, ob eine solche Inselfippe als Spezies oder als Subspezies aufgefaßt werden soll. *Barlia metlesicsiana* unterscheidet sich jedoch sehr deutlich von der mediterranen *B. robertiana* (Loisel.) Greuter, vor allem im Habitus, aber auch in einigen Blütenmerkmalen, und schon im Gesamteindruck weicht sie auffallend von dieser ab. Eine vergleichbare Situation besteht im Verhältnis zwischen *Orchis patens* Desf. und *O. canariensis* Lindl., für die VERMEULEN (1972: 27) sogar die Zuordnung zu zwei verschiedenen Subsektionen der Gattung *Orchis* vorschlug, womit er sicherlich die Unterschiede zwischen beiden Sippen überbewertet hat (vgl. TESCHNER 1974: 64). Nimmt man den qualitativen Gesamteindruck als Maßstab, so ist der sichtbare Unterschied zwischen den beiden *Barlia*-Sippen



Barlia metlesicsiana, Habitus



Barlia metlesicsiana, Blütenstand

beträchtlicher als der zwischen den beiden *Orchis*-Arten. Es ist daher wahrscheinlich, daß beide *Barlia*-Sippen in ihrer Evolution schon seit langem getrennt sind.

Für ein hohes Alter von *B. metlesicsiana* spricht auch die geographische Verbreitung dieser Art. Sie kommt im Westen von Tenerife, in der Umgebung von Santiago del Teide (975 m), zwischen etwa 950 und 1050 m vor; außerdem wurde sie von H. METLESICS (briefl. Mitteilung) im Südosten der Insel, oberhalb von Arico Viejo, in etwa 1000 m Höhe gefunden. Diese isolierten Vorkommen legen die Vermutung nahe, daß es sich bei *B. metlesicsiana* um eine alte Reliktpflanze handelt. Die Wuchsorte bei Santiago del Teide liegen in den Ausläufern des Teno-Gebirges, das sich ebenso wie das im Nordosten von Tenerife gelegene Anaga-Gebirge durch ein hohes Alter und einen besonderen Reichtum an Endemiten auszeichnet. In beiden Gebieten besteht der geologische Untergrund überwiegend aus alten Basalten, die nicht mehr von jüngeren Lavaströmen bedeckt worden sind (vgl. z. B. MACHADO 1976). Diese Gebirge stellen Refugien dar, von denen aus die durch Vulkantätigkeit „sterilisierten“ Gebiete immer wieder neu besiedelt werden konnten. *B. metlesicsiana* wurde im vorigen Jahrhundert von BOURGEOU, der sie für *Aceras longibracteata* (= *Barlia robertiana*) hielt, südlich von Los Silos, fast im Zentrum des Teno-Gebirges, entdeckt (vgl. TESCHNER 1982: 117). Es ist denkbar, daß *B. metlesicsiana* zu den alten Teno-Endemiten gehört. Gegen diese Hypothese spricht allerdings ihr Vorkommen in dem geologisch jüngeren Gebiet oberhalb von Arico (vgl. geologische Karte in CEBALLOS & ORTUÑO 1976: 72). Hier kann es sich aber um eine jüngere Neubesiedlung han-

deln, die nicht unbedingt vom Teno-Gebirge ausgegangen sein muß, da die Pflanze möglicherweise weitere Refugien hatte oder sogar noch hat.

Von den für die Kanarischen Inseln angegebenen Orchideen (vgl. ERIKSON, HANSEN & SUN-DING 1979: 83) sind *Orchis mascula* auf La Palma und *Ophrys bombyliflora* auf Gran Canaria und Tenerife beschränkt, während weitere fünf Arten von vier bzw. fünf Inseln nachgewiesen sind. Zur Flora dieser Inseln (Gran Canaria, Tenerife, Gomera, Hierro, La Palma) gehören *Serapias parviflora* (fehlt auf Gomera), *Gennaria diphylla* und *Neotinea maculata* sowie die endemischen Arten *Habenaria tridactylites* und *Orchis canariensis*. Dagegen scheint die endemische Art *B. metlesicsiana* auf Tenerife beschränkt zu sein, wenn auch ihr Vorkommen auf anderen Kanareninseln nicht völlig auszuschließen ist. Sie ist damit nicht nur die seltenste endemische Orchidee der Kanaren, sondern sicher eine der seltensten Orchideen des gesamten europäisch-mediterran-makaronesischen Florengebietes. Darüber hinaus kommt sie auf Tenerife in so geringer Individuenzahl vor, daß ihr Fortbestand leider stark bedroht erscheint.

Der Standort von *B. metlesicsiana* ist wie folgt zu charakterisieren: Die Pflanze wächst auf sehr kargem Lavaverwitterungsboden, der teils locker mit Stauden und Gebüsch bedeckt, teils von kahlem Lavagestein durchsetzt ist. Das Typusexemplar stammt von einem etwa 1000 m hoch gelegenen Wuchsort zwischen Santiago del Teide und Valle de Arriba; der pH-Wert im Wurzelbereich dieser Pflanze betrug 6,7. Für eine Bodenprobe von dem etwas tiefer und weiter südlich gelegenen Wuchsort, wo H. METLESICS die Pflanze entdeckt hatte, wurde der pH-Wert 7,0 ermittelt. Diese Probe wurde jedoch nur aus der Nähe einer Pflanze entnommen, und der Wuchsort war durch angrenzende Felder stärker anthropogen beeinflusst als der des Typusexemplars, so daß der zuerst genannte Wert sicher zutreffender ist. – Den südlich von Santiago del Teide gelegenen Wuchsort beschreibt H. METLESICS (briefl.) wie folgt: „Rasenfragmente zwischen Schlackenlava-Felsbrocken, im Halbschatten unter *Ficus carica* und *Amygdalus communis* (= *Prunus dulcis*), mit *Asphodelus ramosus* (= *A. aestivus*) und *Allium* cf. *roseum*; im Umkreis auf sonnigem Terrain: *Euphorbia regis-jubae* (= *E. obtusifolia* ssp. *regis-jubae*), *Kleinia nerifolia*, *Bystropogon origanifolius*, *Retama monosperma*“ (= *R. raetam*; eingeklammerte Namen vom Verf. zugefügt). – Diese Beschreibung trifft im wesentlichen auch für den weiter nördlich gelegenen Fundort zu. Das Gelände wirkt dort „naturnäher“; es ist frei von Ackerflächen und durch Felsbrocken und Gestrüpp schwerer zugänglich. Trotzdem deuten niedrige Mauern aus losen Steinen sowie eingesprengte Mandel- und Feigenbäume darauf hin, daß dort eine landwirtschaftliche Nutzung zumindest versucht worden ist.

Obwohl *B. metlesicsiana* im Dezember und Januar blüht, zu einer Zeit also, in der auch auf Tenerife nur wenige Insekten fliegen, scheint sie doch eine ausreichende Bestäubungsquote aufzuweisen. Dafür sprechen nicht nur zahlreiche Jungpflanzen und einzelne Reste alter Fruchtstände, die an den Wuchsorten gefunden wurden, sondern auch die Tatsache, daß sich an den meisten blühenden Pflanzen mindestens einzelne befruchtete Ovarien (bis zu 9 je Pflanze) befanden. Bestäuber konnten nicht beobachtet werden. Zwei Blüten einer Pflanze wurden kurz vor einem Bläuling, der als Bestäuber nicht in Frage kommt, besucht. Andere Insekten, die sich an den Wuchsorten aufhielten, waren Honigbienen (*Apis mellifica*), Hummel-Arbeiterinnen (*Bombus* sp.) und Pelzbienen-Weibchen (*Anthophora* sp.).

Eine Honigbiene machte einen Landungsversuch an *Barlia* und drehte schnell ab, so daß ihr Anflug deutlich als „Irrtum“ zu erkennen war. Pelzbienen sammelten lebhaft Pollen an *Asphodelus*, mehrmals unmittelbar neben *Barlia*, ohne auf diese zu reagieren. Hummeln wurden nicht in unmittelbarer Nähe von *Barlia*, wohl aber wiederholt an benachbarten Mandelblüten beobachtet. Sie dürften am ehesten als Bestäuber in Frage kommen, zumal auch *B. robertiana* wenigstens teilweise (in Süditalien; vgl. TESCHNER 1976) von Hummeln bestäubt wird.

Abschließend sei noch einmal auf die besondere Schutzbedürftigkeit von *B. metlesicsiana* hingewiesen. Die Beschreibung dieser Pflanze als neue Art machte es erforderlich, ihre Fundorte

recht genau mitzuteilen. Daher bitte ich diejenigen Leser, die demnächst oder im Laufe der kommenden Jahre nach Tenerife reisen, der Pflanze den Schutz zu gewähren, dessen sie so dringend bedarf.

Literatur:

- CEBALLOS, L. & ORTUÑO, F.: Estudio sobre la Vegetación y Flora Forestal de las Canarias Occidentales. 2. Aufl. Santa Cruz de Tenerife, 1976.
- ERIKSON, O., HANSEN, A. & SUNDING, P.: Flora of Macaronesia. Check-List of Vascular Plants. 2. Aufl. Umeå, 1979.
- MACHADO, A.: Introduction to a Faunal Study of the Canary Islands' Laurisilva, with Special Reference to the Ground-beetles. In: G. KUNKEL (Hrsg.): Biogeography and Ecology in the Canary Islands. Den Haag 1976.
- TESCHNER, W.: Nordafrikanische Sippen und Bastarde der *Orchis-patens-spitzelii*-Gruppe. Die Orchidee 25: 64–69, 1974.
- TESCHNER, W.: Über die Bestäubung von *Barlia robertiana* (Loisel.) Greuter (1. Teil). Die Orchidee 27: 261–267, 1976.
- TESCHNER, W.: *Barlia metlesicsiana* spec. nov. – ein Endemit der Kanareninsel Tenerife. Die Orchidee 33: 116–119, 1982.
- VERMEULEN, P.: Übersicht zur Systematik und Taxonomie der Gattung *Orchis* s. str. J. Ber. Naturw. Ver. Wuppertal 25: 22–36, 1972.

Dr. W. Teschner, Im Knippert 12, D-5620 Velbert 1

Die *Ophrys-ciliata (speculum)*-Gruppe, eine Neubewertung (Orchidaceae: Orchideae)*

Ophrys ciliata Bivona Bernardi (= *O. speculum* Link, nomen illeg.) gilt in der sonst so formenreichen und problembeladenen Gattung als unkritische Art, die trotz ihrer weiten Verbreitung wenig variiert. Sie geriet daher nicht, wie manch andere Art oder Artengruppe, in die Interessensphäre der Orchideenforscher und blieb infolgedessen von nomenklatorischer Vielfalt weitgehend verschont. Die in den letzten Jahren sich mehrenden Veröffentlichungen behandeln alle die Bestäubungsbiologie der Art, nicht aber taxonomische Aspekte.

Abweichende Formen, die auf den westlichen und östlichen Rand des Areals beschränkt sind, wurden während der vergangenen zwanzig Jahre infolge der intensivierten floristischen Erforschung des Mittelmeerraumes etwas mehr beachtet. Die Zahl solcher Funde blieb allerdings niedrig, da die Vorkommen in bisher wenig von Orchideenliebhabern besuchten Gebieten liegen. Entsprechend blieb auch das Interesse an ihnen gering. Dabei war die eine dieser Formen bereits zu Beginn des vorigen Jahrhunderts aus Portugal beschrieben worden. Sie geriet jedoch schon kurz darauf in Vergessenheit und wurde erst vor knapp zwanzig Jahren wiederentdeckt. Die andere Form aus der Ostägäis ist seit den dreißiger Jahren dieses Jahrhunderts bekannt, war danach aber für lange Zeit verschollen. Die taxonomische Bewertung der beiden differierenden Sippen erfolgt heute meist als Unterarten von „*Ophrys speculum*“, doch sind die Meinungen sowohl bezüglich der Rangstufe als auch bezüglich der Identität der westlichen und östlichen Pflanzen keineswegs einhellig.

Den Anstoß, mich mit dem Formenkreis zu beschäftigen, erhielt ich während einer Reise in die Ägäis im April 1979. Auf Chios und in der angrenzenden Westtürkei traf ich mehrfach auf ausgedehnte Populationen des abweichenden ostägäischen Typs. Sie hatten, gemessen an meinen sonstigen Erfahrungen bei *Ophrys*, ein überaus homogenes Aussehen; nirgends sah ich Pflanzen, die *Ophrys ciliata* angenähert waren. Meine weiteren Nachforschungen ergaben, daß die ostägäische Sippe ebenso wie die der iberischen Halbinsel von *Ophrys ciliata* spezifisch verschieden ist. Wegen der zweifellos engen Verwandtschaft fasse ich die drei Arten informell als „*Ophrys-ciliata (speculum)*-Gruppe“ zusammen.

Die vorliegende Studie basiert auf Herbarpflanzen der folgenden Sammlungen: Frankfurt (FR), Heidelberg (HEID), Istanbul (ISTF), Izmir (IZ), Kopenhagen (C), London (BM), Lund (LD), München (M), Albert und Charlotte NIESCHALK (Korbach). Dazu kommen Fotobelege und Geländenotizen von Herbert BASLER (Güntersleben), Agnes GRUBE (Hanau), Hans SUNDERMANN (Wuppertal), Karl WEIHS (Hanau). Eine lange Fundliste sowie Fotos und detaillierte Beobachtungen verdanke ich Juan-Carlos ANTRAS BOSSE (Córdoba/Idar-Oberstein). Jany RENZ (Basel) stellte mir Funddaten zur Verfügung, die neben seiner eigenen die Sammlungen von Edinburgh (E), Genf (G) und Gerd TAUBENHEIM (Mettmann) umfassen.

Gruppenmerkmale:

Lippe tief dreilappig. Anhängsel und Höcker fehlen. Mittellappen submarginal und Seitenlappen marginal mit einem Kranz von langen, dichtstehenden Haaren. Mal großflächig mit dunklem zentralen Teil (blau bis violett) und heller Umrandung (gelb bis braun). Lippe am Grund nagelförmig verschmälert, Nagel $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{4}$ der Lippenlänge; Basalfeld langgestreckt, beiderseits von kräftigen, erhabenen, schwärzlichen Längsleisten begrenzt. Basalschwieneln und Staminodial-Punkte kräftig entwickelt, schwärzlich. Konnektiv des Gynostemiums ohne schnabelförmigen Fortsatz. Seitliche Petalen behaart, nach hinten umgebogen. Sepalen von grüner Grundfarbe, oft braunrot bis purpurn überlaufen; mittleres Sepalum über das Gynostemium nach vorn gebogen, seine Ränder nach oben umgebogen.

*) Frau Charlotte NIESCHALK zum 70. Geburtstag gewidmet.

Schlüssel zu den Arten

- 1. Mittellappen und Seitenlappen der Lippe im zentralen unbehaarten Bereich flach oder kaum gewölbt. Seitenlappen schräg aufrecht spreizend. Basalfeld jederseits mit zwei (fast) gleich langen Leisten *O. ciliata* Bivona Bernardi
- Mittellappen und Seitenlappen der Lippe im zentralen unbehaarten Bereich transversal stark gewölbt und seitlich nach unten umgeschlagen. Seitenlappen in einer Ebene mit dem Mittellappen, oder nur wenig aufgerichtet. Basalfeld jederseits mit zwei oder drei deutlich ungleich langen Leisten 2
- 2. Haare der Lippe hell: gelb- bis tieforange oder braungelb, selten rotbraun. Unbehaarter Rand des Mittellappens 1.5–2.5 mm breit. Seitliche Sepalen oberseits nicht oder schwach dunkel gestreift. Basalfeld (ob)ovoid oder elliptisch, jederseits mit zwei Längsleisten *O. vernixia* Brotero

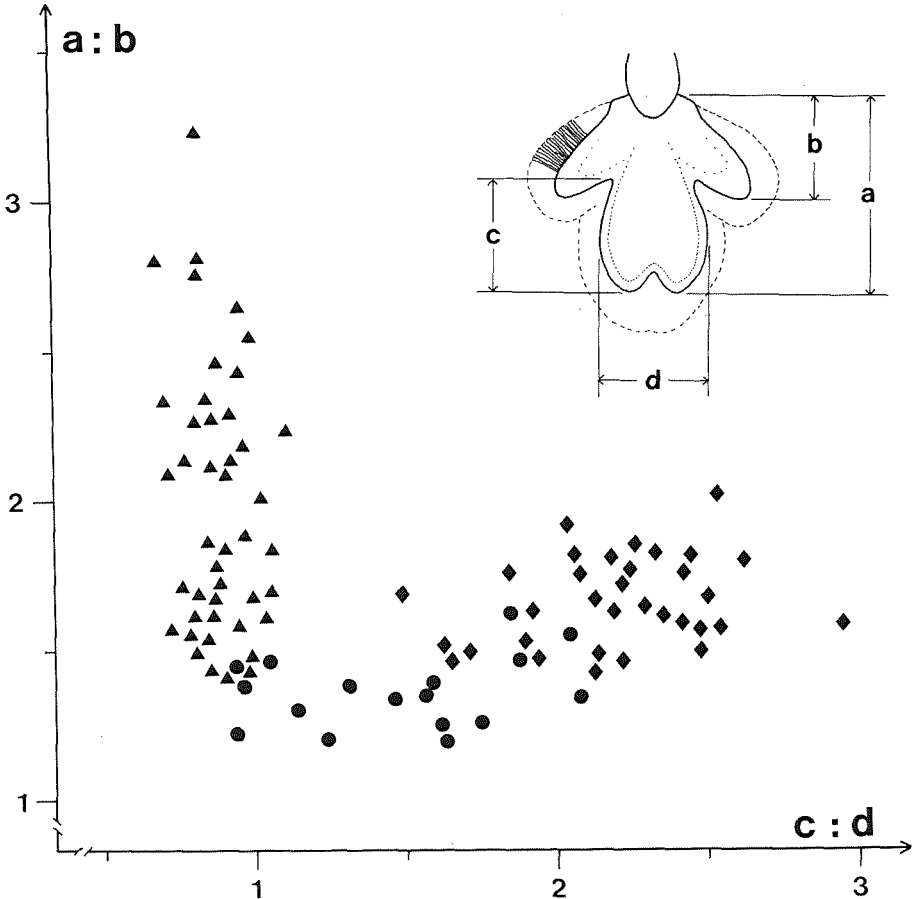


Abb. 1: Streudiagramm für zwei Lippenmerkmale (Abszisse: Form des Mittellappens; Ordinate: relative Länge der Seitenlappen) bei *Ophrys ciliata* ▲, *O. vernixia* ● und *O. regis-ferdinandii* ◆.

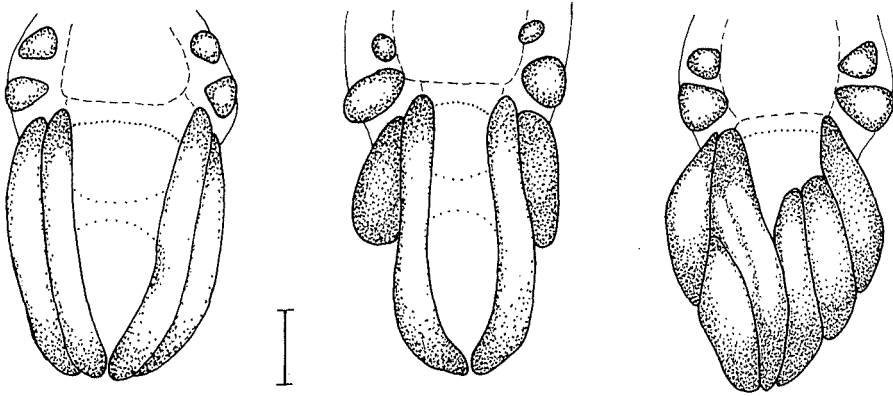


Abb. 2–4: Struktur des Basalfeldes mit den begrenzenden Längsleisten. – 2) *Ophrys ciliata*; 3) *O. vernixia*; 4) *O. regis-ferdinandii*. – Maßstab: 1 mm.

- Haare der Lippe dunkel: braun, braunrot oder braun- bis dunkelviolett. Unbehaarter Rand des Mittellappens 0.5–1.0 (–1.5) mm breit. Seitliche Sepalen oberseits kräftig dunkel gestreift, oft in der unteren Hälfte oder auf der ganzen Fläche braunrot bis dunkelviolett. Basalfeld linealisch oder dreieckig, oft wesentlich kürzer als der Nagel, jederseits mit meist drei Längsleisten *O. regis-ferdinandii* (Renz) Buttler

Ophrys ciliata Bivona Bernardi 1806

Abb. 1, 2, 5, Karten 1 und 2; Farbabb. 19

- 1678 *Orchis Muscam majorem coeruleam repraesentans* Breynius, Exoti Pl. Cent., 1: 100, descr. e Lusitania.
- 1695 *Orchis Ricinum villosum referens* Cupani, Sill. pl. Sic. (nomen).
- 1699 *Orchis Muscam majorem caeruleam repraesentans*, = Morison, Pl. Hist. univ. Oxon., 3: 494.
- 1753 *Ophrys insectifera* var. δ Linnaeus, Spec. Pl.: 949, Typus: Breynius (1678: fig. 44).
- 1787 *Ophrys myodes* var. δ Petagna, Inst. bot. 4: 1737.
- 1800 *Ophrys speculum* Link, Jour. Bot. (Göttingen), 1799(2): 324, pro parte, nomen illegitimum superfluum, Lectotypus: herbarium WILLDENOW no. 16940 (B).
- 1805 *Ophrys scolopax* Cavanilles, sensu Willdenow, Spec. Pl., ed. 4, 4(1): 69, pro parte.
- 1806 *Ophrys ciliata* Bivona Bernardi, Sic. Pl. Cent., 1: 60, Typus: Panormi sopra S. Maria di Gesu.
- 1842 *Arachnites speculum* (Link) Todaro, Orch. Sic.: 93.

Merkmale: siehe Tabelle 1.

Abbildungen anderer Autoren: Aufgeführt sind nur solche Publikationen, in denen neben *Ophrys ciliata* auch *O. vernixia* und/oder *O. regis-ferdinandii* abgebildet sind. KELLER (1931–1933): Tafel 7, Fig. 5, 6; Tafel 23, Fig 4, 5, 6; Tafel 83, Fig. 2. – NELSON (1962): Tafel XXXIX, Fig. 1, 2; Tafel LVIII, Fig. 189, 190. – DANESCH & DANESCH (1969a): Abb. 4 [= DANESCH & DANESCH (1969b): Schutzumschlag; REISIGL, DANESCH & DANESCH (1977): S. 119, Fig. 8]; 8. – DANESCH & DANESCH (1969b): S. 126, Fig. a [= DANESCH & DANESCH (1972): S. 168, Fig. b], b, c, d. – DANESCH & DANESCH (1971): S. 28 oben rechts. – DANESCH & DANESCH (1972): S. 168, Fig. d; S. 170, Fig. b; S. 172, Fig. a. – BEYER (1972): Abb. 1 linke

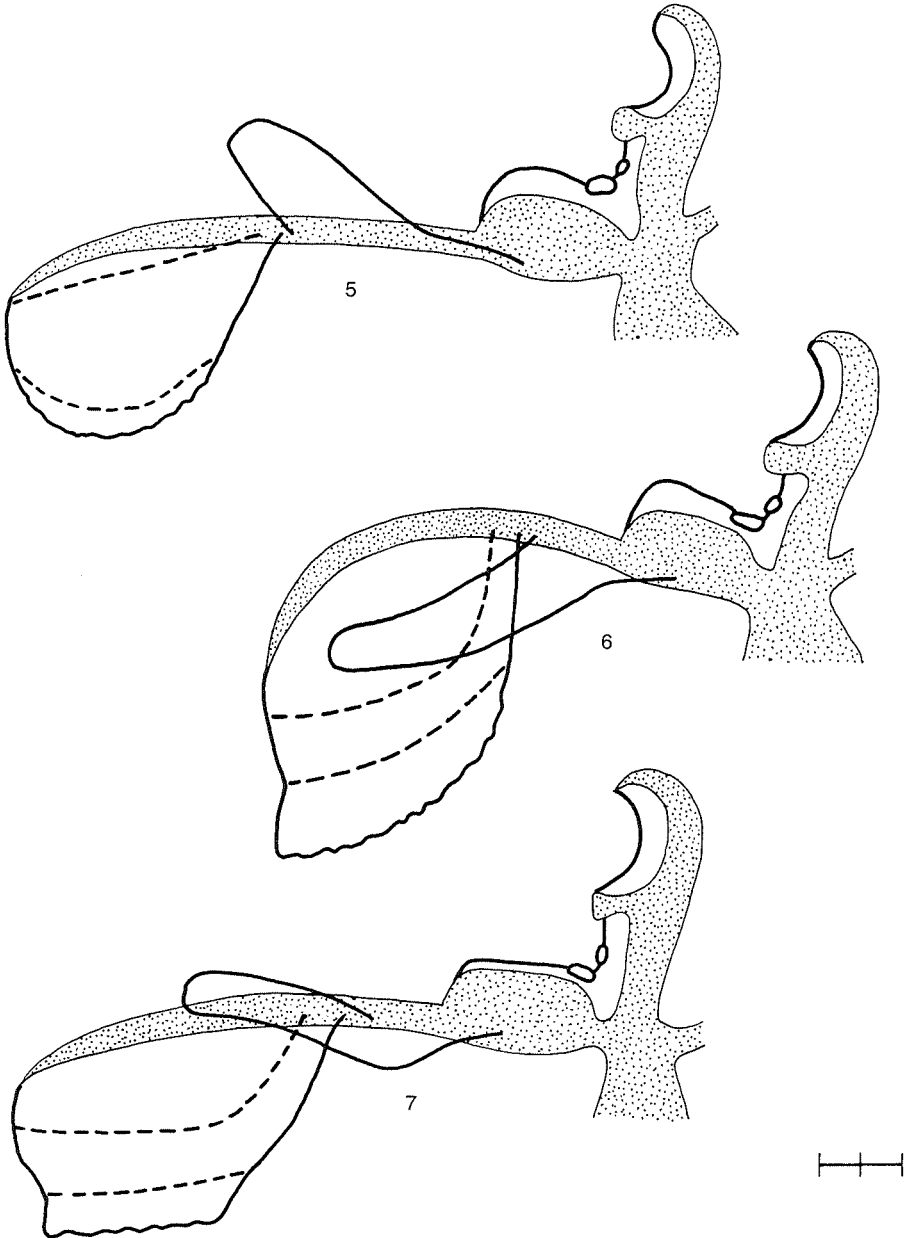


Abb. 5–7: Blüte, medianer Längsschnitt mit Aufriß kombiniert. Solides Gewebe gepunktet, Umrisse des Auf-
 risses in dicken Linien. – 5) *Ophrys ciliata*; 6) *O. vernixia*; 7) *O. regis-ferdinandii*. – Maßstab: 2 mm.

Blüte. — SUNDERMANN (1975): Titelbild, S. 82 oben links [= SUNDERMANN (1980): Abb. 3]. — HUXLEY & TAYLOR (1977): no. 448. — LANDWEHR (1977): S. 377, Fig. 1–6; S. 379, Fig. 1. — WILLIAMS, WILLIAMS & ARLOTT (1978): p. 59. — GÖLZ & REINHARD (1981): Tafel 10i.

Bemerkungen zur Nomenklatur

1. Der Name *Ophrys speculum* Link, der seit der Revision von MORETTI (1823) für die Art verwendet wird, ist illegitim, da LINK bei der Beschreibung zwei früher legitim veröffentlichte Art-namen als Synonyme einbezog. Dies sind *Ophrys muscaria* Lamarck und *O. scolopax* Cavanilles. LINK hätte bei korrektem Vorgehen den älteren der beiden Namen für sein neues Taxon benutzen müssen.

Der Sachverhalt ist aus nomenklatorischer Sicht eindeutig, wenn auch bedauerlich, weil LINK tatsächlich *Ophrys ciliata* vor sich hatte. Zudem gehört die von ihm noch genannte *Ophrys insectifera* δ Linnaeus zu der Art, während andererseits nach unserer heutigen Kenntnis *O. muscaria* (= *O. insectifera*) und *O. scolopax* davon verschiedene Arten repräsentieren. Die Verwirrung ging sogar weiter, denn LINK kannte *O. scolopax*, bemerkte jedoch nicht die Identität mit dem von CAVANILLES beschriebenen Taxon, sondern gab ihr in derselben Publikation mit *O. picta* einen neuen Namen.

2. LINK war 1797–1798 zusammen mit HOFFMANNSEGG in Portugal. Von jener gemeinsamen Reise scheint nur ein Exemplar der „*Ophrys speculum* Link“ erhalten zu sein. Entsprechende Anfragen in Genf, Halle, Helsinki, Kopenhagen, Leningrad und Liverpool, wo jeweils Teile des Nachlasses der beiden Sammler aufbewahrt werden, blieben ohne Erfolg. Die Pflanze liegt im Herbarium WILLDENOW (B) unter *Ophrys scolopax* (Beleg Nr. 16940). Der Bogen trägt einen Vermerk, daß WILLDENOW die Pflanze von HOFFMANNSEGG erhalten hat. Das Exemplar ist *Ophrys ciliata*, ebenso bezieht sich die Beschreibung von LINK eindeutig auf diese Art („labii laciniae laterales erectae, media rotundata“). Dies ist von Bedeutung, da in dem Fundgebiet („um Setuval“) auch *Ophrys vernixia* vorkommt.

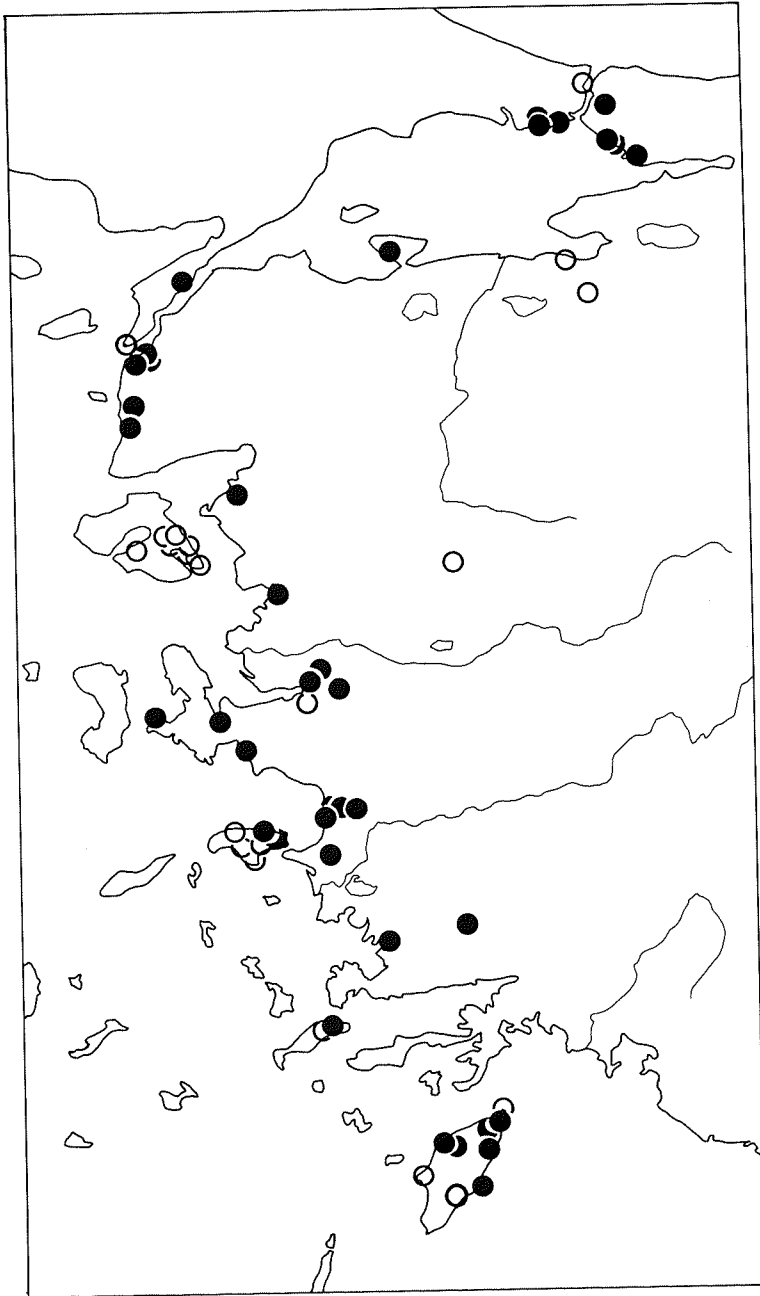
3. Von mehreren Autoren wird „*Ophrys scolopax* Willdenow (1805)“ als Synonym von *O. ciliata* genannt. WILLDENOW hat kein Taxon dieses Namens beschrieben, sondern den Namen von CAVANILLES (1793) übernommen und lediglich um das jüngere Synonym „*Ophrys speculum* Link“ erweitert. WILLDENOW schloß sich damit der Meinung LINKs an, daß *Ophrys scolopax* und *O. speculum* konspezifisch seien, korrigierte aber dessen nomenklatorisch unkorrektes Vorgehen, für eine bereits beschriebene Art nach eigenem Gutdünken einen neuen Namen zu wählen.

4. *Ophrys ciliata* ist der zweitälteste und damit gültige Name für die Art. Eigenartigerweise hatten auch die italienischen Botaniker die Impression eines Spiegels, als sie die verschiedenen Rag-wurzformen ihres Landes beschrieben. Offensichtlich in Unkenntnis des Artikels von LINK benutzten sie, zuerst BERTOLONI und ihm folgend BIVONA BERNARDI, den Namen „*Ophrys speculum*“ für *O. bertolonii* Moretti. BIVONA BERNARDI bezog sich, als er *O. ciliata* benannte, nicht auf das spiegelnde Mal, sondern auf den umgebenden Haarkranz als das auffällige Kennzeichen der Art.

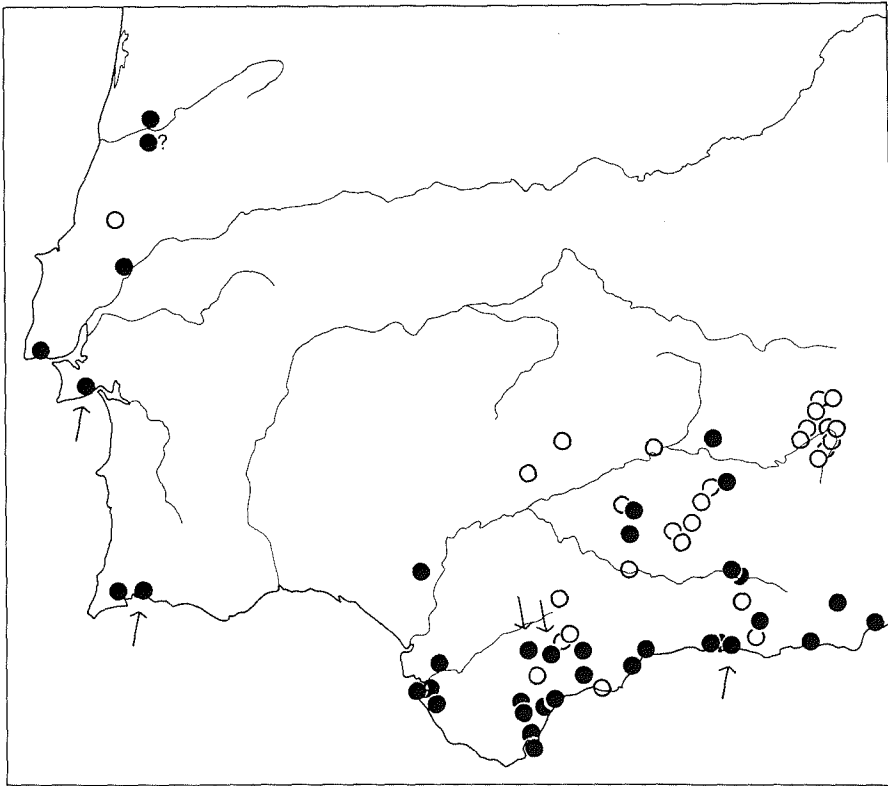
5. MORISON kannte die Pflanze nicht aus eigener Anschauung. Er übernahm alle Angaben von BREYNIUS, die Beschreibung unverändert, die Abbildung verkleinert. Beim Umzeichnen der Fig. 44 unterliefen ihm mehrere Ungenauigkeiten; so sind die Blätter seiner Fig. 11 (sect. 12, tab. 13) schmaler, die Petalen bei der zweituntersten und ein Seitenlappen der Lippe bei der drittuntersten Blüte weggelassen sowie die Lippe der untersten Blüte entstellt.

Verbreitung (Karten 1, 2)

Ophrys ciliata ist im gesamten Mittelmeergebiet verbreitet, doch gebietsweise selten (z. B. in Südfrankreich, in Mittel- und Süditalien) oder fehlend (z. B. im Adriagebiet). Das Areal



Karte 1: *Ophrys ciliata*, Verbreitung in der Ostägäis. — ● gesehene Belege, ○ andere sichere Angaben.



Karte 2: *Ophrys ciliata*, Verbreitung im Südwestteil der iberischen Halbinsel. — ● gesehene Belege, ○ andere sichere Angaben, Pfeile: Pflanzen in einzelnen Merkmalen der *O. vernixia* angenähert. ? Bestimmung unsicher.

wurde von MEUSEL, JÄGER & WEINERT (1965: Karte 107c) dargestellt. Im östlichen Mittelmeergebiet sind durch Beobachtungen in den letzten Jahren zahlreiche neue Fundpunkte hinzugekommen, etwa für den Peloponnes (BAYER, KÜNKELE & WILLING 1978), die Westtürkei (Karte 1) und die Südtürkei (VÓTH 1967b, SUNDERMANN & TAUBENHEIM 1978). Die Angabe für Kreta ist zu streichen (KÜNKELE 1979). An der Nordgrenze in Italien ist die Art neuerdings von Elba (OTTENS 1967) und aus der Provinz Grosseto (TICHY, DEL PRETE & TOSI 1979) nachgewiesen worden. Unklar bleibt vorerst die genaue Verbreitung in Portugal, da bislang *Ophrys ciliata* und *O. vernixia* nicht getrennt kartiert wurden. Den Hinweisen bei DANESCH & DANESCH (1969a) läßt sich nur soviel entnehmen, daß *O. ciliata* gegenüber der anderen Art in Mittelportugal zurückzutreten scheint; in der Algarve dagegen ist sie die häufigere Art (SUNDERMANN, mündl. Mitteilung). Eine Liste der Arealkarten geben WILLING & WILLING (1979). Die nachfolgende Fundortliste enthält die von mir gesehenen Belege und gibt keinen Aufschluß über die Häufigkeit der Art in verschiedenen Landschaften.

Untersuchtes Material

Die Fundorte sind in einer Kurzform mit der Bezeichnung für das 10 x 10 km-Quadrat im UTM-Raster (Universal Transverse Mercator Grid) angegeben. Waren Orte nicht genau zuzuordnen

oder festzulegen, dann sind entweder die beiden möglichen Quadrate (z. B. NC 14/5 bedeutet: NC14 oder NC15) oder das 50 x 50 km-Quadrat [= „Quadrant“, z. B. GH(1)] genannt. Für Fundorte, die auf Landkarten nicht zu finden waren, steht die Ortsbezeichnung. In die Liste sind auch glaubhafte Angaben verschiedener Gewährsleute aufgenommen, sofern sie aus dem Gebiet der beiden Arealkarten (Karten 1, 3) stammen.

Libanon: YD50.

Türkei: **A1(E)**. Çanakkale: ME23;66. – **A1(A)**. Çanakkale: ME42. Balıkesir: NE67. – **A2(E)**. Istanbul: PF43;44;53;75. – **A2(A)**. Istanbul: PF7/85;82. Kocaeli: PF92/QF01. Bursa: PE57;74/5. – **B1**. Çanakkale: MD39. ME30;32. Balıkesir: MD85. İzmir: MC34;73;82. NC14;14/5;15;25;34. ND00. Kemalpaşa, Ahmetbeyli. İzmir/Manisa: NC26. – **B2**. Manisa: ND(4) [?90]. – **C1**. İzmir: NB39. İzmir/Aydın: NB29. Aydın: NB26;28/9;39. Muğla: NB52. – **C2**. Muğla: NB93. – **?C3**. Antalya: Kepez. – **C4**. Antalya: VF41. – **C6**. Hatay: BA30.

Griechenland: Lesbos: MD32;43;52;53;61;62. – Samos: MB78;86;87;88;97;98. NB07. – Kos: NA28. – Rhodos: NA60;71;81;91. NV88;99. PA01;02;03. – Evvoia: FJ90. GH35. – Voiotia: Larmes. – Attiki: GH40. – Korinthia und Argolis: FG48;55;56/6;57;86. GG13.

Italien: Grosseto: PM79. – Napoli: VF(1). – Sassari: MK39. ML60/1. NL16. – Cagliari: MJ55. NJ0/13/4;13. – Messina: WC11. – Palermo: UC42;51;51/2;52. – Trapani: TC80;81. UC10;10/1. – Agrigento: UB73;7/86.

Malta: Malta: Wied Ghas Dala... – Gozo: VV38.

Frankreich: Var: GH(1).

Spanien: Menorca: EE91;92. FE01. – Mallorca: DD57;5/67;67/6/77/8;69;97. DD79/DE7/80. DE70;7/80;80. ED07;26;27;38. EE01;11. – Ibiza: CD41;50;51;52;61;6/72/3. – Burgos: VN92. WN02. – Zaragoza: XM49. – Tarragona: CF1/23. – Alicante: YH1/24;48. – Murcia: XG17;7/86. – Almería: VF96. WF19;47. XG01. – Jaén: UH91. VG 15;27;28;48. – VH31;91;92. WH00;02;03;04;10;11;12;14;22;23;24. – Córdoba: UG62;65;66;67;75;76;95. UH22. TG99. VG04. – Granada: VF 36;49;57;58. VG32;41. – Málaga: TF93;95. UF03;06;17;18;26;34;34/5;48;65;76. VF 26. – Cádiz: QA44;53;54;5/65/6. TE89/TF80. TF80;82;83;87. – Sevilla: QB4/53. UG 10.

Portugal: Algarve: NB20/1;40. – Estremadura: MC68. NC05/6;0/16. ND1/28. – Ribatejo: ND2/34. – Beira Litoral: NE44 (Bestimmung unsicher);45.

Libyen: Cyrenaica: DA8/99. Wadi Wardama near Beda Litorea. – Tripolitaniens: VS11.

Tunesien: NF04;2/36. PF18;3/47;42/3.

Algerien: Constantine: KF82. LF43;6/77. – Alger: DA25; 5/64;75. EA06;16;27. FA56. – Oran: XE72. YE05;0/15.

Marokko: NQ6/75. TE46;52;83. WE00. Djebel Kerker (Beni-Bou-Yahi).

Ophrys vernixia Brotero 1804

Abb. 1, 3, 6, Karte 3; Farbabb. 21

1804 *Ophrys vernixia* Brotero, Fl. lusit., 1: 21, Lectotypus: Fig. 2, Tab. 3 apud BROTERO (1816).

1805 *Ophrys bombylifera* Willdenow, Spec. Pl., ed. 4, 4(1): 68, nomen illegitimum superfluum, pro parte, Syntypi: herbarium WILLDENOW no. 16937/1 et 16937/2 (B).

1816 *Ophrys scolopax* Cavanilles (sensu Willdenow), Brotero, Phytogr. Lusit. Select., 1: 8, pro parte.

1969 *Ophrys speculum* Link subsp. *lusitanica* Danesch & Danesch, Die Orchidee 20: 21, Holotypus: Portugal, ca. 15 km südöstlich von Coimbra (DANESCH & DANESCH, 23. IV. 1966) (HEID).

Merkmale: siehe Tabelle 1.

Abbildungen anderer Autoren: DANESCH & DANESCH (1969a): Abb. 1, 2, 3, 5 [= SUNDERMANN (1975): S. 82 oben rechts, SUNDERMANN (1980): Abb. 4], 6, 7, 9, Titelbild Orchidee Heft 20(1). – DANESCH & DANESCH (1969b): S. 127. Fig. a, b, c [= DANESCH & DANESCH (1972): S. 174, Fig. b]. – DANESCH & DANESCH (1971): S. 28 Mitte rechts. – DANESCH & DANESCH (1972): S. 174, Fig. c. – BEYER (1972): Abb. 1 mittlere und rechte Blüte. – REISIGL, DANESCH & DANESCH (1977): S. 119, Fig. 9 – LANDWEHR (1977): S. 379, Fig. 6, 7. – WILLIAMS, WILLIAMS & ARLOTT (1978): p. 58.

Bemerkungen zur Nomenklatur

1. BROTERO hat das Binom *Ophrys vernixia* 1804 veröffentlicht; die knappe Diagnose läßt keine Deutung zu, welche Art der Gruppe er meinte. Diese Frage zu klären ist deshalb wichtig, weil der Name der älteste gültige in der Gruppe ist und bei Konspezifität mit *O. ciliata* (1806) prioritätsberechtigt wäre. „Circa Conimbricam“, wo BROTERO die Pflanze fand, wachsen sowohl die südwest-iberische („*lusitanica*“) als auch die weit verbreitete Sippe („*speculum*“ = „*ciliata*“). – 1816 gibt BROTERO dann eine detaillierte Beschreibung und bildet die Pflanze ab (Tab. 3, Fig. 2). Dabei verwendet er den Namen „*Ophrys scolopax* Willd.“, zu dem er *O. vernixia* als Synonym stellt. Die Abbildung ist in den wichtigen Lippenstrukturen wenig genau, da zu sehr vereinfacht. Sie erweckt indes wegen der schmalen Lappen und langen, abwärts gebogenen Seitenlappen sofort den Eindruck der südwest-iberischen Art und nicht den von *O. ciliata*. Bei genauer Analyse des Textes weisen die meisten Details ebenfalls in diese Richtung: „caulis quinque ad tredecim uncias altus .. flores quatuor ad undecim .. petalis tribus externis è viridi rubescentibus .. petala duo interna ex ferrugineo viridia .. labium inferius convexo-concavum .. laciniis duabus lateralibus sublinearibus .. disco gibboso .. marginibus subtus lanam exsertis .. discus supinus“. Dieses Bild stören etwas die Farbangaben für die Haare („lanâ saturatè rubiginosâ“) und den kahlen Rand der Lippe („marginibus subrubiginosis“), die eher auf *O. ciliata* hindeuten oder noch im Überschneidungsbereich beider Arten liegen; auf die subjektive Einschätzung von Farben sei hier hingewiesen, z. B. ist die Malfarbe nach BROTERO „purpureus“. Einen zusätzlichen Hinweis bringt die Synonymliste: BROTERO zögert, seine neue Art gleichzusetzen mit der von BREYNIUS und von MORISON abgebildeten Pflanze, die eindeutig *O. ciliata* darstellt (breite, nicht gewölbte Mittellappen und kurze, aufgerichtete Seitenlappen!). Insgesamt sprechen die Indizien also dafür, daß BROTERO die südwest-iberische Art und nicht *O. ciliata* vor sich hatte.

Da ein authentischer Herbarbeleg nicht aufzufinden war, wird die oben zitierte Abb. 2 auf Tafel 3 bei BROTERO (1816) als Lectotypus gewählt. Das Herbarium VALORADO (LISU) enthält eine Pflanze, die nach Auskunft der Sammlung eventuell von BROTERO stammt (Etikett: „*Ophrys vernixia*. Brot.“); die Pflanze kommt jedoch nicht als Typus in Frage, da die Herkunft und wegen der nicht optimalen Konservierung die Bestimmung unsicher sind.

2. Im Herbarium WILLDENOW (B) liegen zwei Belege, die als *Ophrys bombylifera* beschriftet sind. Die Pflanze auf Bogen Nr. 16937/1 ist *O. bombyliflora* Link. Die andere auf Bogen Nr. 16937/2 gehört sicher zur *O.-ciliata* (*speculum*)-Gruppe; ich möchte sie, da sie schlecht gepreßt und erhalten ist, mit Vorbehalt als *O. vernixia* bestimmen. Beide Pflanzen stammen möglicherweise von der Portugal-Reise von LINK und HOFFMANNSEGG und sind vielleicht infolge einer späteren Verwechslung bei WILLDENOW unter einer Art abgelegt worden. Ein solcher Irrtum wäre verständlich, wenn WILLDENOW den kahlen Rand der Lippe als Anhängsel mißdeutet hätte. Besonders die zweitunterste Blüte des Belegs 16937/2 kann zu einem Fehlschluß verleiten. *Ophrys bombylifera* umfaßt demnach zwei heterogene Elemente. Ferner ist der Name eine überflüssige Neubenennung von *bombyliflora* und nach den Nomenklaturregeln illegitim. Zu ergänzen bleibt, daß WILLDENOW *O. bombyliflora* im selben Werk ein zweites Mal als *tabanifera* benannt hat, wobei er sich, ohne Pflanzen gesehen zu haben, auf eine Beschreibung DESFONTAINES' bezog.



Karte 3: *Ophrys vernix*, Verbreitung. — ● gesehene Belege, ○ andere sichere Angaben, ? Bestimmung unsicher.

Verbreitung (Karte 3)

Ophrys vernix ist ein Endemit der iberischen Halbinsel. Die Fundstellen verteilen sich auf drei weit voneinander getrennte Teilareale in Mittelportugal, Südportugal und Südspanien. Die Art war nach der ersten und einzigen Erwähnung durch BROTERO (1804, 1816) aus der Umgebung von Coimbra lange Zeit verkannt worden. DANESCH & DANESCH (1969a) haben sie wiederentdeckt und die Abgrenzungen der portugiesischen Arealteile bereits ziemlich genau ermittelt und kartiert. Leider jedoch geben die beiden Autoren keine detaillierte Fundortliste.

ANTRÁS BOSSE gelang der Erstnachweis für Spanien. Dort ist die Art aus den Provinzen Córdoba und Jaén von einem Gebiet mit ca. 60 km Durchmesser bekannt. Diese beachtenswerten Neufunde, die hier erstmals publiziert werden, lassen vermuten, daß die Art im Süd(west)en Spaniens möglicherweise noch weiter verbreitet ist und bis jetzt nur übersehen wurde.

Untersuchtes Material

Die Liste enthält auch glaubhafte Geländebeobachtungen und Literaturangaben.

Spanien: VG27 Jaén: c/ Martos a Los Villares (ANTRÁS BOSSE vidit, 4. V. 1980). – UG65 Córdoba: c/ Cabra a Monturque, c/ inter. (ANTRÁS BOSSE, Foto, 28. IV. 1979). – UG75 Córdoba: c/ Nueva Carteya a Cabra (ANTRÁS BOSSE, Foto, 28. IV. 1979). – UG76 Córdoba: c/ Castro del Río a Nueva Carteya (ANTRÁS BOSSE, Foto, 28. IV. 1979). – UG95 Córdoba: c/ Zamoranos a El Cañuelo (ANTRÁS BOSSE vidit, 4. V. 1980).

Portugal: Prov. Estremadura (WELWITSCH 22, 1848) (BM). – NB40;80;81 Algarve: Portimão; N und W Loulé (DANESCH & DANESCH 1969a). – NB71 Algarve: Paderne (SUNDERMANN, Foto, 1979). – NB90 Algarve: N Sta. Barbara de Nexl (SUNDERMANN, Fotos, 1979 und 1982). – NB90/1 Algarve: W Sao Bras de Alportel (SUNDERMANN, Foto, 1982). – MC69 Estremadura: Sintra (WHITE, 16. V. 1908) (BM); (NICHOLSON & DIXON, 23. V. 1911) (BM). – MC77/8 Estremadura/ pr. Trafaria (DAVEAU, IV. 1890) (BM), Bestimmung unsicher. – MD70 Estremadura: c. 2 km N Cheleiros (WEIHS, Foto, 4. IV. 1978). – MD82 Estremadura: Torres Vedras prox. das Termas dos Cucos, c. 70 m (RAINHA 4544, 27. V. 1961) (LD). – MD82 Estremadura: Dois Portos (DA CUNHA, IV. 1886) (BM;LD). – MD85 Estremadura: Obidos, Festungsmauer (WEIHS, Foto, 3. IV. 1978). – MD92 Estremadura: Montegil, Alenquer (MURRAY, V. 1888) (BM), Bestimmung unsicher. – MC8/99. MD70. NC05/6 Estremadura: N Lissabon; E Mafra; Serra de Arrabida (DANESCH & DANESCH 1969a). – NE45 Beira Litoral: Coimbra, Carreira do Tiro (MATOS & MARQUES, 7. V. 1954) (LD). – NE46 Beira Litoral: W Mealhada (MERXMÜLLER 27326, 25. V. 1972) (M). – ND1/28. NE54 Beira Litoral: zwischen Batalha und Fátima; c. 15 km SE Coimbra (DANESCH & DANESCH 1969a).

***Ophrys regis-ferdinandii* (Renz) Buttler comb. nov.**

Abb. 1, 4, 7, Karte 4; Farbbabb. 20

- 1935 *Ophrys speculum* Link subsp. *regis-ferdinandi-coburgii* Acharoff & Kellerer, in: KELLER, Repert. Spec. nov. Regni Veg., Sonderbeih. A, 3: Tab. 186, cum descr. germ., nomen invalidum.
- 1939 *Ophrys speculum* Link subsp. *regis-ferdinandii* Acharoff & Kellerer, Mitt. königl. naturwiss. Inst. Sofia, 12: 206, cum descr. germ., nomen invalidum.
- 1943 *Ophrys speculum* Link f. *regis-ferdinandii* Renz in RECHINGER, Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Cl., 105(1): 819, Typus: Insel Rhodos (König FERDINAND I. von Bulgarien, 14. IV. 1933) (Fig. 1 [Foto] in ACHTAROFF & KELLERER 1939).
- 1959 *Ophrys speculum* Link var. *regis-ferdinandii* (Renz) Soó, Acta bot. Acad. Sci. hung., 5: 439.
- 1971 *Ophrys speculum* Link subsp. *regis-ferdinandii* Kuzmanov, Fragm. flor. geobot., 17(2): 194, homonymum posterius, nomen illegitimum, Typus: Rhodos, Filiramo (FERDINAND, IV. 1933) (SOM 14269).

Merkmale: siehe Tabelle 1.

Abbildungen anderer Autoren: KELLER (1935): Tafel 186, Fig. 3 [= ACHTAROFF & KELLERER (1939): Fig. 1; DANESCH & DANESCH (1969a): Abb. 13]. – NELSON (1962): Tafel LIII, Fig. 35; Tafel LVIII, Fig. 191. – VÖTH (1967a): Abb. 3. – DANESCH & DANESCH (1969a): Abb. 12. – MÜLLER (1970): S. 470/471. – SUNDERMANN (1975): S. 82 unten links. – HUXLEY & TAYLOR (1977): no. 449. – LANDWEHR (1977): S. 378, Fig. 2 und 3; S. 379, Fig. 4 und 5. – GÖLZ & REINHARD (1981): Tafel 9 g.

Bemerkungen zur Nomenklatur

Die ostmediterrane Sippe der *Ophrys-ciliata (speculum)*-Gruppe ist seit Mitte der dreißiger Jahre bekannt. Ihre Benennung war von Anbeginn mit Mißverständnissen belastet, welche bis heute nicht korrigiert worden sind. Der Erstfund gelang (König) Ferdinand (I. von Bulgarien) aus

dem Haus Sachsen-Coburg auf Rhodos, als er sich am 14. IV. 1933 auf der Insel aufhielt. Er brachte außer einem getrockneten Beleg und ergänzenden Notizen ein lebendes Exemplar in den botanischen Garten von Sofia mit. Dieses wurde dort von KELLERER weiter kultiviert und von ACHTAROFF wahrscheinlich im folgenden Frühjahr fotografiert. Hier nun beginnt die nomenklatorische Verwirrung. Das Foto gelangte zusammen mit einer Beschreibung, also entweder schon mit einem Manuskript oder mit einem Auszug daraus (Wortlaut!), zu KELLER in Aarau. Dieser machte davon sofort Gebrauch und brachte das Foto samt kurzer deutscher Diagnose in der letzten Lieferung der „Iconographie“ (erschien am 25. II. 1935), wobei er das Unterart-Epitheton „*regis-ferdinandi-coburgii*“ übernahm. Die Veröffentlichung des Artikels von ACHTAROFF & KELLERER mit demselben Foto und einer ausführlichen deutschen Beschreibung verzögerte sich bis 1939, möglicherweise wegen KELLERERS Tod am 5. III. 1938. Außerdem hatten inzwischen die Autoren selbst (oder ACHTAROFF allein), das Epitheton, vielleicht wegen der Länge, in „*regis-ferdinandii*“ abgeändert. Die neue Unterart ist damals weder mit dem längeren noch mit dem kürzeren Epitheton gültig veröffentlicht worden, da als Stichtag für die obligatorische lateinische Diagnose (§ 36) der 1. I. 1935 gilt. Als erster hat RENZ die Sippe 1943 in der Flora Aegaea als Form von *Ophrys speculum* regelgemäß publiziert. Da kein Herbarbeleg angeführt ist, muß das schon genannte Foto als Typus angesehen werden.

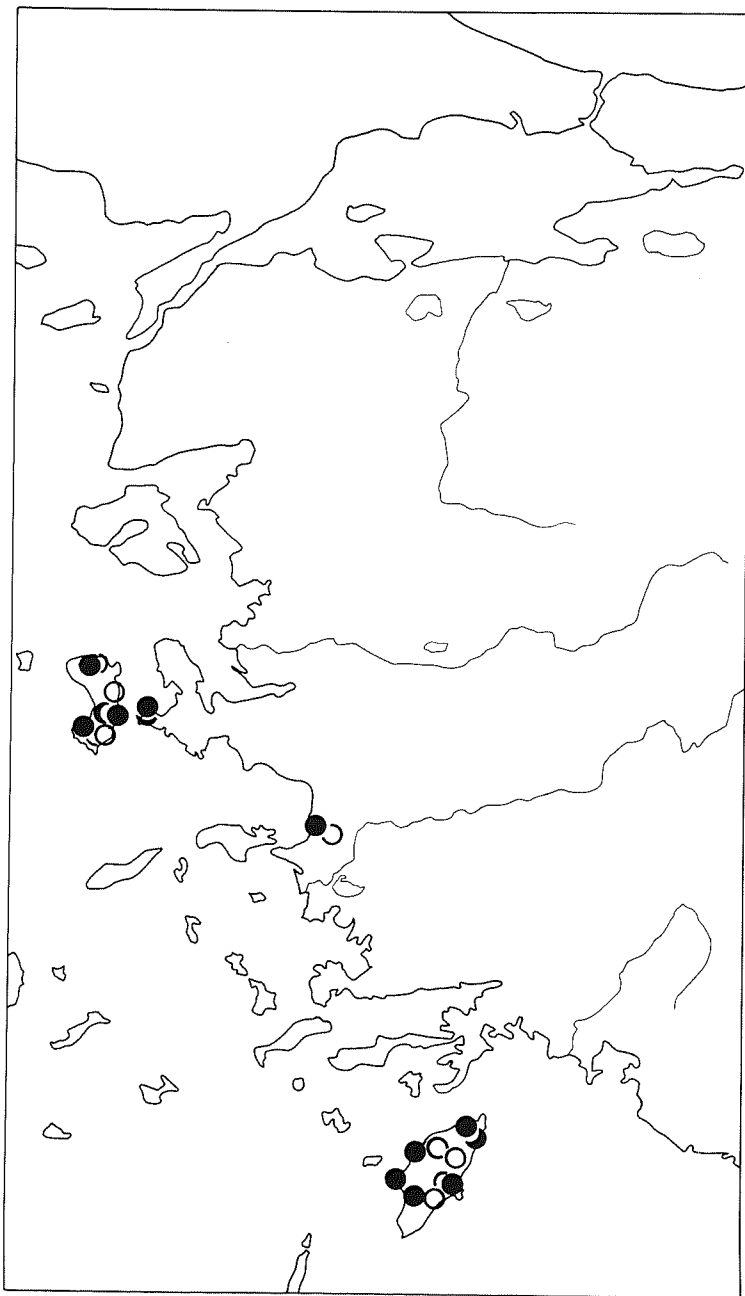
Vor einigen Jahren schließlich validierte KUZMANOV (1971) die Unterart von ACHTAROFF & KELLERER, wobei er das in Sofia aufbewahrte Herbarexemplar als Typus wählte. Dieses Vorgehen ist nach den Nomenklaturregeln illegitim, da die neue Unterart ein jüngeres Homonym zu dem RENZschen Namen ist.

Verbreitung (Karte 4)

Die zur Zeit bekannten Fundstellen reichen von Chios im Norden bis Rhodos im Süden und bilden drei Schwerpunkte: 1. Insel Chios (SOÓ 1973, GÖLZ & REINHARD 1978, 1981) und benachbarte Çeşme-Halbinsel; 2. Gebiet um Kuşadası/Söke (SUNDERMANN 1969; SUNDERMANN & TAUBENHEIM 1978); 3. Insel Rhodos (ACHTAROFF & KELLERER 1939; STROH & STROH 1964; VÖTH 1967a, DANESCH & DANESCH 1969a; SUNDERMANN & TAUBENHEIM 1978; u. a.).

Damit ist die tatsächliche Verbreitung wahrscheinlich noch nicht erfaßt. Mit weiteren Funden kann vor allem in der küstennahen Westtürkei gerechnet werden, wo die Art auf den zahlreichen, teils schlecht zugänglichen Halbinseln wachsen mag. Meine Suche im April 1980 im Umkreis von Gülbahçe (bei Urla), Güllük, Marmaris und Bozburun war allerdings ergebnislos. Die Situation ist wohl anderswo dieselbe wie auf Rhodos, von wo *Ophrys regis-ferdinandii* relativ am besten bekannt ist: „Seit einigen Jahren nimmt sie .. an Häufigkeit zu“ (DANESCH & DANESCH 1969a), jedoch nicht wegen einer rezenten Ausbreitungstendenz, wie man nach dieser und einer sinngemäßen Äußerung NELSONS (1962) glauben könnte, sondern „it is by no means uncommon here, but it is a small plant easily enough overlooked“ (HUXLEY 1972).

Ophrys regis-ferdinandii ist zu denjenigen ägäischen Endemiten zu rechnen, die ihr Hauptvorkommen in der Ostägäis besitzen und von dort in die Südägäis ausstrahlen (Liste bei RECHINGER 1950: 83–84). Sie gehört also einem bekannten Arealtyp an, was ein Argument dafür ist, daß es sich um eine Sippe mit längerer Arealgeschichte handelt. Erwähnenswert ist die große Lücke zwischen den bekannten Inselvorkommen auf Chios und Rhodos. Soweit in den geeigneten gelegenen Inseln bis jetzt abgesehen wurden, namentlich Samos und Kos (GÖLZ & REINHARD 1978, 1981), scheint die Art dort zu fehlen und durch die verwandte *Ophrys ciliata* ersetzt zu sein. Eine solche disjunkte Verbreitung, sollte sie in Zukunft bestätigt werden, wäre indes nicht ungewöhnlich, da auch zahlreiche andere Arten (weiter verbreitete wie endemische) in der Ostägäis analoge Arealbilder zeigen und die verschiedenen Inseln in wechselnder Kombination besiedeln.



Karte 4: *Ophrys regis-ferdinandii*, Verbreitung. — ● gesehene Belege. ○ andere sichere Angaben.

Untersuchtes Material

Die Liste enthält auch glaubhafte Geländebeobachtungen und Literaturangaben.

Türkei: B1. MC33 İzmir: 2,5 km SW Çeşme nach Çiftlik, 50 m (BUTTLER 25116, 13. IV. 1980) (herb. BUTTLER). – MC34 İzmir: Çeşme, NW vom Ort gegen Uçburun, 20 m (BUTTLER 79-358 und 25114, 2. IV. 1979 und 13. IV. 1980) (herb. BUTTLER). – C1. NB28 Aydın: c. 4 km S Kuşadası, 50 m (TAUBENHEIM 78.25, 14. IV. 1978) (herb. TAUBENHEIM). – NB37 Aydın: bei Söke (SUNDERMANN, IV. 1969) (SUNDERMANN 1969); (SUNDERMANN, 3. IV. 1971) (SUNDERMANN & TAUBENHEIM 1978).

Chios: MC03 Mesta, 0–1 km SE gegen Olympoi, 130–190 m (BUTTLER 79-864, 13. IV. 1979) (herb. BUTTLER). – MC14 Haghios Georgios Sykousis, 400 m (BUTTLER vidi, 12. IV. 1979). – MC16 Pelinaion-Massiv, NW-Hang oberhalb Kampia, 470 m (BUTTLER vidi, 10. IV. 1979). – MC24 Thymiana, SE H. Anagyri, 60–90 m (BUTTLER 79-663, 8. IV. 1979) (herb. BUTTLER). Weitere Fundorte bei GÖLZ & REINHARD (1981: 41).

Rhodos: NA60 Cape Armenisti near Monolithos, 300 m (DAVIS 40369, 25. III. 1965) (E). – NA71 Kamiros (MILLARD 84, 5.–9. IV. 1969) (BM); (BASLER, Foto, 6. IV. 1972); (WEIHS, Foto, 7. IV. 1981). – NA81 Prophet Elias, Südhang (STROH & STROH 1964). – NA81 Profitis Elias, Nordfuß (BASLER vidi, 1972). – NA91 Epta Piges bei Archangelos (BASLER vidi, 1972). – NV69 Monolithos (HANSEN, 30.–31. IV. 1965) (C); (GRUBE, Foto G103, 18. IV. 1972); (WEIHS, Foto, 11. IV. 1981). – NV79 Entre Apolakia et Profilía (DE LANGHE, 14. IV. 1971) (BM;LD). – NV88 2 km von Genadion nach Vathion (WEIHS vidi, 14. IV. 1981). – NV99 2,5 km von Lardos nach Laerma (WEIHS vidi, 12. IV. 1981). – NV99 2,5 km S Kalathos, 100–200 m (SNOGERUP 22115 und 22126, 4. IV. 1964) (LD). – PA01 Faliraki, 300 m S Abfahrt Ladiko Beach (WEIHS, Foto, 6. IV. 1981). – PA02 Faliraki (BURBIDGE & BURBIDGE 120, 14. IV. 1972) (E.) – PA02 Filiramo (FERDINAND, 14. IV. 1933) (KUZMANOV 1971); (STROH & STROH 1964); (WEIHS, Foto, 8. IV. 1981).

Zur Struktur der *Ophrys-ciliata* (speculum)-Gruppe

Im Rahmen einer zusammenfassenden Besprechung soll nun versucht werden, einige Entwicklungstendenzen innerhalb des Formenkreises nachzuzeichnen. Ein solches Vorhaben muß sich heute in erster Linie auf morphologische Daten stützen. Auch chorologische Überlegungen können dabei hilfreich sein. Ein dritter Merkmalskomplex hingegen, der unter Umständen wesentlich zum besseren Verständnis beitragen kann, muß vorerst unberücksichtigt bleiben. Das sind bestäubungsbiologisch-chemische Daten, die bislang nur für *Ophrys ciliata*, nicht aber für *O. vernixia* und *O. regis-ferdinandii* vorliegen.

Infraspezifische Variation

Die Variationsbreite der drei Arten kann im einzelnen aus Tabelle 1 (siehe auch Abb. 1) abgelesen werden. Nachfolgend wird nur kurz auf solche Merkmale eingegangen, die geographisch korreliert oder für Beziehungen in der Gruppe aussagekräftig sind.

1. *Ophrys ciliata*. Die Art ist über ihr großflächiges Areal auffallend uniform, was jetzt um so mehr gilt, da *Ophrys vernixia* und *O. regis-ferdinandii* abgetrennt wurden. Diese Einheitlichkeit ist wohl als Folge der Wechselwirkung mit dem spezifischen Bestäuber *Campsoscolia ciliata* zu werten, wodurch die Art unter starkem Selektionsdruck steht. Zum Teil mag auch Selbstbestäubung, welche von KULLENBERG (1961) mehrfach beobachtet wurde, dafür verantwortlich sein. Bei anderen weit verbreiteten Arten aus der Gattung wirken offenbar ähnliche Stabilisierungsmechanismen, so bei *Ophrys insectifera* (Bestäuber) und *O. apifera* (Selbstbestäubung, ?und Bestäuber). In weiteren Fällen, z. B. bei *O. bombyliflora*, sind unsere Kenntnisse noch ungenügend.

Eine schwach ausgeprägte geographische Differenzierung zeigen die Seitenlappen der Lippe: im Osten des Areals sind kurze, breit dreieckige und nahezu rechtwinklig zur Längsachse der Lippe orientierte Seiten-

lappen häufiger, im Westen überwiegen längere und im spitzen Winkel nach vorn gerichtete Seitenlappen. Eine ost-westliche Differenzierung zeigt sich außerdem im Habitus der Pflanzen: hochwüchsige und reichblütige Individuen treten besonders im Westen auf. Es mag kein Zufall sein, daß *Ophrys vernixia*, die westliche Verwandte der *O. ciliata*, unter anderem gerade durch lange, parallele Seitenlappen und hohen Wuchs gekennzeichnet ist.

2. *Ophrys vernixia*. Eine Korrelation zwischen geographischer Verbreitung und Merkmalsausprägung konnte ich in dem mir verfügbaren Material nicht feststellen. Die Populationen der drei Arealteile zeigen eine annähernd gleiche Gesamtvariation.

3. *Ophrys regis-ferdinandii*. Die Variabilität der Art manifestiert sich vor allem in unterschiedlichen Farbnuancen sämtlicher Blütenteile und bei der Form der seitlichen Petalen. Dabei werden auch geographische Beziehungen deutlich. Im Norden, so bei Çeşme und auf Chios, überwiegen Violett- gegenüber Brauntönen; betroffen sind die Sepalen, die seitlichen Petalen, die Haare und der kahle Rand der Lippe. Außerdem sind die seitlichen Petalen oft sehr schmal ausgebildet, fast linealisch, und dann stark nach hinten umgebogen. Die Blüten der rhodensischen Populationen sind im Durchschnitt heller gefärbt; die seitlichen Petalen haben oft eine gelbe oder hellbraune Grundfarbe; der kahle Lippenrand ist meist gelb; die Haare der Lippe und die Sepalen sind in der Mehrzahl der Fälle braun getönt, Violett tritt zurück. Die Form der seitlichen Petalen ist wie bei *Ophrys ciliata* breit dreieckig. Ansonsten stimmen die Pflanzen der verschiedenen Teilgebiete gut überein, so daß kein Anlaß zu Zweifeln an ihrer genetischen Zusammengehörigkeit besteht.

Intermediäre Formen

Pflanzen, die morphologisch zwischen *Ophrys ciliata* und *O. regis-ferdinandii* vermitteln, sind mir nicht bekannt geworden. Selbst primäre Bastarde scheinen in Mischpopulationen nicht aufzutreten (siehe auch GÖLZ & REINHARD 1978), noch gibt es Hinweise auf Hybridschwärme.

Dagegen habe ich Belege gesehen, die zwischen *Ophrys ciliata* und *O. vernixia* intermediär sind, wenn die Taxa so wie in Tabelle 1 umschrieben werden (Karte 3). Eine solche Pflanze wuchs neben zahlreichen „typischen“ *O.-ciliata*-Exemplaren in der Serra de Arrabida (WEIHS, Fotobeleg); ihre Lippen hatten ein *O.-ciliata*-ähnliches Aussehen, doch davon abweichend eine orangefarbene Behaarung und transversal gewölbte Seitenlappen. Die übrigen Pflanzen sind Herbarbelege aus Portugal und Südspanien. Auch sie scheinen, soweit die wenigen jeweils gesammelten Exemplare eine Aussage zulassen, neben „typischer“ *Ophrys ciliata* gewachsen zu sein. Bei der Beurteilung ist einschränkend zu beachten, daß verschiedene Details, etwa die Wölbung der Lippe oder die Farbe des Lippenrandes (Gelb dunkelt nach!), in getrocknetem Zustand schwer zu erkennen sind. Die Lippen dieser Pflanzen sind transversal und longitudinal stärker gewölbt als bei *Ophrys ciliata* üblich, haben aber deren schmalen kahlen Rand und ausgesprochen dunkle Färbung. Einige Exemplare sind zudem hochwüchsig (bis 30 cm) und reichblütig (bis 9 Blüten). Auch SUNDERMANN beobachtete solche intermediären Formen in der Algarve, wo sie an einigen Stellen, z. B. bei Sao Bras de Alportel, zahlreicher vorkommen (mündl. Mitteilung).

Wie die intermediären Pflanzen entstehen, kann ohne genaue Kenntnis der Populationen nicht geklärt werden. Im Fall der portugiesischen Herkünfte könnte es sich um Hybriden *Ophrys ciliata* x *O. vernixia* handeln. Bei den spanischen Funden ist dies wenig wahrscheinlich, denn sie stammen von Stellen außerhalb des derzeit bekannten Areals der *O. vernixia*. Als möglicher Ursprung kommen in Betracht: 1. Die Arten sind noch in der Phase der progressiven Differenzierung und es treten gelegentlich „primäre“ Übergangsformen auf; 2. Innerhalb der genetisch plastischen *Ophrys ciliata* (bzw. *O. vernixia*) entstehen Phänotypen, die der anderen Art angehört sind.

Vergleich der Arten

Eine Auswertung, die lediglich die Anzahl der Unterschiede zwischen den Arten summiert (Tabelle 2), ergibt für *Ophrys ciliata* und *O. vernixia* die numerisch größte sowie für *O. ciliata* und *O. regis-ferdinandii* die numerisch geringste Verschiedenheit. Diese Kalkulation trifft den Sachverhalt nicht. Tatsächlich ist *O. regis-ferdinandii* weiter als *O. vernixia* von *O. ciliata* entfernt, zwar durch weniger, dafür jedoch tiefer greifende Unterschiede vor allem bei den strukturellen Merkmalen der Lippe. Die Tendenz zur transversalen Wölbung der drei Lappen ist bei *O. regis-ferdinandii* deutlicher ausgeprägt als bei *O. vernixia* (Abb. 5–7), ferner ist das Basalfeld bei der ersten Art stärker abgewandelt (Abb. 2–4). Bei *O. vernixia* ist hingegen die Tendenz zur longitudinalen Wölbung der Lippe mehr betont. Die Mehrheit der sonstigen Unterschiede zwischen den Arten resultiert aus Proportions- und Farbverschiebungen. Diese sind schon aufgrund ihres quantitativen Charakters variabler, weswegen sich die Variationsspektren eher durchdringen. Solche quantitativen Merkmale spielen besonders bei der Abgrenzung von *Ophrys vernixia* eine zusätzliche Rolle.

Die verfügbaren Daten lassen es als angebracht erscheinen, die drei Sippen taxonomisch als selbständige Arten einzustufen. Sie sind durch deutliche morphologische Diskontinuitäten voneinander isoliert; sie besiedeln größere Areale, was auf eine eigenständige Entwicklung schließen läßt; und sie erweisen sich dort, wo sie sympatrisch auftreten, als genetisch stabil. Die Beurteilung möchte ich bezüglich des Status der *Ophrys vernixia* etwas modifizieren. Sollten in Zukunft fertile Übergangsformen zu *O. ciliata* in größerer Menge nachgewiesen werden, dann wäre die iberische Sippe besser als Unterart einzustufen. Zur Zeit ist dafür meines Erachtens keine Veranlassung.

Welche Isolationsmechanismen in der *Ophrys-ciliata* (*speculum*)-Gruppe wirken, ist erst ansatzweise geklärt. *O. vernixia* und *O. regis-ferdinandii* sind geographisch getrennt und ohne Kontakt, sie können bei weiteren Überlegungen außer acht gelassen werden. Die Arten der Paare *O. ciliata* und *O. vernixia* wie auch *O. ciliata* und *O. regis-ferdinandii* sind teilweise allopatrisch verbreitet und durch eine um 2–3 Wochen verschobene Blütezeit voneinander abgesetzt. Ob diese beiden Faktoren für eine effektive Isolation ausreichen, bleibt abzuklären. Immerhin gibt es vergleichbare Fälle in der Familie: *Orchis palustris* und *O. laxiflora* z. B. sind ebenfalls zwei nah verwandte Arten mit sehr ähnlichen ökologischen Ansprüchen und mit unterschiedlichen Blühperioden, zwischen denen heute auch bei sympatrischen Vorkommen kein nennenswerter Gen-Austausch stattfindet.

Zu klären bleibt, welche Rolle in der *Ophrys-ciliata* (*speculum*)-Gruppe der bestäubungsbiologisch-chemischen Differenzierung zukommt, die sonst in der Gattung von hervorragender Bedeutung ist. Bisher wurde nur *O. ciliata* untersucht. Für die anderen Arten fehlen selbst noch grundlegende Informationen. Fungiert z. B. bei ihnen ebenfalls *Campsoscolia ciliata* als Bestäuber? Ob neben den besprochenen präzygotischen Mechanismen auch postzygotische bei der Isolierung der Arten eingreifen, z. B. die verminderte Fertilität von Hybriden, ist eine weitere offene Frage.

Von den drei Arten der Gruppe ist *Ophrys ciliata* als die ursprüngliche anzusehen. Die abweichenden strukturellen Eigenschaften der Lippen von *O. vernixia* und *O. regis-ferdinandii* sind eher als Spezialisierungen, also Ableitungen zu werten. Auch die Arealbilder stützen eine solche Annahme. *O. vernixia* und *O. regis-ferdinandii* machen den Eindruck relativ junger Arten, die im Gebiet ihrer aktuellen Vorkommen entstanden sind und sich, ökologisch konkurrierend mit *O. ciliata*, noch nicht weit ausgebreitet haben. Dabei haben sich offenbar weit entfernt voneinander zwei unabhängige Entwicklungsprozesse abgespielt, die zu morphologisch teilweise ähnlichen Endprodukten geführt haben. Die Umstrukturierung der Lippen verlief zum Teil parallel, so bezüglich der transversal konvexen Krümmung und der „Einebnung“ der Seitenlappen. Auch bei den Farbänderungen sind gleich gerichtete Tendenzen erkennbar. Bei der

Tabelle 1: Diakritische Merkmale von *Ophrys vernixia* und *O. regis-ferdinandii*, jeweils auf *O. ciliata* bezogen

<i>Ophrys vernixia</i>	<i>Ophrys ciliata</i>	<i>Ophrys regis-ferdinandii</i>
Merkmalsgruppe 1. Keine Überlagerung der Variationsbereiche von <i>O. vernixia</i> und <i>O. ciliata</i> bzw. von <i>O. regis-ferdinandii</i> und <i>O. ciliata</i> .		
Mittellappen und Seitenlappen: transversale Wölbung im Malbereich		
(stark) gewölbt und seitlich nach unten umgebogen; meist nur der mittlere Bereich der Malfläche in der Aufsicht zu sehen	● schwach gewölbt bis eben; Malfläche in der Aufsicht ganz zu sehen	● stark gewölbt und seitlich nach unten umgebogen; nur der mittlere Bereich der Malfläche in der Aufsicht zu sehen
Lippenbasis: Struktur (Abb. 2–4)		
Basalfeld groß, (ob)ovovat oder elliptisch, beiderseits mit je 2 Längsleisten, die äußere etwa halb so lang wie die innere und niedriger	● Basalfeld groß, (ob)ovovat oder elliptisch, beiderseits mit je 2 Längsleisten von etwa gleicher Länge und Höhe	● Basalfeld reduziert, linealisch oder dreieckig, oft wesentlich kürzer als der Nagel, beiderseits mit meist je 3 Längsleisten von ungleicher Länge
Seitenlappen: Orientierung zur Ebene des Mittellappens		
in einer Ebene oder schwach aufgerichtet	● schräg aufrecht	● in einer Ebene oder schwach aufgerichtet
Mittellappen ohne Haarkranz: Form in der Aufsicht (Abb. 1)		
meist deutlich länger als breit, selten so lang wie breit: schmal eiförmig bis oblong; Länge/Breite 0,9–2,2	● meist breiter als lang, selten so lang oder wenig länger als breit: quer-elliptisch bis eiförmig; Länge/Breite 0,6–1,1	● deutlich länger als breit: lineal-oblong; Länge/Breite 1,5–4,0
Seitenlappen ohne Haarkranz: Form in der Aufsicht		
lineal-lanzettlich; Länge/Breite 1,5–3,5	● breit dreieckig, halb-elliptisch oder lanzettlich; Länge/Breite 0,8–1,8	● linealisch; Länge/Breite 2,0–4,5
Mittellappen: longitudinale Wölbung im Malbereich (Abb. 5–7)		
stark bis halbkreisförmig gewölbt	● fast gerade bis schwach gewölbt	○ schwach gewölbt bis fast gerade
Oberseite der seitlichen Sepalen: dunkle Färbung		
fehlend oder schwache braunrote Streifen	● kräftige Streifen, selten verschmelzend, von rot- bis dunkelbrauner, seltener dunkelvioletter Farbe	○ kräftige Streifen, oft verschmelzend und die untere Hälfte bzw. die ganze Fläche einnehmend, von braunroter, rot- bis dunkelbrauner oder dunkelvioletter Farbe
Kahler Rand des Mittellappens: Breite (Abb. 5–7)		
1,5–2,5 mm	● 0,5–1,0 (–1,5) mm	–

<i>Ophrys vernixia</i>	<i>Ophrys ciliata</i>	<i>Ophrys regis-ferdinandii</i>
Merkmalsgruppe 2. Variationsbereiche von <i>O. vernixia</i> und <i>O. ciliata</i> bzw. von <i>O. regis-ferdinandii</i> und <i>O. ciliata</i> überlagern sich.		
Mal des Mittellappens: Färbung der Umrandung orange bis braunorange, hell-, gelb- oder olivbraun	● meist gelb bis orange, seltener braun- oder olivgelb	● orange bis braunorange oder gelbbraun
Mal der Seitenlappen: Färbung ähnlich der Malumrandung des Mittellappens, doch etwas dunkler: verschiedene Brauntöne, z. B. braunorange, hell-, grau- oder olivbraun	● ± wie die Malumrandung des Mittellappens: verschiedene Gelbtöne, von der Basis gegen die Mitte Blau- und Brauntöne einstrahlend	● meist ungleich der Malumrandung des Mittellappens, etwas heller; meist deutlich zweifarbig: im vorderen Teil gelb bis olivbraun oder blaßviolett, an der Basis violettbraun bis schwarzviolett
Kahler Rand des Mittellappens: Färbung grau- bis braungelb oder hell- bis dunkelorange	● dunkel- bis blaßviolett, seltener heller: braun- bis gelboliv	○ dunkel- bis blaßviolett, braun, oliv oder gelb
Seitliche Petalen: Färbung gelb- bis tieforange oder (hell) braunrot gestreift bzw. überlaufen	● dunkel- bis rotbraun, auch dunkelviolett	○ gelb mit dunkel braunroter Basis oder einheitlich braunrot bis dunkelviolett
Seitenlappen der Lippe: Länge (Abb. 1) lang, ihre Spitzen 40–75 % der Länge des Mittellappens erreichend	● kurz bis mittellang, ihre Spitzen 0–40 % der Länge des Mittellappens erreichend	○ mittellang, ihre Spitzen 20–45 % der Länge des Mittellappens erreichend
Pflanze: Höhe 15–50 cm	● 6–25 cm	○ 7–30 cm
Blütenstand: Zahl der Blüten 5–15	● 2–8	○ 2–11
Blütezeit ca. 2–3 Wochen später als bei <i>Ophrys ciliata</i>	●	● ca. 2–3 Wochen später als bei <i>Ophrys ciliata</i>

<i>Ophrys vernixia</i>	<i>Ophrys ciliata</i>	<i>Ophrys regis-ferdinandii</i>
Merkmalsgruppe 3. <i>Ophrys vernixia</i> abgeleitet, Variationsbereich überlagert sich mit dem von <i>O. ciliata</i> , <i>O. regis-ferdinandii</i> und <i>O. ciliata</i> nicht verschieden.		
Haare am Lippenrand: Färbung		
gelb- bis tieforange oder braungelb, selten rotbraun	● (dunkel) braun, braunrot, braun- bis dunkelviolet	—
Seitenlappen: Orientierung zur Längsachse der Lippe		
gerade und spreizend oder nach innen gebogen und dem Mittellappen genähert	● gerade oder fast gerade und spreizend	—
Tragblätter: Länge		
so lang bis doppelt so lang wie der Frucht- knoten	○ kürzer bis länger als der Fruchtknoten	—
Merkmalsgruppe 4. <i>O. regis-ferdinandii</i> abgeleitet, Variationsbereich überlagert sich mit dem von <i>O. ciliata</i> , <i>O. vernixia</i> und <i>O. ciliata</i> nicht verschieden.		
Mal des Mittellappens: Färbung des zentralen Teils		
—	dunkelblau bis tiefviolett	● violettblau bis dunkelpurpurn (Rottöne intensiver als bei <i>O. ciliata</i>)
Seitliche Petalen: Form		
—	dreieckig-lanzettlich	○ dreieckig-lanzettlich bis -linealisch
● keine Überlagerung; ● geringe Überlagerung; ○ stärkere Überlagerung		

Tabelle 2: Unterschiede zwischen den Arten der *Ophrys-ciliata (speculum)*-Gruppe.
Berechnung nach Tabelle 1.

	insgesamt	Anzahl der Unterschiede Überlagerung der Variationsbreite		
		keine	mäßige	starke
<i>O.ciliata/O. vernixia</i>	19	6	12	1
<i>O. ciliata/O. regis-ferdinandii</i>	17	4	5	8
<i>O. vernixia/O. regis-ferdinandii</i>	19	4	11	4

Entfaltung der *Ophrys-ciliata (speculum)*-Gruppe spielen Hybridisierungen wahrscheinlich keine Rolle, die Gruppe hat nicht die Struktur eines homogamen Hybridkomplexes, wie sie für das *Ophrys-bertolonii*-Aggregat erarbeitet wurde (DANESCH, DANESCH, EHRENDORFER & EHRENDORFER 1975).

Innerhalb der Gattung stehen *Ophrys ciliata* und ihre Verwandten isoliert. Sie werden heute üblicherweise mit *O. insectifera* zusammen in eine Sektion gestellt. Für und wider ein solches Verfahren gibt es brauchbare Argumente, die z. B. schon NELSON (1962) besprochen hat. Ich halte eine getrennte Einstufung der *Ophrys-ciliata (speculum)*-Gruppe und von *O. insectifera* in verschiedene Sektionen für plausibler. Wenn aber formale Schritte unternommen werden, sollte das im Zusammenhang mit einer Revision der Gattung insgesamt geschehen.

Zusammenfassung

Als Ergebnis von detaillierten morphologischen Untersuchungen werden von der *circum-mediterranean Ophrys ciliata* Bivona Bernardi (= *O. speculum* Link, nomen illegitimum) zwei Taxa abgetrennt und als Arten bewertet: *O. vernixia* Brotero aus Portugal und Südspanien sowie *O. regis-ferdinandii* (Renz) Buttler aus der Ost- und Südägäis. Die drei nah verwandten Arten werden provisorisch in einer „Gruppe“ zusammengefaßt. Nomenklatur, Verbreitung, Variation und Ähnlichkeiten werden besprochen. Nach den vorliegenden Daten ist *Ophrys ciliata* als die ursprüngliche Art anzusehen, während *O. vernixia* und *O. regis-ferdinandii* zwei verschiedene, aber teilweise parallele jüngere Evolutionslinien darstellen, die stabilisiert sind durch verschiedene Blütezeit, unvollständige allopatrische Verbreitung und eventuell auch verschiedene Bestäubungsbiologie.

Literatur:

- ACHTAROFF, B. & KELLERER, J.: Einige seltene Orchideen-Arten, die Seine Majestät König Ferdinand I von Bulgarien auf der Insel Rhodos gesammelt hat. – Mitt. königl. naturwiss. Inst. Sofia, **12**: 206–208, 1939.
- BAYER, M., KÜNKELE, S. & WILLING, E.: Interimskarten zur Verbreitung der südgriechischen Orchideen. – Mitteilungsbl. Arbeitskr. heim. Orch. Baden-Württ., **10**: 114–216, 1978.
- BEYER, K.: Die Grundformen von Orchideenblüten. – *Die Orchidee* **23**: 115–117, 1972.
- BROTERO, F. A.: Flora lusitanica **1**. XVIII + 607 S.; Olisipone (Typographia regia), 1804.
- : *Phytographia Lusitaniae selectior* **1**. 235 S.; Olisipone (Typographia regia), 1816.
- CAVANILLES, A. J.: Icones et Descriptiones Plantarum, quae aut sponte in Hispania crescunt, aut in Hortis hospitantur, **2**. – IV + 79 S., Tab. 101–200; Matriti (Typographia regia), 1793/79.
- DANESCH, O. & DANESCH, E.: Über eine neue *Ophrys speculum*-Sippe aus Portugal. – *Die Orchidee* **20**, 18–26, 1969 (a).
- : *Orchideen Europas, Südeuropa*. – 256 S.; Bern und Stuttgart (Hallwag), 1969 (b).
- : Natürliche Hybriden der Gattung *Ophrys*, nachgewiesen und dokumentiert durch die moderne Makrofotografie. – *Die Orchidee* **22**: 26–30, 1971.
- : *Orchideen Europas, Ophrys-Hybriden*. – 268 S.; Bern und Stuttgart (Hallwag), 1972.

- DANESCH, O. & DANESCH, E., EHRENDORFER, F. & EHRENDORFER, K.: Hybriden und hybridogene Sippen aus *Ophrys bertolonii* und *O. atrata* (Orchidaceae). – *Plant Syst. Evol.* **124**: 79–123, 1975.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Orchideen auf Kos, Samos und Chios. – *Die Orchidee* **29**: 103–106, 1978.
- : Die Orchideenflora der ostägäischen Inseln Kos, Samos, Chios und Lesbos (Griechenland). – *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Baden-Württ.* **19**: 5–127, 1981.
- HUXLEY, A.: *Flowers in Greece*. – *Wisley handbook* **9**: 48 S.; London (The Royal Horticultural Society), 1972.
- HUXLEY, A. & TAYLOR, W.: *Flowers of Greece and the Aegean*. – 185 S.; London (Chatto & Windus), 1977.
- KELLER, G.: *Cypripedium, Ophrys* . . . – In: KELLER, G. & SCHLECHTER, R. (Eds.): *Monographie und Ikonographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes 3*. – *Repert. Spec. nov. Regni Veget., Sonderbeih. A, 3*: Tafeln 1–192; Berlin-Dahlem, 1931–35.
- KULLENBERG, B.: *Studies in Ophrys pollination*. – *Zool. Bidr. Uppsala* **34**: 1–340, 1961.
- KÜNKELE, S.: Revision der von M. GANDOGGER und P. COUSTURIER auf Kreta gesammelten Orchideen. – *Mitteilungsbl. Arbeitskr. heim. Orch. Baden-Württ.* **11**: 173–205, 1979.
- KUZMANOV, B. A.: A catalogue of the taxa (Pteridophyta – Angiospermae) described by Bulgarian botanists from neighbouring countries (1888–1959). – *Fragm. flor. geobot. Kraków* **17**: 177–210, 1971.
- LANDWEHR, J.: *Wilde orchideeën van Europa*. – 575 S.; 's-Graveland (Vereeniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland), 1977.
- LINK, J. H. F.: *Nachricht von einer Reise nach Portugal nebst botanischen Bemerkungen*. – *Jour. Bot. (Göttingen)* **1799(2)**: 297–326, 1800.
- MEUSEL, H., JÄGER, E. & WEINERT, E.: *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora*. – Text 583 S., Karten 258 S.; Jena (Fischer), 1965.
- MOLERO MESA, J. F., PÉREZ RAYA, F. A. & MARTÍNEZ PARRAS, J. M.: *Relación de las Orchidaceae de la provincia de Granada*. – *An. Jard. bot. Madrid* **37**: 645–659, 1981. (Betrifft einzelne Fundorte in Karte 3.)
- MORETTI, G.: *De quisbusdam plantis Italiae* **6**: 8–9; Paviae, 1823.
- MÜLLER, E.: *Rhodos: statt Rosen Orchideen*. – *Kosmos (Stuttgart)* **66**: 470–472, 1970.
- NELSON, E.: *Gestaltwandel und Artbildung erörtert am Beispiel der Orchideen* . . . mit einer Monographie und Ikonographie der Gattung *Ophrys*. – 249 S.; Chermex-Montreux (Nelson), 1962.
- OTTENS, Ch.: *Über Orchideenvorkommen auf der Insel Elba*. – *Die Orchidee* **18**: 63–66, 1967.
- RECHINGER, K. H.: *Grundzüge der Pflanzenverbreitung in der Ägäis*. – *Vegetatio (Den Haag)* **2**: 55–119, 239–308, 365–386, 1950.
- REISIGL, H., DANESCH, E. & DANESCH, O.: *Mittelmeerflora*. – *Hallwag Taschenbuch* **112**: 142 S.; Bern und Stuttgart (Hallwag), 1977.
- RENZ, J.: *Orchidaceae*. – In: RECHINGER, K. H.: *Flora Aegaea*. – *Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Cl.* **105(1)**: 1–924, 1943.
- SOÓ, R. von: *Revision der Orchideen Südosteuropas und Südwestasiens*. – *Bot. Arch.* **23**: 1–196, 1929.
- : *Supplement to species and subspecies of the genus Ophrys*. – *Acta bot. Acad. Sci. hung. Budapest* **18**: 379–384, 1973.
- STROH, G. & STROH, R.: *Ophrys-Studien auf Rhodos*. – *Jahresber. naturwiss. Ver. Wuppertal* **19**: 39–40, 1964.
- SUNDERMANN, H.: *Die Orchideen im südwestlichen Kleinasien*. – *Die Orchidee* **20**: 309–317, 1969.
- : *Europäische und mediterrane Orchideen*. – 2. Aufl.; 243 S., 1975 – 3. Aufl.; 279 S.; Hildesheim, 1980.
- SUNDERMANN, H. & TAUBENHEIM, G.: *Die Verbreitung der Orchideen in der Türkei I*. – *Die Orchidee* **29**: 172–179, 1978.
- TICHY, H., DEL PRETE, C. & TOSI, G.: *Die Orchideen der Provinz Grosseto*. – *Mitteilungsbl. Arbeitskr. heim. Orch. Baden-Württ.* **11**: 97–162, 1979.
- VÖTH, W.: *Ophrys bombyliflora* auf Rhodos. – *Die Orchidee* **18**: 58–60, 1967 (a).
- : *Orchideen der türkischen Mittelmeerküste*. – *Die Orchidee* **18**: 360–364, 1967 b.
- WILDENOW, C. L.: *Species plantarum*, ed. 4, **4(1)**: 1–1157; Berolini, 1805/06.
- WILLIAMS, J. G., WILLIAMS, A. E. & ARLOTT, N.: *A field guide to the Orchids of Britain and Europe*. – 176 S.; London (Collins), 1978.
- WILLING, E. & WILLING, B.: *Index der Verbreitungskarten für die Orchideen Europas und der Mittelmeerländer*. – *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Baden-Württ.* **14**: 1–163, 1979.

Dr. K. P. Buttler, Weberstraße 80, D-6000 Frankfurt am Main 1

Karyotypen und Chromosomenbänderung bei *Cephalanthera*

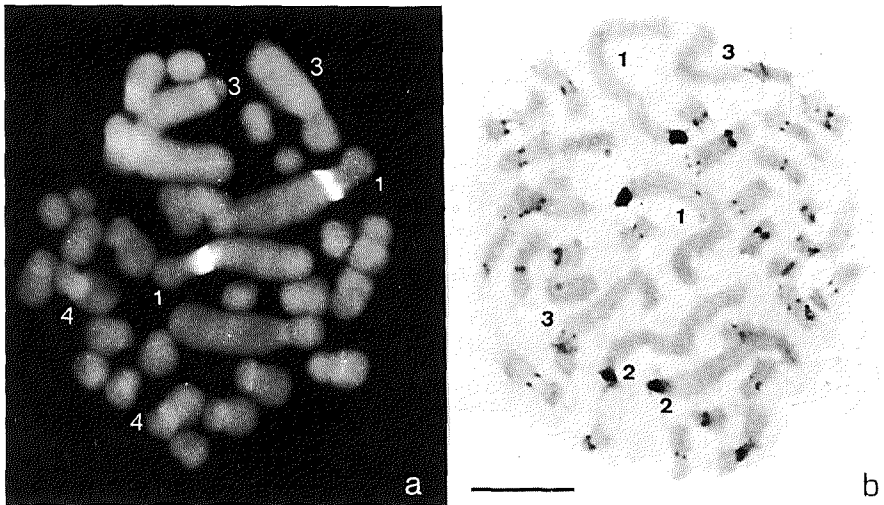
In den letzten Jahren wurden eine Reihe neuer cytologischer Untersuchungsmethoden, wie Giemsa-C-Bänderung und differentielle Fluoreszenzfärbung, entwickelt, die bei Pflanzen neben Chromosomenlänge, Zentromerposition und sekundäre Einschnürungen auch das konstitutive Heterochromatin erkennen lassen. Dadurch wird eine bessere Analyse der Chromosomenmorphologie und der Karyotypstruktur in der Karyosystematik möglich, aber auch eine cytochemische Charakterisierung der Heterochromatinkomponenten ist gewährleistet.

Die drei in Österreich heimischen Arten der Gattung *Cephalanthera*, *C. damasonium* (Mill.) Druce mit $2n = 36$, *C. longifolia* (L.) Fritsch mit $2n = 32$ und *C. rubra* (L.) Rich. mit $2n = 44$ haben sehr ähnliche Karyotypen, die aus 3–4 großen (6,6–8,9 μm langen) und mehreren kleinen (1,5–4,4 μm langen) Chromosomenpaaren zusammengesetzt sind (Abb. 1).

Genauere cytologische Untersuchungen zeigten aber, daß sehr wohl Unterschiede bezüglich Heterochromatinzusammensetzung und -verteilung bestehen. Ungefähr 9,5–10,0 % der Karyotypen besteht aus Heterochromatin. Alle Chromosomen haben Giemsa-positive Zentromere, und einige, hauptsächlich die großen Paare besitzen interkalare oder terminale C-Bänder (Abb. 1b), die in *C. damasonium* ausschließlich in den kurzen Armen liegen, in *C. longifolia* aber auf den langen Armen lokalisiert sind (Abb. 2). In *C. rubra* dürften sie wahrscheinlich mehr auf die Telomere verteilt sein.

Mit differentiellen Fluoreszenzfärbungen mit DAPI (4'-6-Diamidino-2-Phenylindol-2HCl) und Chromomycin A_3 und ihren Gegenfarbstoffen lassen sich drei Heterochromatintypen charak-

Abb. 1: a. *C. longifolia* ($2n = 32$). Fluoreszenzfärbung mit DAPI. Die A-T reichen Heterochromatinsequenzen von Chromosom 1 sind positiv gefärbt. Neben diesen sind noch auf Chromosom 3 und 4 neutrale bis negative Bänder zu erkennen. Die übrigen kleinen Chromosomen zeigen kein interkalares Heterochromatin. b. *C. damasonium* ($2n = 36$). Giemsa C-Bänderung. Die drei großen Chromosomenpaare (1–3) zeigen terminale und interkalare Heterochromatinbänder. Alle Zentromere erscheinen als Paare von Punkten oder Doppelpunkten. Maßstab: 10 μm .



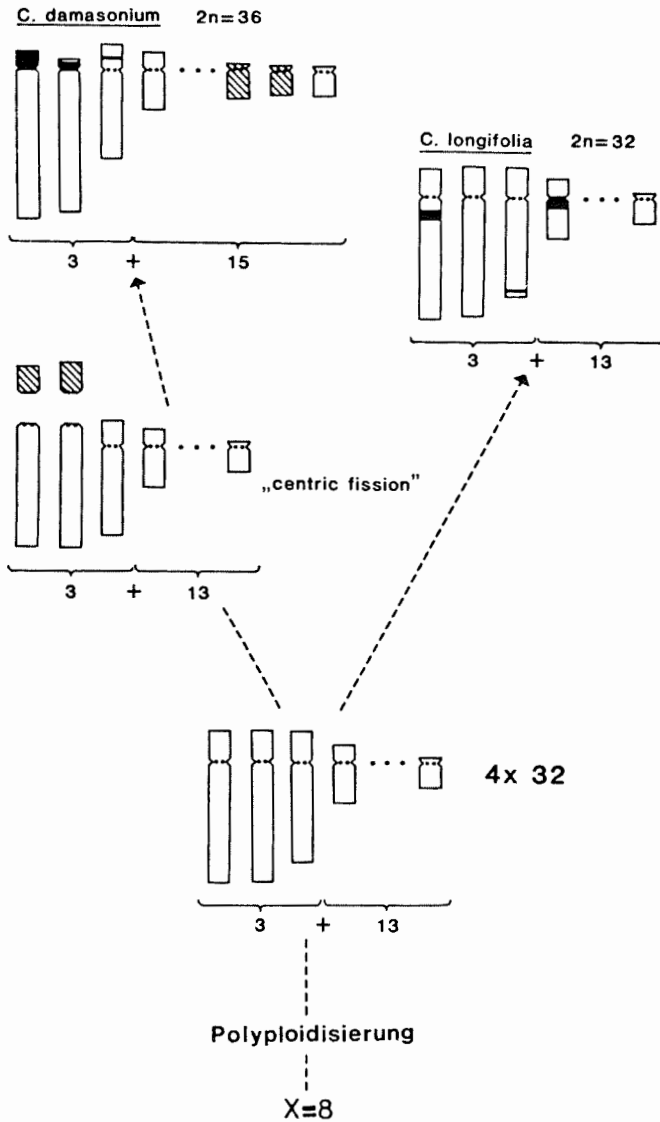


Abb. 3: Schema zur Karyotypentstehung von *C. damasonium* und *C. longifolia*. Erläuterung siehe Text.

C. damasonium

C. longifolia

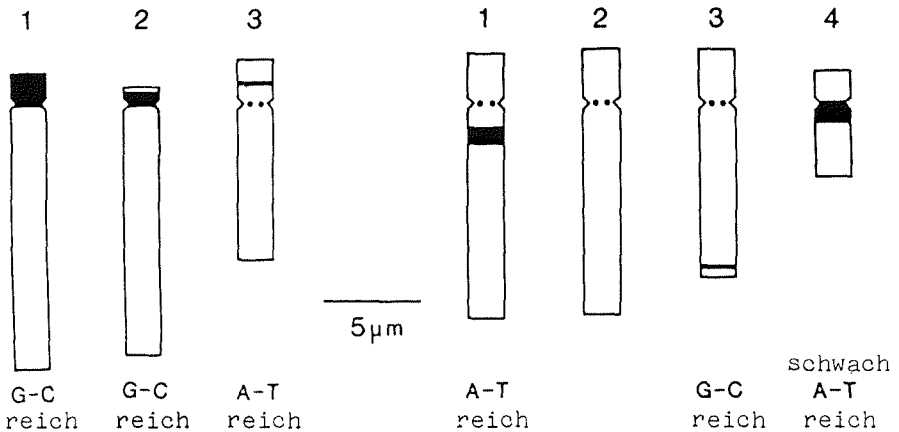


Abb. 2: Teilkaryogramme der Chromosomen 1–4 von *C. damasonium* und *C. longifolia*. Die A-T reichen Heterochromatinbänder sind durch eine DAPI-positive und Chromomycin-A₃-negative Fluoreszenz charakterisiert. Die G-C reichen Bänder fluoreszieren positiv mit Chromomycin und negativ mit DAPI. Das Band von Chromosom 4 in *C. longifolia* hat eine neutrale Fluoreszenz mit DAPI (siehe Abb. 1a) und ist daher nur schwach A-T reich.

terisieren: sehr A-T reich, etwas A-T reich und sehr G-C reich. *C. longifolia* besitzt hauptsächlich A-T reiches Heterochromatin. Es ist in den C-Bändern von Chromosom 1 und 4 lokalisiert (Abb. 1b, 2). Nur die nucleolusorganisierende Region von Chromosom 3 ist G-C reich. In *C. damasonium* dagegen setzen sich die Heterochromatinbänder zu einem größten Teil aus G-C reichen Sequenzen zusammen. Diese liegen auf Chromosom 1 und 2 (Abb. 2), wobei letzteres NOR-Material beinhaltet. Für *C. rubra* liegen noch keine Fluoreszenzdaten vor. Eine hypothetische Karyotypentstehung (Abb. 3) für *C. longifolia* und *C. damasonium* würde wahrscheinlich von der Grundzahl $x = 8$ ausgehen und auf tetraploider Stufe zu einem Karyotyp von 4 großen und 12 kleinen Chromosomenpaaren führen. Durch Deletion an mehreren Armen könnte es zu $n = 3 + 13$ kommen (*C. longifolia*). *C. damasonium* würde dann durch eine Robertson'sche Fission entstehen ($n = 3 + 15$). Das nicht zentrometrische Heterochromatin wird nach dieser morphologischen Differenzierung amplifiziert. Der Weg über die Grundzahl $x = 9$ kann aber nicht ausgeschlossen werden. Die Entstehung des Karyotyps von *C. rubra* bleibt noch unklar, ist aber wahrscheinlich ebenso über Tetraploidie zu erklären.

Literatur:

SCHWARZACHER, T. & SCHWEIZER, D.: Karyotype analysis and heterochromatin differentiation with Giemsa C-banding and fluorescent counterstaining in *Cephalanthera* (Orchidaceae). *Plant Syst. Evol.* **142**, 91–113, 1982.

Dieser Beitrag stellt eine Zusammenfassung der genannten Publikation dar. Die Abbildungen wurden etwas verändert daraus übernommen.

Mag. T. Schwarzacher, Botanisches Institut der Universität, A-1030 Wien, Rennweg 14

Anatomisch-histochemische Untersuchung der Knollen der Wildorchideen Ungarns

Die histochemische Erforschung der Pflanzen ist vom Gesichtspunkt der modernen Systematik sehr wichtig, da sie sich der Chemotaxonomie direkt anschließen. Die systematische Determination zahlreicher Orchideentaxa ist in vielen Fällen nur mit Hilfe dieser Methoden möglich. Mit der Untersuchung der Gewebestruktur der einzelnen Organe der Orchideen haben sich schon zu Beginn des Jahrhunderts viele Forscher befaßt. Fast gleichzeitig mit diesen Forschungen wurden auf die Bestimmung und Erschließung der sog. chemischen Inhaltsstoffe sich beziehende Untersuchungen begonnen. Bekanntlich bilden die Knollen einiger Orchideen unter dem Namen „Salep tuber“ einen Drogenstoff (FISCHER 1952, MARTINDALE 1972, BERGER 1960). HEGNAUER hat in seiner 1963 erschienenen Arbeit „Chemotaxonomie der Pflanzen“ im 2. Band (Monocotyledones) die chemischen Inhaltsstoffe der Orchideen zusammengefaßt und auch die diesbezügliche Literatur aufgelistet.

Da das Vorhandensein und die Lokalisation der verschiedenen chemischen Inhaltsstoffe in den Organen und Geweben der Orchideen ein wichtiges systematisches Merkmal ist, habe ich selbst mit den anatomisch-strukturellen Untersuchungen der wild wachsenden Orchideentaxa Ungarns gleichzeitig den Nachweis einiger chemischer Inhaltsstoffe begonnen. Von diesen neuesten Forschungsergebnissen möchte ich jetzt über die Gewebestruktur der Knollen und über die Untersuchung des sich in den Geweben ansammelnden Reserveschleimes und der Stärkestoffe sowie über ihre systematische Auswertung je Taxon berichten. Da unser Land an Wildorchideen nicht allzu reich ist und die vorhandenen Taxa geschützte Pflanzen sind, stieß das Einsammeln der Knollen von ihrem ursprünglichen Standort auf Schwierigkeiten. Ich konnte von dem zu untersuchenden Taxon eines jeden im Blühen befindlichen Individuums bloß eine Knolle einholen. So habe ich bei den Taxa mit Zwillingknollen die im vorigen Jahr entwickelten sog. alten und die in diesem Jahr entwickelten, neuen Knollen gleichzeitig vorgefunden. Folgende Arten wurden untersucht:

<i>Orchis coriophora</i>	<i>D. incarnata</i>
<i>O. laxiflora</i> ssp. <i>palustris</i>	<i>Anacamptis pyramidalis</i>
<i>O. mascula</i> ssp. <i>signifera</i>	<i>Coeloglossum viride</i>
<i>O. militaris</i>	<i>Cephalanthera damasonium</i>
<i>O. morio</i>	<i>C. longifolia</i>
<i>O. pallens</i>	<i>Gymnadenia odoratissima</i>
<i>O. purpurea</i>	<i>G. conopea</i>
<i>O. tridentata</i>	<i>Leucorchis albida</i>
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	<i>Epipactis palustris</i>
<i>D. maculata</i>	<i>Platanthera bifolia</i>

Wie aus der Aufzählung hervorgeht, habe ich zur Untersuchung unterschiedliche Knollentypen ausgewählt: so den einfachen, den sich verzweigenden, den sich fingerförmig verzweigenden Typ sowie den mit Rhizom.

Aus den zu untersuchenden Knollen stellten wir per Handschnitt Querschnitte her. Zum Nachweis der Schleimstoffe haben wir die Präparate mit Toluidinblau gefärbt. Der Stärkegehalt wurde mit Zugabe von Kaliumjodid untersucht. Wir haben Messungen bezüglich der Maße der Idioblasten durchgeführt, ferner zur Feststellung ihres quantitativen Erscheinens die auf die Fläche von 1 mm² fallenden Idioblasten zusammengezählt. Viskosität-Messungen – die in der Phytochemie am meisten zu Nachweisen der Schleimstoffe gereichen – konnten wir leider nicht anwenden, weil wir dazu eine Menge von Knollen hätten sammeln müssen.

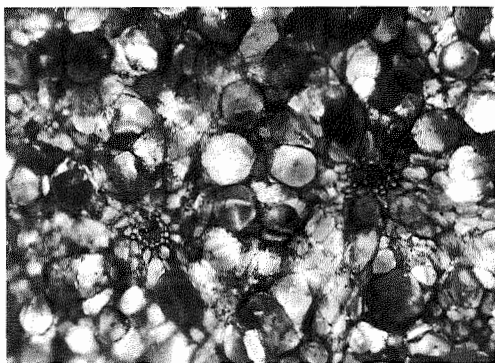


Abb. 1: „Polystelestruktur“ der Knollen von *Dactylorhiza incarnata* (Querschnitt).

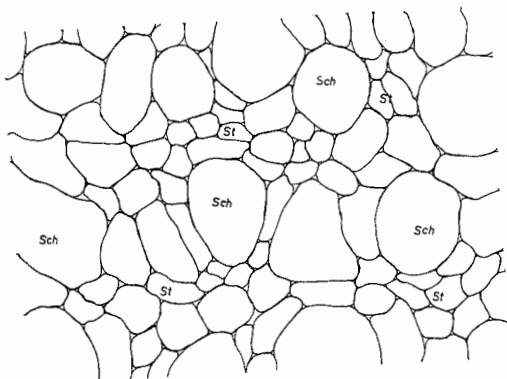


Abb. 4: Querschnitt der Tochterknolle mit Stärke- (St) und Schleimzelle (Sch).

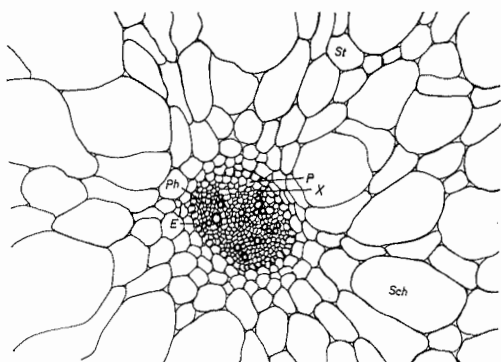


Abb. 2: Querschnitt der Tochterknolle mit einer Stele. St = Stärke; Sch = Schleim; E = die primäre Endodermis mit Caspary-Punkten; P = Perizykel; X = Xylem; Ph = Phloem.

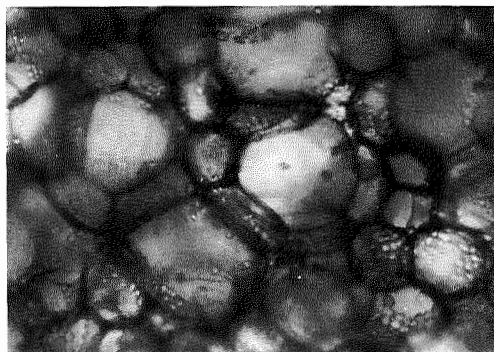


Abb. 5: *Orchis palustris*: Querschnitt der Tochterknolle mit Schleim- und Stärkezellen.

Abb. 3: Querschnitt der Mutterknolle mit einer Stele. E = Die tertiäre Endodermis mit O-förmig verdickter Zellwand; X = Xylem; Ph = Phloem.

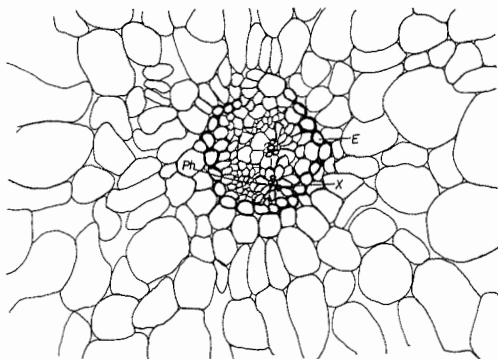
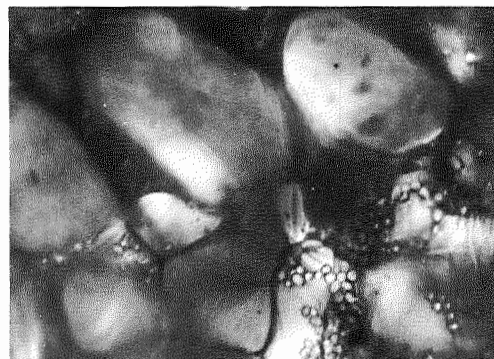


Abb. 6: *Anacamptis pyramidalis*: Querschnitt der Tochterknolle mit „lamellierter“ Schleimzelle.



Nun betrachten wir die anatomische Struktur des Knollens, da durch sie die chemischen Inhaltsstoffe bestimmt werden.

Die Knollen bedeckt von außen eine Exodermis aus 2–4 Zellenreihen. An der äußeren Zellenreihe sind die äußeren tangentialen Zellenwände stark kutinisiert. Unter der Exodermis ist die Knollenmasse durch das parenchymatische Rinden-Grundgewebe ausgefüllt. In diesem sind in großer Zahl die Schleim- und Stärkezellen enthalten, die ich eingehender später noch besprechen werde, da ein großer Teil meiner Untersuchungen sich auf diese Geweberegion erstreckt hat.

Das Leitbündelsystem besteht aus zerstreuten Stelen, ist von sog. „Polystelenstruktur“ (Abb. 1). Literaturangaben weisen darauf hin, daß die *Orchidaceae*-Familie auch solche Gattungen aufweist, wo die Hauptstete von den übrigen Stelen umgeben in der Mitte ist oder sich die vielen Stelen in mehrere Kreise ordnen (SOLEREDER 1930). Größe und Zahl der Stelen ist unterschiedlich (z. B. fand STOJANOW bei *O. morio* in einer Knolle 12–54 Stelen!). Eine jede Stele wird von der Endodermis umgeben, die gleichfalls kortikalen Ursprunges ist. Die primäre Endodermis der jungen Knollen zeigt Caspary-Punkte (Streifen), während bei den alten Knollen die tertiäre Endodermis U- oder O-förmig verdickt ist (z. B. *Orchis coriophora*, *O. palustris*). Die spezielle Gestaltung der Endodermis ist das Merkmal sowohl der Gattungen, als auch der Arten (Abb. 2, 3).

Innerhalb der Endodermis liegt das Perizykel mit einer einzigen Zellenreihe, dessen über dem Phloem liegender Teil mit dem Altern der Knolle sklerenchymatisch wird. Das Leitbündel selbst ist geschlossen kollateral. Das strahlenförmig angeordnete Xylem besteht aus Tracheen und Tracheiden, das Xylemparenchym fehlt. Die Anzahl der Xylemstrahlen ist unterschiedlich, aber arttypisch, kann im allgemeinen 2–5strahlig (diarche bis pentarche Stelen) sein. Literaturangaben verweisen auch auf einen monarchen Typ, z. B. bei *Chamaeorchis alpina* und *Orchis pallens*. Zwischen den Xylemstrahlen ist das Phloem zu finden, das aus Siebröhren und Geleitzellen besteht. Das Innere der Stele füllt das sog. Stele-Grundgewebe aus, dies kann bei älteren Knollen sklerenchymatisch werden.

Nach diesem Überblick der Anatomie der Knollen gehen wir auf das parenchymatische Rindengewebe ein, das die Hauptmasse der Knollen bildet. Die Schleimzellen sind im allgemeinen groß bzw. größer als die übrigen Zellen, z. B. die Stärkezellen. Ihre Form ist polygonal oder abgerundet, groß, oval (Abb. 4, 5). Nach Anfärben der Präparate mit Toluidinblau wird der Inhalt dieser Zellen violett und erscheint hell-glänzend. Diese Zellen enthalten im allgemeinen zugleich auch Kalziumoxalat-Kristallbündel (Raphiden). Es ist sehr charakteristisch, daß dem Inneren der Knolle zu die Zellen groß sind, viel Schleim und kleine Raphidenbündel enthalten. Der Exodermis zu, deren Zellen kleiner sind, mit wenigerem Schleimgehalt, sind die Raphidenbündel hingegen verhältnismäßig größer. Es gibt Literaturhinweise darauf hin, daß die Raphiden und die Schleimstoffe voneinander unabhängig, nebeneinander in den einzelnen Zellen vorzufinden sind.

Die innere Struktur der von zahlreichen Verfassern untersuchten Schleimzellen ist sehr kompliziert. Aufgrund meiner eigenen Beobachtungen stimme ich der Meinung von A. MEYER und KOHL bei (in SOLEREDER-MEYER 1930), die ich im folgenden wiedergebe.

Im Inneren der Schleimzelle ist das Raphidenbündel in einem zentralen Plasmamosaik aufgehängt. Das zentrale Protoplasma steht durch Plasmafäden mit dem Plasma innerhalb der Zellenwand in Verbindung, das gewöhnlich von unregelmäßiger Anordnung, von sog. lamelliärer Erscheinung ist. Diese protoplasmatischen Lamellen verleihen der Zellenwand – im mikroskopischen Schnitt in der Aufsicht – einen pflasterartigen Wandbelag. In den sog. Vakuolen zwischen den „Lamellen“ befindet sich der Schleimstoffgehalt (hier ist der Ausdruck Vakuolum nicht gleich mit dem in der Zytologie gebräuchlichen Vakuolum; Abb. 6).

JARETZKY & BERECK (1938) haben *Orchis*-Knollen in allen Entwicklungsstadien untersucht.

Über den Zweck der Schleimbildung in den *Orchis*-Knollen kommen die beiden Autoren zu folgendem Schluß:

„Zunächst wäre daran zu denken, daß der Schleim die Aufgabe hat, die Wasserspeicherung im Gewebe zu unterstützen. Es liegt ja in der Natur dieser chemisch und physikalisch eigenartigen Stoffgruppe, Wasser leicht aufzunehmen und hernach festzuhalten, um es im Bedarfsfalle der Pflanze wieder zur Verfügung zu stellen. Das vom Schleim in der *Orchis*-Knolle zurückgehaltene Wasser reicht hin, um ein Austreiben der nicht gebrühten, sondern nur getrockneten Knolle im Apothekerstandgefäß zu ermöglichen. Dieser Wasservorrat ist für die *Orchis*-Arten zweifellos von größter Bedeutung, denn er ermöglicht erst das Austreiben während der Wintermonate, also zu einer Zeit, wo die Wasseraufnahme aus dem kalten oder gar gefrorenen Boden sehr schwer ist. Des weiteren wäre mit der Möglichkeit eines Kälteschutzes durch den Schleim zu rechnen. In den Frühlingsmonaten wird der Schleim restlos verbraucht. Die sehr stark geschrumpften Maimutterknollen enthalten keine Spuren von Schleim mehr. Da die Pflanze in der kalten Jahreszeit nur einen trägen Stoffwechsel hat und mit ihren Energien haushälterisch umgehen muß . . .“

Auch nach meinen Beobachtungen wird in den jungen, sich entwickelnden Knollen in großer Menge Schleimstoff erzeugt. Diese Schleimmenge wird als Reservestoff beim Austreiben der Knospe und der Anlage der neuen Tochterknolle verbraucht. So ist sie in der Mutterknolle bei der völligen Entwicklung des Infloreszenzstieles entweder überhaupt nicht mehr oder nur in sehr geringer Menge vorhanden, in einzelnen Fällen kann der Schleim um die Stelen in einigen Zellen wahrgenommen werden.

Zwischen den Idioblasten befinden sich viel kleinere Zellen. Diese sind die Stärkezellen, die sich mit kaliumjodidhaltiger Joddurchsaugung dunkelblau verfärben (Fig. 4, 5). In der jungen, sich entwickelnden Knolle fehlt die Stärke entweder völlig – da der oberirdische Trieb und das Blatt die aufgespeicherte Stärke im Laufe der Entwicklung verbraucht – oder ist nur in ganz geringer Menge vorhanden. Auch diese Stärke – wie der Schleimstoff – bleibt vor allem in den Zellen um die Leitbündel erhalten. Die alte Knolle (Mutterknolle) zerfällt völlig in ihrer Gewebestruktur.

Literatur:

- BERGER, F.: Handbuch der Drogkunde. Bd. V. (Radices) Mandrich Verl., Wien-Bonn-Bern, p. 9–10, 411–418, 1960.
- FISCHER, R.: Praktikum der Pharmakognosie. 3. Aufl., Berlin 1952.
- FREY-WYSSLING, A.: Die Stoffausscheidung der Höheren Pflanzen. – Berlin 1935.
- FUCHS, A. & ZIEGENSPECK, H.: Bau und Form der Wurzeln der einheimischen Orchideen in Hinblick auf ihre Aufgaben. – Bot. Archiv **12**, 1925.
- MEYER, A.: Über die Knollen der einheimischen Orchideen. – Archiv Pharmazie **224**, 1886.
- MEYER, A.: Über Stärkekörner, welche sich mit Jod rot färben. – Ber. Dtsch. Bot. Ges. **4**, 1886.
- MEYER, A.: Untersuchungen über die Stärkekörner. Wesen und Lebensgeschichte der Stärkekörner der höheren Pflanzen. – Jena 1895.
- MÖBIUS, M.: Die Farbstoffe der Pflanzen. In: LINSBAUER: Handbuch der Pflanzenanatomie Abt. I. Teil 1. Band III. – Berlin 1927.
- MARTINDALE, in: BLACOW, H.: The Extra Pharmacopoeia. – London 1972.
- SOLEREDER, H. & MEYER, F. J.: Systematische Anatomie der Monocotyledonen. Heft VI. Scitamineae-Microspermae. – Berlin 1930.
- THOMS, H.: Handbuch der praktischen und wissenschaftlichen Pharmazie. Bd. V. – Berlin/Wien 1936.
- ZIEGENSPECK, H., in: KIRCHNER, O., LOEW, E. & SCHRÖTER, G.: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Band I. Abt. 4. Orchidaceae. – Stuttgart 1936.

Dr. O. Borsos, lles u. 25, H-1083 Budapest

Untersuchungen zur Bestäubung des *Ophrys fusca*-Formenkreises in Südspanien

– Ein Beitrag zum Biospecies-Konzept der Gattung *Ophrys* –

I. Einleitung

Die Abgrenzung einer Art (Species) bereitet dem Systematiker dann keine Schwierigkeit, wenn die Individuen der betrachteten Population nur geringe Variabilität aufweisen und eine deutliche Merkmalsdiskontinuität gegenüber den Individuen anderer, verwandter Arten vorliegt. Unser in der Praxis angewendetes und zunächst rein typologisches Artenkonzept beruht auf der Feststellung solcher Merkmalsunterschiede. Hierbei ist theoretisch gesehen nicht die Größe dieses Unterschiedes von Bedeutung, sondern nur dessen Konstanz. Übergänge sind bei dieser Betrachtung nicht zulässig, denn sie erschweren die rein typologische Abgrenzung von Arten. Die eben geschilderte Möglichkeit der Artenabgrenzung ist der Weg des Praktikers. Er hält sich an festgelegte Kriterien, an welchen er eine Art erkennen kann. Der typologische Artbegriff lautet somit: Eine Art ist die Gesamtheit aller Individuen, die in allen wesentlichen Merkmalen untereinander und mit ihren Nachkommen übereinstimmen. Aufgrund dieser Definition kann man leicht zu dem Schluß kommen, die Abgrenzung von Species sei mehr oder weniger subjektiv. Dies ist aber nicht so, wenn man zusätzlich bestimmte biologische Grundsätze beachtet.

Wissenschaftstheoretisch gesehen sind nämlich zur Festlegung von Phänomenen nicht nur Kriterien zu deren Erkennung notwendig, sondern es bedarf einer möglichst eindeutigen Definition der Phänomene. Danach ist es also notwendig, eine Art zu definieren **und** Kriterien zu ihrer eindeutigen Erkennung aufzustellen. Da diese beiden Betrachtungsweisen seit langer Zeit nebeneinander existieren, ergeben sich grundsätzlich zwei Möglichkeiten der Beschreibung einer Art, die oben angeführte morphologische oder typologische und die biologische oder evolutive Artdefinition. Sie lautet: Eine Art oder Biospecies besteht aus Individuen einer Population, die sich tatsächlich oder potentiell miteinander kreuzen und von anderen Individuen reproduktiv isoliert sind.

Wichtig in dieser Definition ist, daß es zu anderen Arten eine reproduktive Isolation gibt, daß also Kreuzungsbarrieren eine Bastardierung verhindern. Solche Barrieren sind deshalb so bedeutend, weil nur sie dafür sorgen, daß Mitglieder von Arten ihren Gen-Pool, also die Summe ihrer genetischen Merkmale aufrecht erhalten können. Bastardierung würde das wohl ausbalancierte Gleichgewicht der Gene und der durch sie bedingten Anpassungen an die Umwelt zerstören und hätte nachteilige Wirkung für die Art. Es besteht daher ein Selektionsdruck darauf, die Entstehung von Bastarden oder zumindest ihren Fortbestand zu verhindern.

Barrieren, die eine Bastardierung verhindern, werden, da sie die Arten voneinander isolieren, als Isolationsmechanismen bezeichnet. Werden diese Mechanismen vor der Bestäubung oder Begattung bzw. der Befruchtung wirksam, bezeichnet man sie als prägam, kommen sie erst danach zum Tragen als postgam. Prägame Isolationsmechanismen sind z. B. Verhinderung des Auskeimens fremden Pollens auf der Narbe (Inkompatibilität), räumliche Verhinderung der Bestäubung, Balzverhalten etc., postgam wirken z. B. die Sterilität von Nachkommen oder das Absterben von Embryonen.

Arten besitzen in aller Regel ein mehr oder weniger großes Verbreitungsareal. Da innerhalb des Gesamtareals nicht überall dieselben Standortbedingungen herrschen, müssen sich die Populationen der Teilareale den jeweils veränderten Bedingungen ihrer Lokalität anpassen. Dies kann zu Veränderungen der Populationsmitglieder führen. Wenn solche Änderungen erkennbar sind und mit einer gewissen Konstanz auftreten (sie aber dennoch im Rahmen unserer Artdefinition bleiben), sprechen wir von Rassen oder Unterarten der betrachteten Art.

Rassen oder Unterarten (Subspezies) sind demnach Teilpopulationen einer Art, die sich aufgrund von Sonderanpassungen an die Bedingungen ihrer Teilareale von anderen Rassen derselben Art unterscheiden lassen. Für sie gilt, daß die verschiedenen Rassen ein und derselben Art definitionsgemäß keine Kreuzungsbarrieren haben. In aller Regel werden zur Trennung der Rassen morphologische Merkmale herangezogen. Hierbei ist wichtig, daß Rassen ein eigenes Teilareal des Gesamtareals der Art bewohnen. Da die Eigenmerkmale einer Rasse nur dann aufrecht erhalten bleiben, wenn sie mit Nachbarrassen nicht zusammen vorkommt, bedeutet dies, daß in einem bestimmten Teilareal nur Vertreter einer einzigen Rasse vorkommen können. Rassen sind, nach dieser Betrachtung, stets geographische Rassen. Nur an den Rändern dieser Teilareale darf es zu einer Überschneidung kommen. Dort müssen dann auch Mischpopulationen auftreten, da sie, obwohl zwar Vertreter verschiedener Rassen, doch zur selben Art gehören. Dies bedeutet umgekehrt, daß in einem bestimmten Biotop niemals zwei oder mehr Rassen ein und derselben Art syntop vorkommen können. Diese Feststellung ist sehr wichtig, da die nomenklatorische Praxis in der Botanik hier immer noch völlig unkonsequent ist. Hier können serienweise verschiedene „Rassen“ derselben Art syntop verbreitet sein. In diesem Fall liegen nach unserer Auffassung entweder besondere genetische Morphen (Ökoformen) oder sogar Vertreter verschiedener Arten vor. Das Kriterium zur Entscheidung, um welche Art von Taxon es sich handelt, besteht auch hier in der Feststellung, ob reproduktive Isolation vorliegt oder nicht.

Wenn wir nun zu unserem konkreten Beispiel kommen, nämlich zum Artproblem innerhalb der Gattung *Ophrys*, so muß gleich betont werden, daß wir es hier mit einem Sonderfall zu tun haben. Während die Mehrzahl der Blütenpflanzen Pollenüberträger haben, die nur selten eine hohe Blütenspezifität aufweisen, finden wir innerhalb der Gattung *Ophrys* eine extreme Spezialisierung, meistens auf nur einen bestimmten Bestäuber. Die hohe Spezifität wird von der Blüte dadurch erreicht, daß sie Weibchen-Mimikry betreibt (CORREYON & POUYANNE 1916, KULLENBERG 1961). Die Männchen der jeweils angesprochenen Bestäuber (Dolchwespen, Grabwespen, vor allem Vertreter verschiedener Bienenfamilien) erreichen um so sicherer eine effektive Bestäubung, je exakter die Weibchen-Imitation der Blüte ist. Dies bedeutet einen starken Selektionsdruck auf immer bessere Herstellung der Weibchenattrappe (PAULUS & GACK 1980). Die angesprochenen Insekten haben durch eine Fülle von artspezifischen Verhaltensweisen gut ausgeprägte prägame Isolationsmechanismen, die dafür sorgen, daß es praktisch nie zu einer Bastardierung kommt. Die entsprechenden ♂♂, die als Bestäuber fungieren, werden durch die Imitation von artspezifischen olfaktorischen, optischen und taktilen Reizen veranlaßt, mit der Blüte Kopulationsversuche (Pseudokopulation) durchzuführen. Wenn die Blütenmaße denen des Bestäubers zusätzlich angepaßt sind, werden dabei die Pollinien (und nur dann!) übernommen und dienen beim Besuch einer neuen Blüte der Bestäubung der Narbe. Die *Ophrys*-Arten haben sich nun jede für sich auf ganz spezifische Bestäubermännchen spezialisiert, indem sie die für eine Paarungsauslösung wichtigen Signalreize ihrer ♀♀ imitieren.

Damit schließen sie sich dem sehr wirkungsvollen prägame Isolationsmechanismus ihrer Bestäuber an und haben dadurch selbst einen solchen prägame Bastardierungsschutz. Dieser muß bereits in der Vergangenheit so gut funktioniert haben, daß die verschiedenen *Ophrys*-Arten keine oder nur bedingt funktionierende postgame Isolationsmechanismen entwickelt haben. Es hat offensichtlich kaum einen nennenswerten Selektionsdruck auf deren Ausbildung gegeben. Bei künstlicher artfremder Bestäubung oder den seltenen „Fehlritten“ regulärer Bestäuber kann es deshalb leicht zur Samenbildung kommen. Nach der hier geschilderten Konzeption ist bei syntop verbreiteten *Ophrys*-Formen, die mehr oder weniger gleichzeitig blühen, demnach der Nachweis unterschiedlicher spezifischer Bestäuber gleichzeitig der Nachweis ihres Artstatus. Sie haben dann nämlich bei hoher Spezifität der Bestäuber einen gut funktionierenden prägame Isolationsmechanismus und erfüllen damit das wichtigste Kriterium der biologischen Artdefinition.

II. Beobachtungen am *Ophrys fusca*-Formenkreis in Südspanien

Wir haben uns daher in den letzten Jahren bei der Untersuchung der Bestäubungsbiologie von *Ophrys* auch dieser Frage gewidmet. Wie bereits erwähnt, ist es in der botanischen Systematik nach wie vor verbreitet, daß mehrere Subspezies ein und derselben Art syntop und synchron blühend vorkommen. Daß dies aus evolutionsbiologischer Sicht der Art- bzw. Rassendefinition gemäß unmöglich ist, wurde bereits dargestellt. Für *Ophrys* lassen sich viele solche Beispiele anführen.

Einen speziellen Fall möchten wir hier etwas näher beleuchten und gleichzeitig den Nachweis führen, daß alle im folgenden genannten Formen bzw. Rassen klar separierte Arten sind. Es handelt sich dabei um den Formenkreis von *Ophrys fusca* agg., den wir in Südspanien näher untersucht haben (PAULUS & GACK 1980, 1981). Unser Untersuchungsgebiet lag in der Sierra de Mijas und Sierra Blanca westlich Malaga (Einzelheiten zu Fundortangaben siehe in PAULUS & GACK 1981).

Ophrys fusca agg. umfaßt eine Reihe von mehr oder weniger gut unterscheidbaren Typen, die je nach Bearbeiter als Varietäten, Subspezies, Praespezies¹⁾ oder als eigene Art eingestuft werden (NELSON 1962, DANESCH 1969, POLUNIN & SMYTHIES 1973, SUNDERMANN 1980, SOÓ 1980, BAUMANN & KÜNKELE 1982). Es handelt sich um die Taxa *fusca*, *iricolor*, *omegaifera*, *atlantica* und *pallida*. Während die beiden letzten in neuerer Zeit meist als wohl differenzierte Arten betrachtet werden, gehen die Meinungen über den Status der übrigen auseinander. In Südspanien finden sich im März und Anfang April insgesamt vier Formen der *O. fusca* agg., die zunächst gemäß SUNDERMANN (1980) als Subspezies bezeichnet werden: *O. fusca* ssp. *fusca* Link, *O. fusca* ssp. *atlantica* Munby, *O. fusca* ssp. *omegaifera* Fleischm. und eine bisher nomenklatorisch noch nicht festgelegte Form, die im folgenden als großblütige *fusca* (bei PAULUS & GACK 1981 als cf. *iricolor*) bezeichnet wird (Farbtafel 2, Abb. 10).

***Ophrys fusca* ssp. *fusca* Link**

Als Bestäuber dieser Art sind verschiedene *Andrena*-Arten beschrieben worden:

Algerien: *A. nigroolivacea* Dours, *A. flavipes* Panzer (syn. = *fulvicrus*) (POUYANNE 1917),
Marokko: *A. mactae* Lep., *A. nigroaenea* (oder *A. savignyi* Spinola) (KULLENBERG 1961, letztere *Andrena* dort als *A. bipartita* geführt);
Südfrankreich: *A. nigroaenea*, *A. trimmerana* (GODFERY 1930);
Mallorca und Rhodos/Cypern: *A. flavipes* Panzer (KULLENBERG 1973, BAUMANN & HALX 1972).

Für die südspanische Sippe konnten wir bei zahlreichen Beobachtungen und Auswahltests eine hohe Spezifität für *Andrena flavipes* (det. R. W. GRÜNWARD/München) feststellen (Abb. 1). Dabei ist noch bemerkenswert, daß wir keine Anflüge durch *A. nigroolivacea* provozieren konnten. Auch interessierten sich niemals die Bestäuber von *Ophrys lutea*, nämlich *Andrena cinerea* oder *A. senecionis*, für *O. fusca*, so wie umgekehrt *A. flavipes* sich niemals für *O. lutea* interessierte. Die vielfach als *lutea-fusca*-Bastarde deklarierten Individuen halten wir zum allergrößten Teil für *fusca*-Varianten, die durch breiteren gelben Lippensaum eine gewisse *lutea*-Ähnlichkeit aufweisen. Solche von uns mehrfach auf Bestäuber getesteten Individuen hatten stets die gleiche Attraktivität für *A. flavipes* wie normale *fusca*.

Ophrys*, großblütige *fusca

Hier handelt es sich um eine bemerkenswert großblütige Sippe, die in vielem an die ebenso großblütige *O. fusca* ssp. *iricolor* der Ostmediterraneis erinnert. Ihr fehlt allerdings das leuchtende Blau des Males und die purpurrötliche Färbung der Lippenunterseite. Nach Befunden

¹⁾ Dieser von SUNDERMANN (1980) verwendete Begriff ist dem der Semispezies der Zoologie ähnlich, wenn nicht identisch. Er kommt dem biologischen Artbegriff schon sehr nah. Semispezies sind Arten, deren Mitglieder nicht in allen Teilarealen reproduktiv von Nachbararten isoliert sind.

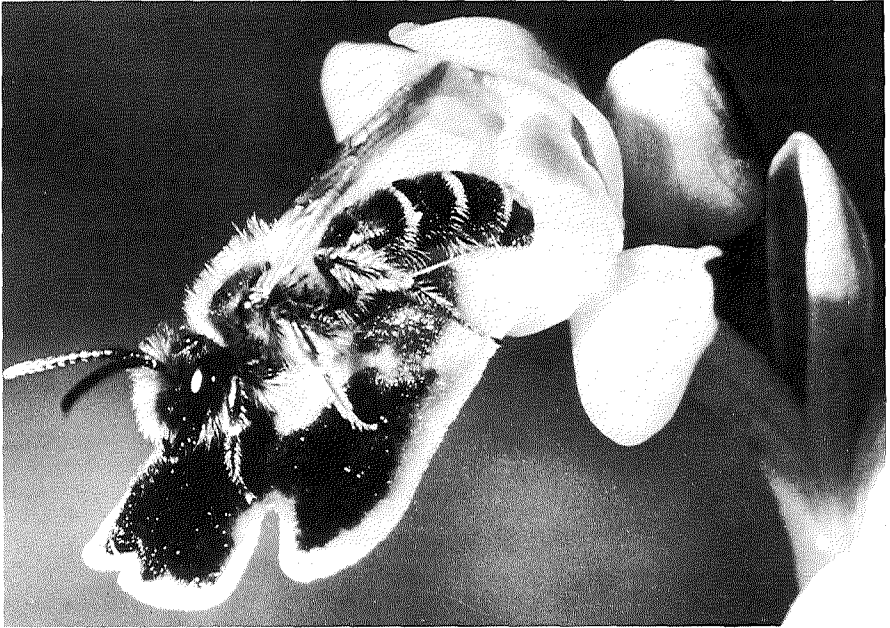


Abb. 1: Pseudokopulation von *Andrena flavipes* ♂ (*Andrenidae*) auf *Ophrys fusca* (kleinblütig).

von BAUMANN (1975) scheint diese Form auch in Tunesien verbreitet zu sein. Die morphologische Abgrenzung von kleinblütigen *fusca* scheint abgesehen von der Blütengröße problematisch. Doch sprechen mehrere Tatsachen für eine Eigenständigkeit: Sie hat in Südspanien ihr Blühmaximum Ende Februar/Anfang März, während das der kleinblütigen *O. fusca* etwa Mitte bis Ende März liegt. Das schließt nicht aus, daß Einzelexemplare beider Sippen früher oder später blühen. Die großblütige *O. fusca* ist nicht etwa eine prächtige Wuchsvariante besonders „fetter“ Bodenbedingungen, sondern sie behält ihre Riesenblüten auch dann bei, wenn sie unmittelbar zusammen mit kleinblütigen *O. fusca* auf sehr flachgründigem, trockenem Boden wächst. Sie verringert dann lediglich ihre Gesamtwuchshöhe, während die Blüte ihre Größe streng beibehält. Der letzte Beweis für einen eigenen Artstatus besteht jedoch im Auffinden eines eigenen, spezifischen Bestäubers. Wie aus der Blütengröße (Lippenlänge 1,6–1,9 cm gegenüber 1,1–1,3 cm bei der kleinblütigen *O. fusca*) bereits zu erschließen ist, muß es sich bei dem Bestäuber um eine wesentlich größere Biene als *A. flavipes* handeln. Auch hier konnten wir den bisher noch unbekanntesten Bestäuber ermitteln: *Colletes cunicularius infuscatus* (det. R. W. GRÜNWARDL/München) (PAULUS & GACK 1980) (Farbtafel 2, Abb. 11). Besonders hervorzuheben ist, daß *C. cunicularius infuscatus* in Südfrankreich als Bestäuber von *O. sphegodes/arachnitiformis* bekannt ist (KULLENBERG & BERGSTRÖM 1976).

***Ophrys fusca* ssp. *omegaifera* Fleischm.**

Bestäuber dieser Form waren bisher unbekannt. Für die kretischen Vertreter dieser Sippe konnte VOGEL (1976) Arten der Pelzbienen-Gattung *Anthophora* wahrscheinlich machen, wenn ihm auch der direkte Nachweis nicht geglückt ist. Wir haben in Südspanien *Anthophora atroalba* Lep. (det. B. TKALCŮ/Prag) als Bestäuber dieser Form gefunden (Farbtafel 2, Abb. 11). Auch hier konnte die hohe Spezifität durch Wahlexperimente sichergestellt werden.



Abb. 2: Pseudokopulation von 2 ♂♂ con *Colletes cunicularis* ssp. *infuscatus* (Colletidae)-auf *Ophrys fusca* (großblütig).

Ophrys fusca* ssp. *atlantica

Auch für diese „Subspezies“ war über die Bestäubung nichts bekannt. KULLENBERG (1961) hat zwar auch diese Form in Marokko untersucht, konnte jedoch keinen eindeutigen Bestäuber ermitteln. Im Gegensatz zu den *O. fusca* (groß- und kleinblütig) hat diese auffällige und ausgesprochen großblütige Form ihre Hauptblütezeit etwa ab Mitte, eher gegen Ende März. Sie blüht damit im wesentlichen zusammen mit *O. fusca omegaifera*. Zu unserer Überraschung konnten wir als Bestäuber ♂♂ der Mauerbiene *Chalicodoma parietina* Geoffroy (det. B. TKALCÚ/Prag) feststellen (Abb. 3 und Farbtafel 2, Abb. 12). Dies ist um so bemerkenswerter, als diese Art schon als Bestäuber von *Ophrys bertolonii* Mor. in Italien bekannt ist (BÜEL 1978). Wir haben hier den zweiten Fall, daß ein und dieselbe Bestäuberart bei allopatrischer Verbreitung ganz verschiedene *Ophrys*-Arten bestäubt.

III. Besprechung der Befunde

Während bislang für die Vertreter des *O. fusca*-Formenkreises fast nur verschiedene *Andrena*-Arten als Bestäuber bekannt geworden sind, ergibt sich zumindest für Südspanien ein wesentlich differenzierteres Bild. Von allen vier Formen, die in Südspanien syntop verbreitet sind, konnten die Bestäuber ermittelt werden. Dabei stellte sich heraus, daß jede der genannten Formen ihren eigenen spezifischen Bestäuber hat. Damit ist klar gezeigt, daß neben der morphologischen und teilweisen phänologischen Differenz ein eindeutiger Isolationsmechanismus vorhanden ist, der eine Bastardierung normalerweise verhindert. Die betrachteten Formen („Rassen“) erweisen sich damit als eigene Arten. Bemerkenswert dabei ist, daß es sich nicht nur um

artverschiedene Bestäuber handelt, sondern daß diese sogar so verschieden sind, wie dies auf systematischem Niveau innerhalb der *Apoidea* überhaupt möglich ist. Es handelt sich nämlich um Vertreter von vier verschiedenen Familien:

1. *Andrena flavipes* aus der Familie *Andrenidae* (Bestäuber von *O. fusca* kleinblütig).
2. *Colletes cunicularius infuscatus* aus der Familie der *Colletidae* (Bestäuber von *O. fusca* großblütig).
3. *Anthophora atroalba* aus der Familie der *Anthophoridae* (Bestäuber von *O. omegaifera*).
4. *Chalicodoma parietina* aus der Familie der *Megachilidae* (Bestäuber von *O. atlantica*).

Eine Verhinderung von Bastarden zwischen diesen zweifellos nah verwandten *Ophrys*-Arten wird natürlich dann um so sicherer erreicht, je verschiedener (je weniger verwandt) die Bestäuber sind.

Es bleibt noch zu besprechen, inwieweit diese Befunde auf das Gesamtareal der untersuchten Arten übertragen werden können. Über die Verbreitung der groß- und kleinblütigen *fusca* scheint noch nichts genaues bekannt zu sein. Fest steht, daß beide Formen wohl weit verbreitet sind. Ebenfalls großblütig ist im östlichen Mittelmeerraum *O. iricolor*. KULLENBERG (1961) und VOGEL (1975) vermuten als Bestäuber eine *Anthophora*-Art.²⁾

O. omegaifera scheint auch an anderen Stellen ihres Areals von *Anthophora* bestäubt zu werden. KULLENBERG (1961) gibt eine schwache Attraktion von *Anthophora* in Marokko und Libanon an. Ebenso konnte er (KULLENBERG & BERGSTRÖM 1973) auf Mallorca eine Bestäubung durch *A. balearica* Friese beobachten. VOGEL (1976) konnte eine Beteiligung von *Antho-*

²⁾ 1982 stellten wir auf Kreta fest, daß es neben *O. iricolor* eine auch sehr früh blühende großblütige *fusca* gibt. Außerdem konnten wir als Bestäuber von *O. iricolor* *Chalicodoma sicula* wahrscheinlich machen, während sich keine von uns getestete *Anthophora* für *iricolor* interessierte.

Abb. 3: Pseudokopulation von *Chalicodoma parietina* ♂ (*Megachilidae*) auf *Ophrys atlantica*.



phora auf Kreta³⁾ wahrscheinlich machen. *O. atlantica* ist ein Endemit Nordafrikas und Spaniens.

Groß- und kleinblütige Formen scheinen auch bei anderen *Ophrys*-Vertretern verbreitet zu sein, ohne daß diese als verschiedene Arten behandelt werden. Insbesondere im *O. scolopax*- und *O. sphegodes*-Formenkreis ist dies der Fall. So konnte schon DANESCH (1969) in SW-Spanien neben normalblütigen auch kleinblütige Vertreter von *O. scolopax* feststellen. Auffällig ist dies im östlichen Mittelmeerraum. Dort findet sich neben der ausgesprochen kleinblütigen *O. scolopax* ssp. *cornuta* häufig syntop die sehr großblütige *O. scolopax* ssp. *heldreichii*.⁴⁾ Das gleiche gilt im östlichen Mittelmeergebiet für die kleinblütige *O. sphegodes* ssp. *sphogodes* und großblütige *O. sphegodes* ssp. *mammosa*. Dies mag sogar für die in SW-Deutschland (Kaiserstuhl) syntop verbreiteten *O. sphegodes* ssp. *sphogodes* und die deutlich kleinblütigere *O. sphegodes* ssp. *litigiosa* gelten. Für alle diese Formen können jeweils verschiedene Bestäuber erwartet werden, wodurch sie sich als eigene Arten erweisen würden. Daß dies sehr wahrscheinlich ist, wird dadurch belegt, daß *O. sphegodes* in SW-Deutschland von einer *Andrena* spec. (eigene Beob.), *O. litigiosa* in der Schweiz von *Osmia bicolor* (GÖLZ & REINHARD, mündl. Mittl.) bestäubt wird.

IV. Ausblick

Der hier eingeschlagene Weg der Artentrennung erlaubt zwar theoretisch eine klare Entscheidung, dennoch ist auch damit nicht unbedingt die Lösung aller Probleme zu erwarten. Wie wir schon früher andeuteten, funktionieren solche rein prägenen Isolationsmechanismen bei *Ophrys* nur in wenig gestörten Populationen. Genau dies ist aber seit der in der Antike begonnenen Entwaldung des Mittelmeerraumes und der dadurch bedingten Arealausweitung zahlreicher *Ophrys*-Arten nicht mehr der Fall. Dennoch können *Ophrys*-Sippen auf Dauer in neuen Arealen wohl nur überleben, wenn geeignete Bestäuber vorhanden sind. Nur so ist das Fehlen von *Ophrys speculum* in Südfrankreich, Italien oder auf Kreta zu verstehen. Denn hier ist die Dolchwespe *Campsoscolia ciliata* nicht verbreitet. Dagegen findet sie sich z. B. auf Mallorca, Sardinien, Malta oder Rhodos, um nur jeweils unmittelbar benachbarte Regionen zu nennen, in denen *O. speculum* vorkommt. Eine eindeutige Entscheidung über den Status zu klassifizierender *Ophrys*-Formen mit Hilfe der Kenntnis der Bestäuber ist dann nicht zu erwarten, wenn sehr ähnliche Formen von *Ophrys* zwar verschiedene Bestäuber haben, aber nicht sympatrisch (syntop) verbreitet sind. So ist nicht unbedingt zu erwarten, daß *O. omegaifera* in allen Teilarealen von ein und derselben *Anthophora*-Art bestäubt wird. Wie in allen Fällen von geographisch völlig getrennten Teilarealen, bei denen ein Test auf reproduktive Isolation in der Natur nicht möglich ist, sollte die Zuordnung dieser Teilpopulationen zu einer einzigen Gesamtart dann beibehalten werden, wenn die typologische Zuordnung nach den Ähnlichkeitskriterien dies zuläßt. So sollten z. B. *Ophrys omegaifera*-Populationen des westlichen (*O. omegaifera* ssp. *dyris*) und die des östlichen Mittelmeerraumes (*O. omegaifera* ssp. *omegaifera*) nicht als jeweils getrennte Arten behandelt werden (BAUMANN & DAFNI 1981), auch wenn sich erweisen sollte, daß z. B. auf Kreta der Bestäuber eine andere *Anthophora*-Art ist als in Südspanien. Das Biospezies-Konzept läßt sich nämlich konsequent nur auf syntop lebende Arten anwenden. Systematik hat neben der Widerspiegelung natürlicher Verhältnisse auch die Aufgabe, praktikabel zu sein. Wir betonen dies deshalb, weil durch die Anwendung des Biospezies-Konzeptes die Zahl der bestehenden *Ophrys*-Arten sich drastisch vermehren wird. So werden bei Kenntnis aller Bestäuber der bei SUNDERMANN (1981) als Präspezies gekennzeichneten „Rassen“ diese sich zweifellos als gute Arten erweisen.

³⁾ 1982 konnten wir Bestäubungen von *O. omegaifera* durch *Anthophora* spec. auf Kreta nachweisen.

⁴⁾ Auf Kreta konnten wir 1982 die riesige *Tetralonia berlandi* als eindeutigen Bestäuber von *O. heldreichii* nachweisen.

Literatur:

- BAUMANN, H.: Die Ophrys-Arten der Section Fusciluteae Nelson in Nordafrika – Die Orchidee **26**: 132–140, 1975.
- BAUMANN, H. & HALX, G.: Ophrys – die Pflanze mit Sex – Kosmos **68** (H. 2): 78–80, 1972.
- BAUMANN, H. & DAFNI, A.: Differenzierung und Arealform des Ophrys omegaifera-Komplexes im Mittelmeergebiet – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspfl. Bad. Würtemb. **19**: 129–153, 1981.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE: Die wildwachsenden Orchideen Europas. Kosmos Naturführer, Stuttgart 1982.
- BÜEL, H.: Beobachtungen über die Bestäubung von Ophrys bertoloni – Die Orchidee **29**: 106–109, 1978.
- CORREVEON, H. & POUYANNE, A.: Un curieux cas de mimetisme chez les Ophrydées – J. Soc. nat. Horticult. France **17**: 29–31, 41–42, 1916.
- DANESCH, O. & E.: Orchideen Europas, Südeuropa – Bern (Hallwag), 1969.
- GODFERY, M. J.: Further notes on the fertilisation of Ophrys fusca and O. lutea – J. Bot. (London) **68**: 237–238, 1930.
- KULLENBERG, B.: Studies in Ophrys pollination – Zool. Bidr. Uppsala **34**: 1–340, 1961.
- KULLENBERG, B.: New observations on the pollination of Ophrys – Zoon, suppl. **1**: 9–14, 1973.
- KULLENBERG, B. & BERGSTRÖM, G.: The pollination of Ophrys orchids. – In: Chemistry in Botanical classification (eds. G. Bendz & J. Santesson). Nobel Symp. **25**: 223–258, 1973.
- NELSON, E.: Gestaltwandel und Artbildung, erörtert am Beispiel der Orchideen Europas und der Mittelmeerlande, insbesondere der Gattung Ophrys – Chemex/Montreux 1962.
- PAULUS, H. F. & C. GACK: Beobachtungen und Untersuchungen zur Bestäubungsbiologie südspanischer Ophrys-Arten. – Die Orchidee, Sonderheft Nov., 55–68, 1980.
- PAULUS, H. F. & GACK, C.: Neue Beobachtungen zur Bestäubung von Ophrys (Orchidaceae) in Südspanien, mit besonderer Berücksichtigung des Formenkreises Ophrys fusca agg. – Plant Syst. Evol. **137**: 241–258, 1981.
- POLUNIN, O. & SMYTHIES, B. E.: Flowers of SW-Europe – Oxford, Univ. Press, 1973.
- POUYANNE, A.: La fecondation des Ophrys par les insectes – Bull. Soc. Hist. Nat. Afric. N. **8**: 6–7, 1917.
- SOÓ, R. de: Ophrys – Flora Europaea **5**: 344–349. – Cambridge, Univ. Press, 1980.
- SUNDERMANN, H.: Europäische und mediterrane Orchideen. – 3. Aufl. Hildesheim, Brücke Verlag, 1980.

Prof. Dr. Hannes F. Paulus und Dr. Claudia Gack, Biologisches Institut I (Zoologie), Universität Freiburg, Albertstraße 21a, D-7800 Freiburg i. Br.

Beobachtungen und Experimente zum Pseudokopulationsverhalten an *Ophrys* – Das Lernverhalten von *Eucera barbiventris* ♂♂ an *Ophrys scolopax* in Südspanien

I. Einleitung

Das Anlockungsprinzip der Orchideengattung *Ophrys* besteht in der Imitation von paarungsauslösenden Signalreizen, auf die in artspezifischer Weise ♂♂ bestimmter aculeater Hymenopteren hereinfliegen und mit Kopulationsversuchen auf der Blüte antworten. Dabei übernehmen diese ♂♂ in aller Regel die Pollinien, um beim Besuch einer anderen Blüte die Narbenhöhle zu bestäuben (KULLENBERG 1961). Die Orchideen setzen hierbei sowohl optische und taktile als auch vor allem olfaktorische Signale ein, welche bei den betroffenen Bestäubern eine angeborene Kette von Verhaltensweisen auslösen, die schließlich zur Übernahme der Pollinien führen. Die Täuschung der ♂♂ gelingt um so sicherer, je perfekter die Blüte die wichtigsten paarungsauslösenden Reize imitiert. Dies bedeutet umgekehrt, daß vor allem solche Blüten Anflüge erhalten, welche die besten ♀♀-Attrappen liefern. Daher ist vor allem ihnen ein Fortpflanzungserfolg gesichert (Selektion). Dies drückt sich darin aus, daß diese Blüten mehr Samen produzieren können (PAULUS 1978). Denn auch für *Ophrys* gilt, daß ihre Samenproduktion direkt proportional der Anflughäufigkeit ist. Die breite Weitergabe von Erbgut einer „guten“ Blüte liegt auch daran, daß von den Pollinienköpfen nur Bruchstücke in einer Narbengrube kleben bleiben. Mit einem Pollinium oder Pollinienpaar können deshalb mehrere Blüten bestäubt werden (PAULUS & GACK 1980).

Bei unseren Untersuchungen zur Pseudokopulation an verschiedenen *Ophrys*-Arten war uns immer wieder aufgefallen, daß das Interesse der Bestäuber nach kürzerer oder längerer Beobachtungszeit auffällig erlahmte. Nach einer gewissen Zeit war kaum noch ein ♂ dazu zu bewe-



Abb. 1: *Eucera barbiventris* ♂ (*Anthophoridae*) (det. B. TKALKÜ) auf *Ophrys scolopax* (Pseudokopulation). (Foto: PAULUS)

gen, auf einer *Ophrys*-Blüte zu landen. Da dies ganz offensichtlich nicht an einer gesunkenen Bereitschaft für Kopulationen lag – dieselben ♂♂ waren nach wie vor heftig auf ♀-Suchflug – rätselten wir über diese auffällige Verhaltensänderung. Ähnliche Beobachtungen hat schon KULLENBERG (1956) bei seinen Tests mit Duftstoffkomponenten von *Ophrys*-Blüten festgestellt. Ein ähnliches Phänomen tritt übrigens auch bei Tests mit künstlichen Pheromonen auf. Auch hier läßt die Reaktion auf diese Sexuallockstoffe nach kurzer Zeit rapide nach (z. B. ROELOFFS & CARDÉ 1977, KUENEN & BAKER 1981). Um eine Erklärung für dieses auffällige Phänomen zu finden, führten wir einige einfache Experimente durch. Wir wählten in Südspanien das Artenpaar *Eucera barbiventris* und *Ophrys scolopax* (Abb. 1 und Farbtafel 2, Abb. 13). Diese Langhornbiene hatte sich als der effektive Bestäuber dieser *Ophrys* erwiesen (PAULUS & GACK 1981). Die Experimente selbst führten wir Mitte März 1979 bei Torremolinos westlich Malaga durch.

Zur Interpretation dieser Verhaltensweisen bieten sich eine Reihe von denkbaren Erklärungen an:

1. Die *Ophrys*-Blüte stellt nach erfolgtem Besuch und erfolgreicher Bestäubung ihre Duftproduktion ein. Das Reizniveau sinkt dadurch unter die Schwelle, auf die entsprechende ♂♂ noch reagieren.
2. Die ♂♂ haben die Blüte beduftet und dadurch so markiert, daß sie diese Blüte für bereits begattete ♀♀ halten. Begattete ♀♀ sind in aller Regel für ♂♂ uninteressant, da sie normalerweise nur einmal kopulieren (ALCOCK et al. 1978).
3. Nach mehreren Versuchen läßt die Kopulationsbereitschaft wegen reizspezifischer Ermüdung (Habituation) nach.
4. Die ♂♂ bemerken nach einiger Zeit die Signalfälschung der Blüte und diskriminieren genauer, d. h. sie lernen, daß diese Reizkombination nicht zum Begattungserfolg führt.

II. Experimente

Oberhalb von Torremolinos fand sich ein etwa 30 m x 70 m großes Areal dicht bewachsen mit *Teucrium fruticans*, in dem zahlreiche *Eucera barbiventris* ♂♂ sichtlich auf ♀-Suche patrouillierten (HAAS 1960). Da für Lernexperimente die Kenntnis des individuellen Verhaltens mehrerer ♂♂ nötig ist, müßten alle ♂♂ individuell markiert werden. Da sich dies als undurchführbar erwies, beschritten wir einen anderen Weg. Dabei kam uns der Umstand zu Hilfe, daß innerhalb des Gesamtareals immer Trupps von 5–8 ♂♂ ungewöhnlich kleine Schwarmareale abflogen, in denen sie auf ♀-Suche waren. Diese kleinen Areale hatten eine Größe von etwa 10 m x 10 m. Durch Markierung der Bienen ♂♂ eines Trupps mit derselben Farbe stellte sich heraus, daß diese ihr Schwarmareal kaum verlassen und neue ♂♂ nur in geringem Umfang hinzu kamen. Das bedeutet, daß wir innerhalb eines solchen Teilareals stets mit denselben ♂♂ (5–8 Individuen) arbeiten konnten. Die folgenden Ergebnisse beziehen sich daher generell auf die Summe des Verhaltens dieser 5–8 ♂♂, das als Serie behandelt wird.

Um nun zwischen den vier vorgeschlagenen Alternativen entscheiden zu können, führten wir folgende Experimente und Überlegungen durch:

1. Falls der Verlust der Pollinien und/oder eine erfolgte Bestäubung zur (kurzfristigen) Einstellung der Duftproduktion führt, kann dies leicht dadurch getestet werden, indem man in dem betreffenden Teilareal sofort nach Pseudokopulationen eine neue, frische Blüte anbietet. Es müßte dann eine sprunghafte Anflugsteigerung erfolgen. Die Kontrolle besteht darin, die alte Blüte an einer anderen Stelle mit unerfahrenen ♂♂ zu postieren. Reagieren diese nicht oder nur in geringem Maß, ist gezeigt, daß der Attraktivitätsverlust durch die Blüte selbst verursacht wird.

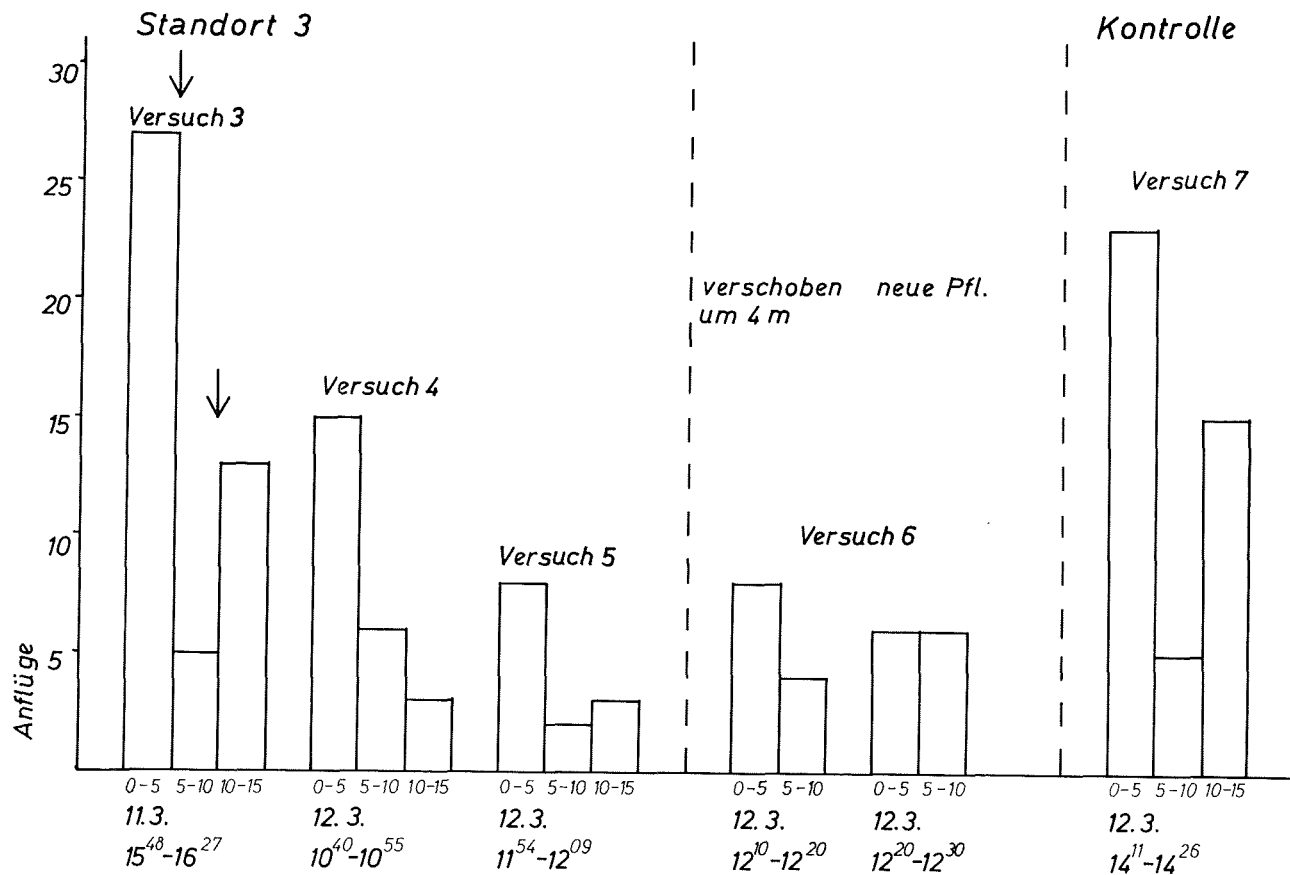


Abb. 2: Experimente zum Lern- bzw. Habitationsverhalten von *Eucera barbiventris* ♂♂ bei der Pseudokopulation auf *Ophrys scolopax* in Südspanien. Versuchsbeschreibungen siehe Text. Darstellung für Teilareal 3. In jeweils Fünf-Minuten-Intervallen wurden alle Anflüge registriert und als Säule dargestellt. Man sieht, daß in Versuch 3 in den ersten 5 Min. eine hohe Anflugrate bestand (27 Anflüge), die anschließend rapide absank. Die Pfeile markieren den Zeitpunkt, an denen jeweils eine neue Blüte zu der alten dazugestellt wurde. Versuch 4 und 5 sind Wiederholungen dieser Experimente am nächsten Tag jeweils mit ein und derselben Blüte. Auch hier nimmt die Anflugrate jeweils schnell ab. In Versuch 7 wurde dieselbe Blüte von Versuch 4–6 in einem neuen Flugareal mit noch unerfahrenen Bienen postiert.

2. Eine Beduftung der Blüte kann ausgeschlossen werden, wenn nach Präsentation einer neuen Blüte die Anflughäufigkeit gleich gering bleibt. Sie ist nicht ausgeschlossen, wenn sie wieder steigt. Versetzt man die alte, vermeintlich beduftete Blüte in ein Nachbarareal, ist dies ein kritischer Test. Wenn die Anflughäufigkeit dort wieder hoch ist, kann Beduftung ausgeschlossen werden.
3. und 4. Die Entscheidung zwischen reizspezifischer Ermüdung (Habituatation) und komplexerem Lernverhalten ist schwierig und bedarf eines größeren experimentellen Aufwandes. Falls eines dieser Phänomene für die nachlassende Anflughäufigkeit verantwortlich ist, sollte auch die Präsentation einer neuen Blüte keine Anflugsteigerung erbringen.

Im folgenden wurde also zunächst in einem Teilareal den noch unerfahrenen *Eucera barbiventris* ♂♂ eine frische, pollinien-tragende *Ophrys scolopax*-Pflanze in die Flugbahn gestellt. Da wir in anderen Arealen die Erfahrung gemacht hatten, daß bereits nach 10–15 Min. keine Anflüge mehr erfolgen, registrierten wir in jeweils 5-Min.-Intervallen die Zahl der Anflüge aller ♂♂. Da die Experimente selbst und das Verhalten der ♂♂ an anderer Stelle ausführlicher dargestellt werden, seien hier nur die wichtigsten Ergebnisse kurz geschildert.

Versuch 1: Frische Blüten (Pflanze 1) in Teilareal 1 (Stelle 1) den fliegenden ♂♂ angeboten. Nach wenigen Minuten wird eine weitere neue Pflanze (Pflanze 2), danach wiederum eine dritte (Pflanze 3) dazu gestellt. Pflanze 1 wurde entfernt.

Ergebnis: In den ersten Minuten ist die Anflughäufigkeit an Pflanze 1 sehr hoch (27) (die ♂♂ zeigen ca. 10–20 Sek. lange Kopulationsversuche pro Landung). Trotz Postierung jeweils neuer Pflanzen läßt die Anflugrate bereits nach 5–10 Min. rapide nach (5).

Versuch 2: Dieselbe, jetzt pollinien-lose Pflanze 2 wird in Teilareal 2 (Stelle 2) den dort fliegenden anderen noch unerfahrenen ♂♂ präsentiert.

Ergebnis: Wie in Versuch 1 ist die Anflugrate zunächst sehr hoch, um nach etwa 5–10 Min. rapide abzusinken. Dasselbe wiederholt sich mit derselben Pflanze 2 in Teilareal 3 (Versuch 3). Die Anflugraten und ihr zeitliches Verhalten ergeben sich aus der Abb. 2. Hier ist stellvertretend für alle Teilareale das Ergebnis von Areal 3 dargestellt.

Versuch 4: Am nächsten Tag (12. 3.) wurden in den Teilarealen 1–3 wiederum jeweils ein und dieselbe Pflanze postiert und die Anflüge registriert.

Ergebnis: Wie Abb. 2 als Beispiel für Stelle 3 zeigt, war zunächst die Anflugrate hoch (15), um dann wie am Vortag rapide abzusinken. Dabei ist anzumerken, daß die anfängliche Rate weit unter dem Niveau des Vortages blieb.

Versuch 5: Nach jeweils einer Stunde wurde mit derselben bereits getesteten Pflanze der Versuch in allen Teilarealen wiederholt. Es sollte sich zeigen, ob die ♂♂ die Attrappensituation der beflugenen Blüten sozusagen „behalten“ (d. h. gelernt) haben bzw. nach wie vor habituieren (d. h. reizgewöhnt) sind.

Ergebnis: In allen Fällen bleibt die Anflugrate auf einem sehr niedrigen Niveau, das niemals mehr die Höhe des Vortages, selbst nicht dasjenige des Versuchsbeginns an diesem Tage erreicht.

Besprechung: Da alle Experimente in den drei Teilarealen mit derselben Pflanze durchgeführt worden sind, sind entsprechend unseren vorherigen Überlegungen folgende Aussagen möglich:

1. Beduftung der Blüten scheidet aus. Die Anflugrate war in Teilareal 2 und 3 sowie im Kontrolltest sofort wieder rapide angestiegen.
2. Aus demselben Grund scheidet Attraktivitätsverlust der Blüte nach erfolgter Pollinienentnahme oder Bestäubung aus.

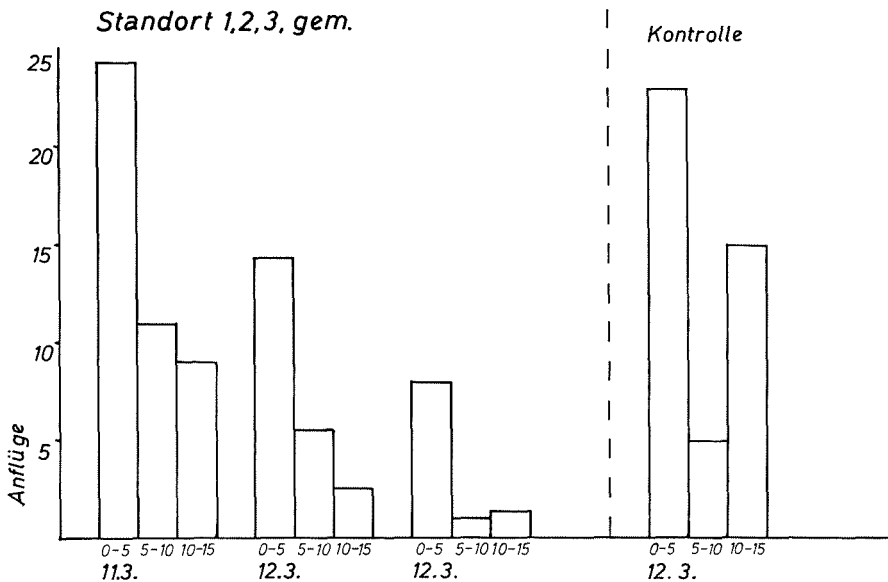


Abb. 3: Darstellung wie in Abb. 2. Hier wurden die Anflugraten als Summe aller getesteten 3 Standorte dargestellt. Es zeigt sich hier, daß die *Eucera* ♂♂ sich in allen Flugarealen gleich verhielten. Die Kontrolle ist identisch mit Versuch 7.

Dies wird noch bestätigt durch die entsprechenden Beobachtungen an Pflanze 2. Bleibt als Interpretation für das Nachlassen der Anflugrate nur die Erklärung der Habituation (Gewöhnung) oder sogar des Lernens. Im Fall von Habituation müßte bei Wiederholung der Experimente am nächsten Tag die Anflughäufigkeit wieder hoch sein, da bis dahin die Reizgewöhnung wieder abgeklungen sein sollte. Der nächste Tag zeigte, daß in allen 3 Teilarealen die Anflugraten erheblich unter der des Vortages blieben (Versuch 4, Abb. 2)! Derselbe Test wurde jeweils eine Stunde später mit noch geringerem Anflug wiederholt (Versuch 5). Um auszuschließen, daß dies nur ein Effekt der Witterung oder anderem ist, testeten wir als Kontrollexperiment dieselbe Blüte sofort anschließend in einem Teilareal 4, in dem noch unerfahrene ♂♂ auf ♀-Suche waren (Versuch 7). Hier war die Anflugrate sofort sehr hoch, wodurch gezeigt war, daß das unterschiedliche Verhalten der Bienen ♂♂ der Stellen 1–3 gegenüber den ♂♂ der Stelle 4 tatsächlich an deren individueller Erfahrung lag. Um noch einen weiteren denkbaren Einwand zu entkräften, nämlich daß die Bienen auf den Ort der aufgestellten *Ophrys*-Pflanze dressiert worden sind, versetzen wir diese Pflanze innerhalb eines Teilareals um 3–4 m und zählten wiederum die Anflüge (Versuch 6). Auch hier blieb die Anflughäufigkeit gleich gering (Abb. 2), selbst als die alte Pflanze durch eine neue ersetzt wurde.

III. Besprechung der Ergebnisse

Die Beobachtungen und Experimente haben gezeigt, daß die *Eucera barbiventris* ♂♂ bereits nach 5 Min. die *Ophrys scolopax*-Blüten weniger beachten, um nach 10–15 Min. praktisch überhaupt nicht mehr auf ihnen zu landen. Dies ist zunächst aus mehreren Gründen ganz verständlich. Die *Ophrys*-Blüten schalten sich mit ihren Signalreizen in eine Instinktkette der Bestäuber ein, sie parasitieren sozusagen auf dem Paarungsverhalten (WICKLER 1968, VOGEL

1975). Dabei sollen die ♂♂ sozusagen in eine „Instinktfalle“ geraten. Auch aus evolutionsbiologischer Sicht ist das Verhalten der ♂♂ nicht einsichtig. Im Paarungsverhalten haben ♂♂ häufig die Strategie, sovielle ♀♀ wie möglich zu begatten. Sie sorgen damit dafür, daß möglichst viele ♀♀ solche Nachkommen erzeugen, die Träger ihrer Gene (Merkmale) sind. Das heißt, die ♂♂ machen sich erhebliche Konkurrenz um die ♀♀ (PARKER 1970, 1978). Das bedeutet, daß ein ♂ niemals nachlassen sollte in der Bemühung um ♀♀, auch wenn es trotz vieler Versuche nur selten zum Erfolg kommt. Falls es in seinen Bemühungen zu schnell nachläßt, läuft es Gefahr, von anderen ♂♂ auskonkurriert zu werden. Bei einem Besuch einer *Ophrys*-Blüte kommt ein ♂ (sozusagen) nicht zum Erfolg, dennoch sollte es in seinen Bemühungen um ♀♀ nicht nachlassen, auch wenn es sich nur um Pseudoweibchen handelt. Aber vielleicht liegt doch gerade hierin der Grund für das Nachlassen des Interesses? Da Attraktivitätsverlust von Seiten der Blüte und Beduftung durch die ♂♂ auszuschließen, Reizgewöhnung nicht wahrscheinlich, aber doch keineswegs ausgeschlossen ist, bleibt als denkbare Erklärung, daß die *Eucera* ♂♂ lernen, daß die Blüte eben doch kein echtes ♀ ist. Sie durchschauen sozusagen das Täuschmanöver der Blüte und fallen auf diese Attrappe nicht mehr herein! In diesem Fall sollte eine Veränderung der Reizsituation durch die Blüte eine erneute Anflugsteigerung bewirken. Wir haben solche Experimente noch nicht durchgeführt. Vielleicht liegt hierin ein biologischer Sinn der hohen Variabilität des Zeichnungsmusters der Lippe bei fast allen *Ophrys*-Arten? Auch sollte wieder eine Attraktivitätssteigerung der Blüte eintreten, wenn sie ihre Reizqualitäten verbessert, d. h. die Attrappe noch besser wird. Genau hierin liegt der Grund, in dem sich die verschiedenen *Ophrys*-Individuen derselben Art Konkurrenz um Bestäuber machen (intraspezifische Konkurrenz)! Wegen des hohen Unterscheidungsvermögens der Bienen – im Experiment ist gezeigt worden, daß die Honigbiene erstaunliche differenzierte Muster erkennen und unterscheiden kann (z. B. SCHNETTER 1968) – erhält wegen dieses Lernverhaltens nach kurzer Zeit nur noch diejenige Blüte Anflüge, die in ihrer ♀-Imitation etwas besser ist als ihre Nachbarin! Nach unseren Beobachtungen des Pseudokopulationsverhaltens gilt das Gesagte auch für die anderen *Ophrys*-Arten. Alle Bestäuber kümmern sich nach einer gewissen Zeit nicht mehr um die Blüten!

Dies mag auch ein Grund sein, warum Pseudokopulationen so selten beobachtet werden. Die Chance, sie zu sehen, besteht praktisch nur, wenn man am Beginn der Flugzeit der potentiellen Bestäuber gerade dabei ist. Das bedeutet für die *Ophrys*-Pflanzen, daß diejenigen Blüten die größte Chance auf Bestäubung haben, die exakt mit dem Beginn der Flugzeit der Bestäuber ♂♂ ihre Anthese haben. Es besteht also ein Selektionsdruck auf exakte Synchronisation. Da aber auch danach immer noch neue ♂♂ schlüpfen, bedeutet dies allerdings nicht, daß später blühende Pflanzen überhaupt keine Chance auf Bestäubung haben. Sie ist nur geringer. Die Bestäubung funktioniert sogar auch dann noch, wenn die Bestäuber-♀♀ schon geschlüpft sind, da immer noch, wenn auch seltener, neue ♂♂ schlüpfen. Wir konnten trotz vorhandener ♀♀ Bestäubungen beobachten, und zwar häufig bei *Ophrys speculum* mit *Campsocolia ciliata* und *Ophrys fusca* (großblütig) mit *Colletes cunicularis infuscatum*, aber ganz selten bei von *Eucera* oder von *Anthophora* bestäubten *Ophrys*-Arten.

Literatur:

- ALCOCK, J., BARROWS, E. M., GORDH, G., HUBBARD, L. J., KIRKENDALL, L., PYLE, D. W., PONDER, T. L. & ZALOM, F. G.: The ecology and evolution of male reproductive behaviour in the bees and wasps. – Zool. J. Linn. Soc. (London) **64**: 293–326, 1978.
- HAAS, A.: Vergleichende Verhaltensstudien zum Paarungsschwarm solitärer Apiden – Z. Tierpsychol. **17**: 402–416, 1960.
- KUENEN, L. P. S. & BAKER, T. C.: Habituation versus sensory adaptation as the cause of reduced attraction following pulsed and constant sex pheromone pre-exposure in *Trichoplusia* – J. Insect Physiol. **27**: 721–726, 1981.
- KULLENBERG, B.: Field experiments with chemical sexual attractants on aculeate Hymenoptera males I. – Zool. Bidr. Uppsala **31**: 253–352, 1956.

- KULLENBERG, B.: Studies in Ophrys pollination – Zool. Bidr. Uppsala **34**: 1–340, 1961.
- PARKER, G. A.: Sperm competition and its evolutionary consequences in insects – Biol. Rev. **15**: 525–568, 1970.
- PARKER, G. A.: Evolution of competitive mate searching. – Ann. Rev. Entomol. **23**: 173–196, 1978.
- PAULUS, H. F.: Co-Evolution zwischen Blüten und ihren tierischen Bestäubern – Sonderh. Naturwiss. Ver. Hamburg **2**: 51–81, 1978.
- PAULUS, H. F. & GACK, C.: Beobachtungen und Untersuchungen zur Bestäubungsbiologie südspanischer Ophrys-Arten. Die Orchidee, Sonderheft, 55–68, Nov. 1980.
- PAULUS, H. F. & GACK, C.: Neue Beobachtungen zur Bestäubung von Ophrys (Orchidaceae) in Spanien, mit besonderer Berücksichtigung des Formenkreises Ophrys fusca agg. – Plant Syst. Evol. **137**: 241–258, 1981.
- ROELOFS, W. L. & CARDÉ, R. T.: Responses of Lepidoptera to synthetic sex pheromone chemicals and their analogues – Ann. Rev. Entomol. **22**: 377–405, 1977.
- SCHNETTER, B.: Visuelle Formunterscheidung der Honigbiene im Bereich von Vier- und Sechsstärkern – Z. vgl. Physiol. **59**: 90–109, 1968.
- VOGEL, S.: Mutualismus und Parasitismus in der Nutzung von Pollenträgern – Verh. Dt. Zool. Ges. 1975. 102–110, 1975.
- WEHNER, R.: Pattern recognition – In: G. A. Horridge (ed.): The compound eye and vision of insects (p. 73–113) – Clarendon Press Oxford, Oxford Univ. Press, 1975.
- WICKLER, W.: Mimikry – Nachahmung und Täuschung in der Natur – Kindler Verlag München, 256 S., 1968.

Prof. Dr. H. F. Paulus, Dr. Claudia Gack, Dipl.-Biol. R. Maddocks, Biologisches Institut I (Zoologie), Universität Freiburg, Albertstraße 21a, D-7800 Freiburg i. Br.

Ökogeographische Analyse der Areale einiger mediterraner und mediterran-mitteuropäischer Orchideen

1. Einleitung

Durch die gezielte Geländearbeit einer ganzen Reihe von Spezialisten im Mittelmeergebiet und Vorderen Orient sowie durch die systematischen Erhebungen über den derzeitigen Stand der Orchideen-Vorkommen in Mitteleuropa sind unsere Kenntnisse über die Verbreitung der einzelnen Orchideen-Arten beachtlich angewachsen. *Wie für nur wenige andere Pflanzengruppen stehen für Orchideen Verbreitungsdaten zur Verfügung, die eine gute Erfassung und erfolgreiche Auswertung ihrer Areale ermöglichen. Mit der Zusammenstellung taxonomisch und geographisch gesicherter alter und neuer Fundortsangaben zu aussagekräftigen Verbreitungskarten kann eine neue Phase in der biologischen Erkundung dieser in vieler Hinsicht interessanten Pflanzen eingeleitet werden.*

So ergeben sich bei einer kombinierten Analyse morphologischer, karyologischer, genetischer und chorologischer Strukturen – besonders, wenn diese zu neuen Erkenntnissen über die geologische Geschichte des Mittelmeergebietes in Beziehung gesetzt werden – viele Möglichkeiten der Erweiterung unserer Vorstellungen über die raum-zeitliche Sippenentfaltung.

Hier soll auf eine andere, bisher oft vernachlässigte Betrachtung der Orchideen-Areale hingewiesen werden, nämlich auf ihre ökogeographische Analyse. Wenn man heute für viele Pflanzen aufgrund ihrer Verbreitung recht gute Vorstellungen über ihr ökologisches Verhalten entwickeln konnte und z. B. bei den meisten Gehölzen unserer Wälder zuverlässige Aussagen über deren Bindung an Klima und Boden machen kann, sind entsprechende Hinweise in der Orchideen-Literatur oft ziemlich vage. Das mag mit den teilweise unregelmäßigen und zufällig erscheinenden Vorkommen dieser Pflanzen zusammenhängen und war bisher wohl auch mit unzureichenden Geländebeobachtungen zu begründen.

Heute können aber in vielen Fällen die Verbreitungsbilder als recht gut gesicherte Unterlagen ökologisch ausgewertet werden.

2. Grundlagen vergleichender Arealbetrachtung

Bei einer solchen Analyse muß man allerdings bedenken, daß sich die Pflanzen mit einem sehr komplexen Umweltgefüge auseinandersetzen müssen. Das Vorkommen oder Fehlen einer Pflanze hängt sowohl vom Boden mit seinem Nährstoff- und Wasserhaushalt als auch vom Klima in seinem jährlichen und täglichen Rhythmus ab und wird gleichzeitig durch die umgebende Vegetation und nicht zuletzt durch die menschliche Bewirtschaftung beeinflusst.

Auf den Wechsel der Standortkomplexe, wie er sich in den einzelnen Landschaften des Erdraumes darbietet, reagiert jede Pflanze aufgrund ihrer genetischen Struktur und ihrer Ausbreitungsgeschichte spezifisch. So zeitigt die genauere Kartierung der Areale die verschiedensten Bilder. Man betrachte deshalb nur einmal die Karten, die in neuen Veröffentlichungen (z. B. BAUMANN & KÜNKELE 1982) der Beschreibung der einzelnen Arten beigefügt sind. Auf den aufmerksamen Beschauer machen diese Arealbilder in ihrer Vielfältigkeit einen ähnlichen Eindruck wie die vielgestaltigen Blütenformen dieser Pflanzen. Man sieht manche Ähnlichkeiten, aber keine Form gleicht der anderen. Wir möchten in diesem bunten Wechsel der Arealformen – ihrer Lage und ihrer Ausdehnung nach – den Ausdruck einer der morphologischen Mannigfaltigkeit entsprechenden Verhaltens-Variabilität sehen.

Um eine solche Vielgestaltigkeit im chorologischen Verhalten in einer wissenschaftlichen Analyse zu erschließen, erweist es sich – ähnlich wie bei der Betrachtung morphologischer Struk-

turen – als fruchtbar, wenn man die einzelnen Verbreitungsformen vergleichend betrachtet. Während sich aber bei einem Vergleich morphologischer Strukturen bei den Orchideen bestimmte Grundlinien im Aufbau der Gesamtpflanze und vor allem auch in der Gestalt der Blüte (z. B. in der Anordnung der Blütenorgane im Blütendiagramm) von Natur aus anbieten, verliert sich die Betrachtung der Verbreitungsbilder oft in einer bloßen Aufzählung von Fundorten und Fundgebieten.

In der „Vergleichenden Chorologie der zentraleuropäischen Flora“ haben wir (MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965, MEUSEL, JÄGER, RAUSCHERT & WEINERT 1978) eine bestimmte pflanzen- und landschaftsbezogene Gliederung des Erdraumes der Vergleichung der Areale zugrundegelegt. Zu diesem Zweck wurden aufgrund der Verbreitung von Klimax-Formationen und bestimmten Leitpflanzen Florenzonen abgegrenzt, die den für den Vegetationswechsel entscheidenden Klimazonen entsprechen. Innerhalb dieser wurden von den Randbezirken ins Innere der Kontinente das ozeanisch-kontinentale Klimagefälle widerspiegelnde Ozeanitätssektoren festgelegt. In Abb. 1 ist dieses Grundmuster von Florenzonen und Ozeanitätsbereichen dargestellt. Außerdem berücksichtigt die vergleichende Charakterisierung der Pflanzenareale eine grobe Höhenstufengliederung in planar, kollin, montan, subalpin und alpin (vgl. auch ROTHMALER, MEUSEL, SCHUBERT 1976).

Die Stellung eines Areals innerhalb dieses dreidimensionalen Systems ökogeographischer Koordinaten läßt sich in einer sogenannten *Zonaldiagnose* formelhaft zusammenfassen, wenn die Angaben über Lage und Ausdehnung innerhalb der Florenzonen, der Ozeanitätsbereiche und der Höhenstufen noch durch die Bezeichnung des betreffenden Kontinents bzw. Teilkontinents ergänzt werden. Die Verbreitung der Rotbuche (*Fagus sylvatica*) beispielsweise ist demnach mit folgender Zonaldiagnose (ZD) zu beschreiben: submeridional/montan – temperat · ozean₁₋₂ EUROPA.

Eine Arealbeschreibung im Hinblick auf die Lage innerhalb der verschiedenen durch spezifische Floren ausgezeichneten Landschaften ermöglicht die *Regionaldiagnose* (RD). Sie bezieht sich auf die Gliederung des Erdraumes in Florenregionen und -provinzen, wie sie in groben Zügen in der pflanzengeographischen Literatur festgelegt werden (vgl. MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965).

3. Ökogeographische Differenzierung der *Orchis militaris*-Verwandtschaft

3.1 Differenzierung der Gesamtareale

Im folgenden soll dargelegt werden, wie sich die Arten eines Verwandtschaftskreises (*Orchis* sect. *Orchis* subsect. *Militares* Rchb. f.) aufgrund der Arealdiagnosen in ihrer süd-nördlichen zonalen Erstreckung wie auch in ihrer Bindung an verschiedene Ozeanitätsgrade und an bestimmte Höhenstufen recht deutlich unterscheiden, charakterisieren und chorologisch mit anderen Pflanzen vergleichen lassen.

Orchis italica ist fast völlig auf die meridionale (warme) Zone beschränkt, hier aber (abgesehen von Korsadinen) in fast allen Landschaften der mediterranen Unterregion verbreitet. In der nördlich anschließenden submediterranen Unterregion liegen Vorposten in der nördlichen Lusitanischen Provinz und im Gebiet des Bosphorus. Das Verbreitungsgebiet (Abb. 2) ähnelt somit verschiedenen Gehölzen des mediterranen Hartlaubwaldes wie *Olea europaea* (K 347d)¹⁾, *Quercus coccifera* (K 122d), *Myrtus communis* (K 298a) oder *Pistacia lentiscus*, von denen allerdings einige in den klimabegünstigsten Buchten zwischen den Mittelmeerhalbinseln (in der Provençalisch-Ligurischen und in der Zirkumadriatischen Provinz) weiter nördlich in die Submediterraneis vordringen und demzufolge als zirkummediterrane Elemente bezeichnet werden.

¹⁾ Diese und die folgenden Kartenhinweise (K) beziehen sich auf die „Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora, Bd. I und II“ (MEUSEL, JÄGER, WEINERT 1965, MEUSEL, JÄGER, RAUSCHERT, WEINERT 1978).

Die Nordgrenze dieser immergrünen Gehölze und wahrscheinlich auch die von *Orchis italica* wird vor allem durch regelmäßig auftretende Winterfröste, die Südgrenze im nördlichen Afrika durch zu geringe Niederschläge (unter 100 mm im Jahresdurchschnitt) bestimmt.

Orchis lactea, eine *O. tridentata* sehr nahestehende Sippe, ist ebenfalls ein mediterranes Element (Abb. 3). Sie weicht von *O. italica* chorologisch nur in der Ozeanitätsamplitude (weitere Verbreitung in Atlantiknähe und weniger Vorkommen in der Ostmediterraneis) etwas ab.

Im Gegensatz zu diesen meridionalen Sippen reicht *Orchis tridentata* in breiter Front von der warmen bis in die wärmegemäßigte (submeridionale) Zone und überschreitet diese mit Exklaven in trockenwarmen Landschaften in der nördlichen Hercynischen Provinz und an der unteren Oder, also Gebieten der temperaten Zone. Die Art fehlt völlig im oz₁-Sektor im westlichen Mittelmeergebiet und in der Atlantischen Provinz. Vorkommen im ungarischen und siebenbürgischen Hügelland (Matrische und Transsylvanische Provinz) kennzeichnen ein Übergreifen aus dem gemäßigt ozeanischen oz₂- in einen abgeschwächt ozeanischen oz₃-Bereich, eine Verbreitungstendenz, die in der meridionalen Zone mit Vorkommen im armenischen und kurdistanischen Bergland noch deutlicher wird.

In ihrem Areal ähnelt *Orchis tridentata* verschiedenen tonangebenden Gehölzen des sommergrünen submediterranen Trockenwaldes und manchen seiner krautigen Begleiter, z. B. *Fraxinus ornus* (K 346c), *Quercus pubescens* (K 122b), *Acer ser. Opulifolia* (K 277d), *Acer ser. Monsspessulanum* (K 277c) oder *Viola alba* (K 292b), die sich größtenteils jedoch in der meridionalen Zone (besonders in der Ostmediterraneis) weniger ausdehnen als *O. tridentata*, dafür aber im südlichen subatlantischen Gebiet weiter in die temperate Zone reichen. Auch Arten der mediterran-submediterranen xerothermen Felsfluren und Rasen (z. B. *Linum tenuifolium*, K 265b, *Helianthemum canum*, K 288c) sind chorologisch mit *O. tridentata* zu vergleichen. Teilweise umfassen diese Sippen in ihrer Verbreitung auch das nordwestliche Afrika und die Iberische Halbinsel, was im Arealbild dem Verhalten von *Orchis tridentata* einschließlich der sehr nahe verwandten *O. lactea* entspricht (Abb. 3).

Das in seiner zonalen Erstreckung weite, das gesamte mediterrane und submediterrane Gebiet und ± ausgedehnte Vorposten von Mitteleuropa umfassende Areal von *O. tridentata* wird verschiedentlich auch von einem ganzen Verwandtschaftskreis, aufgegliedert in mehr südliche und mehr nördliche Sippen, besiedelt. Man vergleiche deshalb das Areal der Gattung *Orlaya* (K 322b) mit der zirkummediterranen *O. daucoides* und der submediterran-mitteuropäischen *O. grandiflora* oder das von *Fumana* (K 289a) mit einer entsprechenden Differenzierung von *F. scoparia* und *F. procumbens*.

Das Areal von *Orchis ustulata* (Abb. 4) ist gegenüber dem von *O. tridentata* um eine Zone nördlich verlagert mit Schwerpunkt in der gemäßigten (temperaten) Zone. Neuerdings wurde *O. ustulata* zwar ganz vereinzelt auch in Gebirgen Südspaniens und Südgriechenlands nachgewiesen, aber erst in den Bergländern der Submediterranen Unterregion zeichnen sich von Nordspanien bis zum Balkan geschlossene Vorkommen ab, die wie auch im Kaukasus die montane Stufe bevorzugen. Aus diesem ± gemäßigten Klimabereich Südeuropas erstrecken sich die Vorkommen in tiefere Lagen Mitteleuropas. Fundorte im nördlichen England, im südlichen Schweden, in den baltischen Ländern und in Mittelrußland kennzeichnen wie bei vielen Arten unserer sommergrünen Laubwälder die Nordgrenze der (temperaten) Mitteleuropäischen Florenregion. Von der Ozeanitätsbindung her gesehen ist *O. ustulata* auf den ozeanischen und besonders auf den subozeanischen Sektor konzentriert: oz₍₁₎₋₂. Die Häufung der Vorkommen stimmt danach mit dem Areal von südeuropäisch/montan-mitteleuropäischen Laubgehölzen überein, die östlich nicht weit über das Karpatenvorland und das südliche Ostseegebiet reichen (*Fagus sylvatica*-Typ). Bei dem nur grob umgrenzten Teilareal in der Sarmatischen Provinz handelt es sich anscheinend nur um aufgelockerte Vorkommen. Im Ural findet die oz₍₁₎₋₍₃₎-Sippe ihre Ostgrenze.

Orchis militaris (Abb. 5) dagegen kehrt jenseits des Urals in disjunkten Teilarealen in Mittel-sibirien sowie in den südsibirischen Gebirgen (Altai, Sajan) wieder und reicht östlich bis in die Daurische Provinz. In der süd-nördlichen Ausdehnung ist die Art noch mehr an submediterrane Gebirge und an die temperate Zone in ihrer ganzen Breite gebunden als *O. ustulata*. In der mediterranen Unterregion zeigt die Karte nur einige wenige Punkte. Auch in der Atlantischen Provinz finden sich nur vereinzelte Vorkommen. Dennoch ist auch bei *O. militaris* mit der Häufung im subatlantischen und zentraleuropäischen Laubwaldgebiet und dem Fehlen in den südöstlichen Steppenlandschaften eine leichte Ozeanitätsbindung zu erkennen, was trotz der weiten Erstreckung im osteuropäisch-sibirischen Raum durch die Formulierung (oz₍₁₎₋₃) zum Ausdruck gebracht wird.

Wie *O. ustulata* mit subozeanischen Laubwaldelementen kann *O. militaris* mit subozeanisch-subkontinentalen Laubwaldarten wie *Tilia cordata* s. l. (K 281a), *Daphne mezereum* (K 296a), *Viola mirabilis* (K 290b), *Lathyrus vernus* (K 251c), *Anemone ranunculoides*-Gruppe (K 159b), *Lilium martagon* (K 96a) in Beziehung gebracht werden, die mit Vorposten-Teilarealen oder mehr oder minder zusammenhängend bis zum Altai oder bis ins Baikargebiet vordringen. Die meisten dieser eurosibirischen Pflanzen unterscheiden sich allerdings in ihrer Zonaldiagnose von *O. militaris* durch ± weite Ausdehnung bis in die subboreale Zone. Auch gehören sie fast alle zirkumpolaren oder eurasischen Verwandtschaftskreisen mit entsprechenden Partnern im ostasiatischen oder nordamerikanischen Laubwaldgebiet an. Dagegen findet man in der Waldsteppen- und Halbtrockenrasen-Vegetation, der auch unsere Art in ihrer soziologischen Bindung zuzurechnen ist, viele Beispiele für eurosibirische Areale, die nordwärts nicht über die temperate Zone hinausreichen (z. B. *Carex caryophyllea*, K 73d, *Viola hirta*, K 191d) und die außerdem wie *O. militaris* als Sippen eines mediterranen Entfaltungszentrums anzusehen sind (z. B. *Silene nutans*, K 138c, *Brachypodium pinnatum*, K 43b). Besonders enge verwandtschaftliche Beziehungen bestehen hier nach SUNDERMANN 1975 zwischen *O. militaris* und *O. simia*, einer Pflanze, die JÄGER 1970 zu den Elementen des *Ruscus*-Typs (mediterran-atlantisch, K 109b und 98b) rechnet.

Nahe verwandt mit *Orchis militaris* ist aber auch die (colchisch)-caucasisch-hyrcanische *O. steveni* (Abb. 5). Den ökogeographisch ausgerichteten Darlegungen von NIESCHALK & NIESCHALK (1976) und von RENZ (1978) zufolge ist diese Art an meridional-submeridionale Gebiete mit sommerlich feucht-warmem Klima am Ostrand des Schwarzen Meeres (Kolchis) und

Tab. 1: Übersicht über die Areale der Arten von *Orchis* sect. *Orchis* subsect. *Militares* Rchb. f. aufgrund der Zonaldiagnosen

	m	sm	temp	oz ₁	oz ₂	oz ₃	Karte
<i>Orchis italica</i>	●			(+)	+	+	EUR Abb. 2
<i>Orchis lactea</i>	●			+	+	(+)	EUR Abb. 3
<i>Orchis simia</i>	●	●	(●)	(+)	+		EUR K 109b
<i>Orchis stevenii</i>	(●)	●			+		VORDAS Abb. 5
<i>Orchis tridentata</i>	●	●	(●)		+	(+)	EUR Abb. 3
<i>Orchis purpurea</i>	(●)	●	(●)	(+)	+		EUR K 109d
<i>Orchis ustulata</i>	(○)	○	●	(+)	+	(+)	EUR Abb. 4
<i>Orchis militaris</i>		○	●	(+)	+	+	EUR-SIB Abb. 5

- = Vorkommen in der betreffenden Zone
- = in der betreffenden Zone auf die Bergstufe begrenzt
- (●) = eingeschränktes Vorkommen in der betreffenden Zone
- + = Vorkommen im betreffenden Ozeanitätssektor
- (+) = Vorkommen im betreffenden Ozeanitätssektor eingeschränkt

Nicht zur Darstellung gebracht ist in dieser Übersicht die insgesamt eingchränkte Ozeanität bei *O. militaris*.

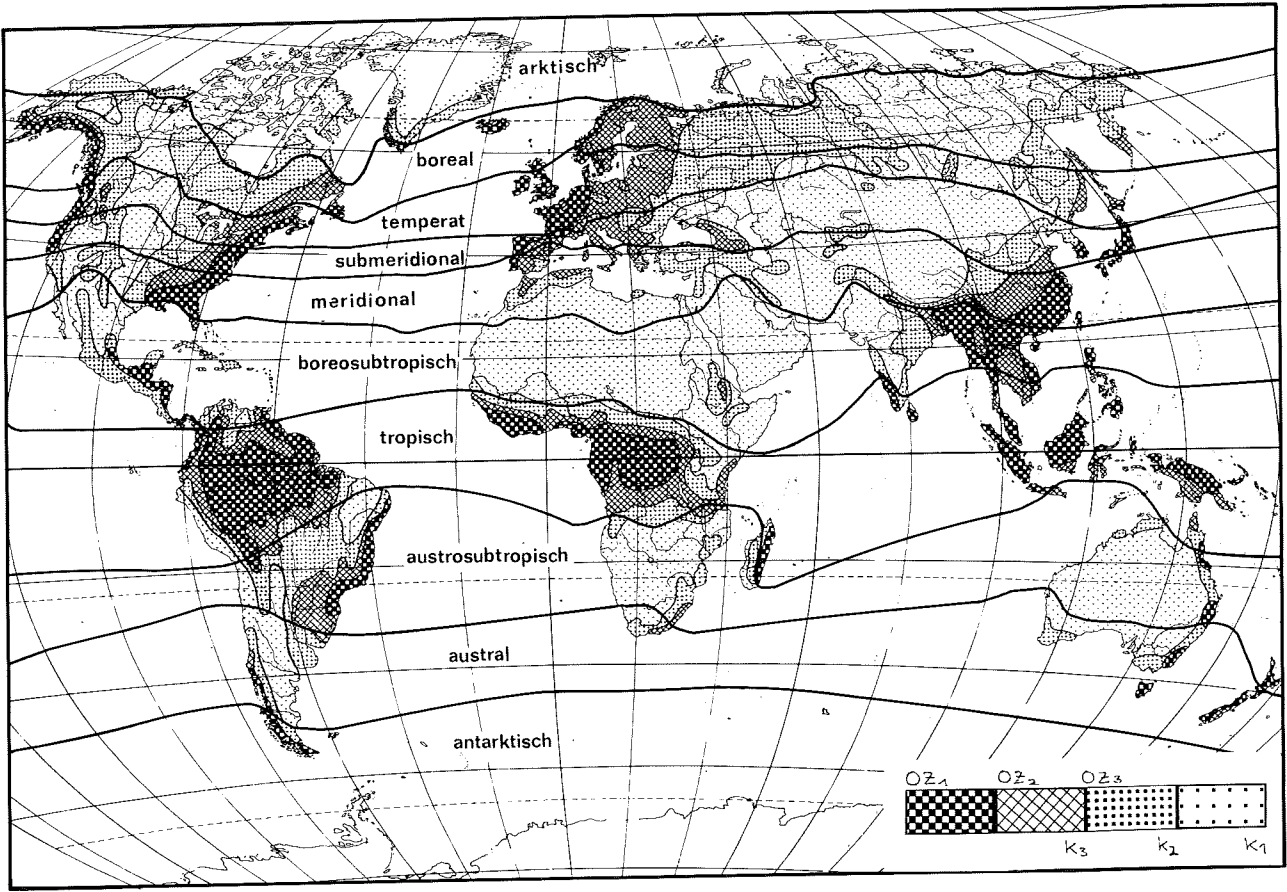


Abb. 1: Florenzzonen und Ozeantitätsstufen der Erde (Entwurf E. JÄGER).

am Südrand des kaspischen Meeres (Hyrcanische Provinz) gebunden. Sie wächst hier in Auflichtungen üppiger sommergrüner Wälder, deren Bäume in ihrem Verbreitungsbild z. T. mit *O. stevenii* übereinstimmen. Solche Arten wie *Pterocarya fraxinifolia*, *Acer velutinum*, *Zelkova carpinifolia* oder *Diospyros lotus* (Karten bei BROWICZ 1978) werden heute allgemein als Relikte einer unter günstigerem Klima im mittleren Tertiär in Europa weit verbreiteten, üppigen und artenreichen Breitlaubwald-Vegetation angesehen. Insofern erscheint *O. stevenii* auch florengeschichtlich beachtenswert. Im Gegensatz zu den artenreichen Tertiärwäldern setzt sich der heutige Breitlaubwald in Mitteleuropa aus nur wenigen anspruchslosen und in kühlen Klimaten konkurrenzfähigen Baumarten zusammen, die sich in ihrer systematischen Stellung an Tertiärsippen anschließen lassen. So entspricht unsere Rotbuche als vorwiegend temperate Art der (wie *O. stevenii*) im colchisch-caucasisch, hyrcanischen Raum entfalteten meridional-submeridionalen Orientbuche (*Fagus orientalis*, K 120d). Es stellt sich somit die Frage, ob nicht auch *O. militaris* als temperates Element an mehr wärmeliebende Sippen wie *O. stevenii* anzuschließen ist.

Auch die *O. stevenii* nahestehende *O. simia* läßt sich in eine derartige historisch-ökogeographische Vergleichung einbeziehen. RENZ (1978) erwähnt, daß *O. stevenii* in trockeneren Randzonen des hyrcanischen Waldes bei schwächerem Wuchs eine beachtliche Variabilität erkennen läßt. Das könnte als Modell für die Herausbildung von *O. simia*-Sippen, d. h. Pflanzen mit Anpassungen an den submediterranen sommergrünen Trockenwald und den mediterranen Hartlaubwald angesehen werden. Nach allem, was wir heute über die Geschichte der mediterranen Flora und Vegetation wissen, müssen wir annehmen, daß sich viele Elemente des Trockenwaldes mit der Aridisierung des Mittelmeerraumes als Xeromorphosen aus der üppigen Tertiärvegetation herausdifferenziert haben. Eine solche Entstehung läßt sich auch für *Orchis simia* vorstellen. Wenn heute die subsect. *Militares* artenreich in der Mediterraneis entwickelt ist (*O. italica*, *O. lactea*, *O. simia*, *O. tridentata*), so muß dieses Gebiet nicht unbedingt als Ausgangspunkt der Sippenentfaltung angesehen werden. Es ist auch denkbar, daß sich die Arten der subsect. *Militares* von *O. stevenii* ähnlichen Formen ableiten, daß also in einer divergenten Entwicklung aus Elementen einer \pm feuchtwarmen Vegetation einerseits Arten warm-trockener Klimate (die oben genannten mediterranen Sippen) und andererseits Pflanzen \pm kühlfeuchter Klimate (*O. ustulata*, *O. militaris*) hervorgegangen sind.

Wie man zu solchen entwicklungsgeschichtlichen Vorstellungen auch steht, völlig sicher ist bei der hier durchgeführten Analyse, daß sich alle Arten der subsect. *Militares* in ihrem ökogeographischen Verhalten klar unterscheiden und charakterisieren lassen. In der folgenden Tabelle soll diese Differenzierung aufgrund der Zonaldiagnosen nochmals zusammengefaßt werden. Diese Übersicht zeigt nicht nur die oben beschriebenen Differenzierungsmuster im zonalen, ozeanisch-kontinentalen und etagen Verhalten, sondern läßt in dieser Hinsicht auch verwandtschaftliche Zusammenhänge erkennen, wie sie sich in der Bindung aller Arten an die Mediterrane Florenregion (zumindest durch Vorkommen in submediterranen Gebirgen) und in der bevorzugt subozeanischen Bindung abzeichnen.

3.2. Differenzierung der Teilareale im mitteldeutschen Berg- und Hügelland sowie im norddeutschen Tiefland

Wenn im Gesamtareal der Pflanzen Bindungen an Umweltfaktoren, besonders solche an das Klimagefälle zum Ausdruck kommen, so müssen diese auch in Teilarealen sichtbar werden. Hinzu kommen bei Teilarealanalysen Einblicke in Standortbeziehungen, die nur in Karten größeren Maßstabes deutlich werden.

Hier nun soll das Verhalten der bis ins nördliche Mitteleuropa verbreiteten Arten der subsect. *Militares* (außer *O. purpurea*) im mitteldeutschen Berg- und Hügelland sowie im norddeutschen Tiefland betrachtet werden. Beim Vergleich von *Orchis tridentata* (Abb. 6) und *O. militaris*

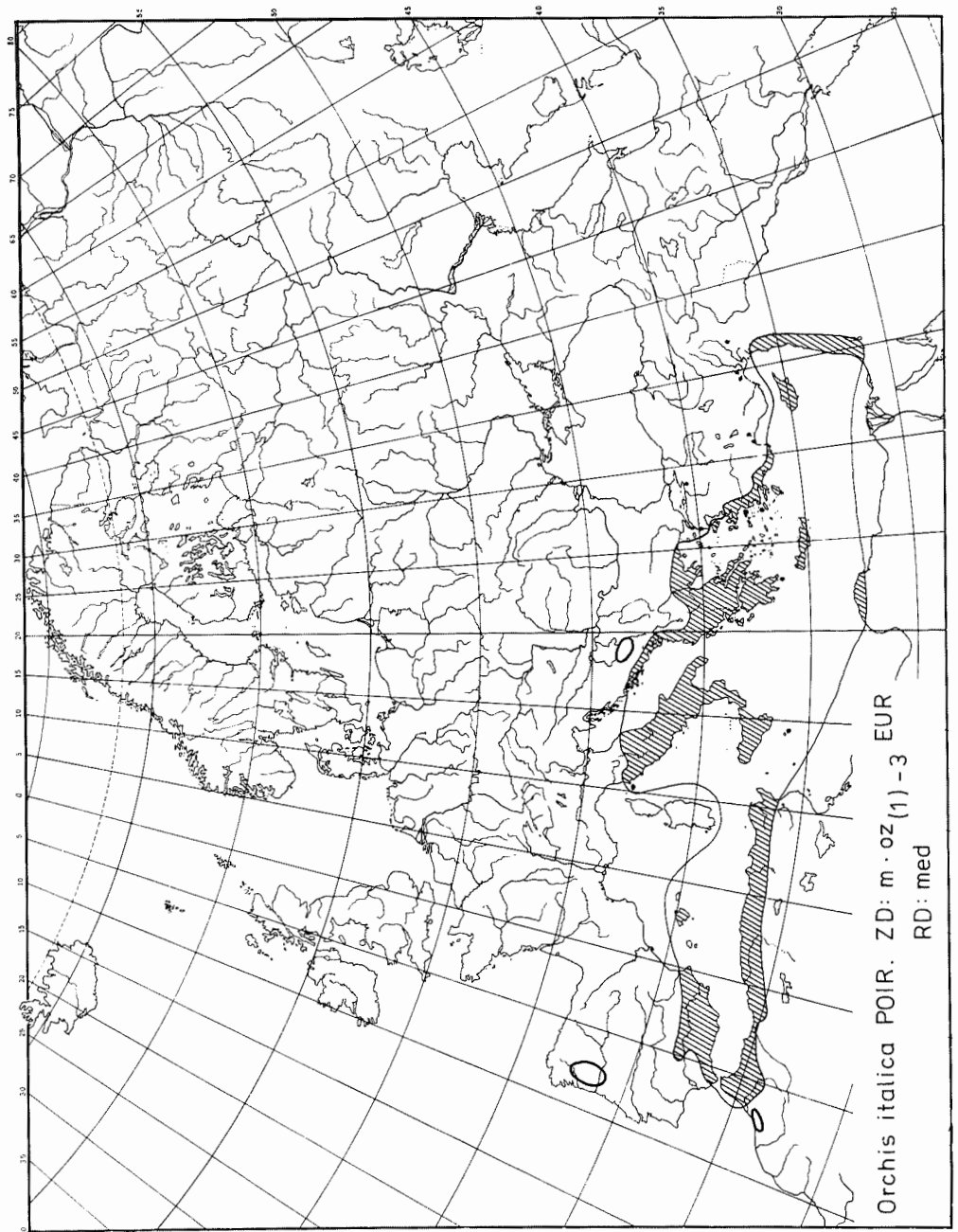


Abb. 2: Gesamtverbreitung von *Orchis italica* Poir. (nach BAUMANN & KÜNKELE 1982, Karte S. 304, verändert).²⁾

²⁾ Die Gesamtarealkarten wurden nach verschiedenen Quellen (Karten, Floren, Spezialliteratur, vgl. z. B. die Kartenbibliographie von WILLING & WILLING 1979) in der Abteilung Chorologie des Wissenschaftsbereiches Geobotanik und Botanischer Garten der Martin-Luther-Universität in Halle erarbeitet. Für die Bereitstellung der Unterlagen danken wir Herrn Dr. E. JÄGER vielmals. Für die Überlassung neuester Fundortsangaben sind wir besonders den Herren Dr. S. KÜNKELE und G. TAUBENHEIM zu Dank verpflichtet.

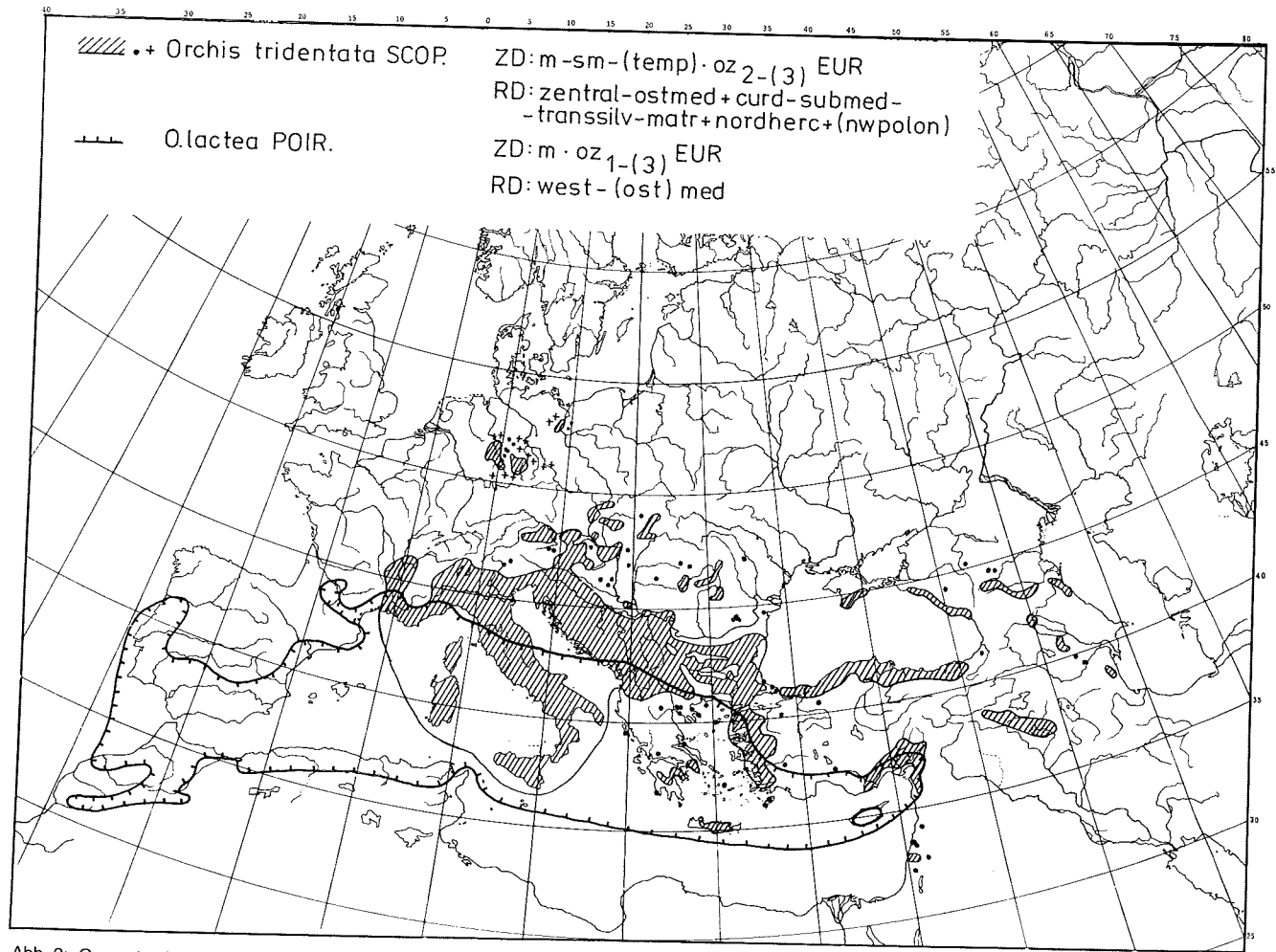


Abb. 3: Gesamtverbreitung von *Orchis lactea* Poir. (nach BAUMANN & KÜNKELE 1982, Karte S. 306, verändert) und *Orchis tridentata* Scop. (Original).

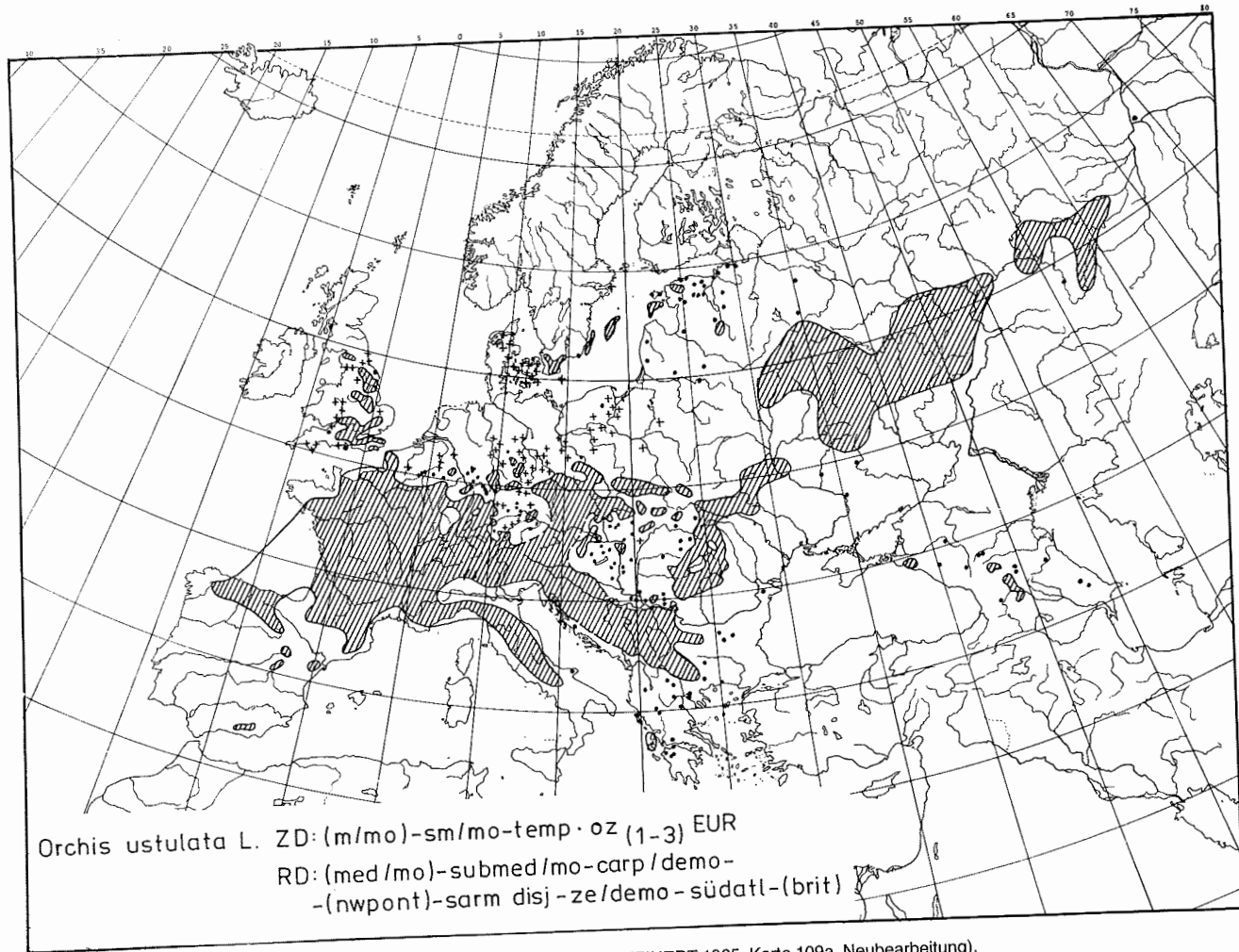


Abb. 4: Gesamtverbreitung von *Orchis ustulata* L. (nach MEUSEL, JÄGER, WEINERT 1965, Karte 109a, Neubearbeitung).

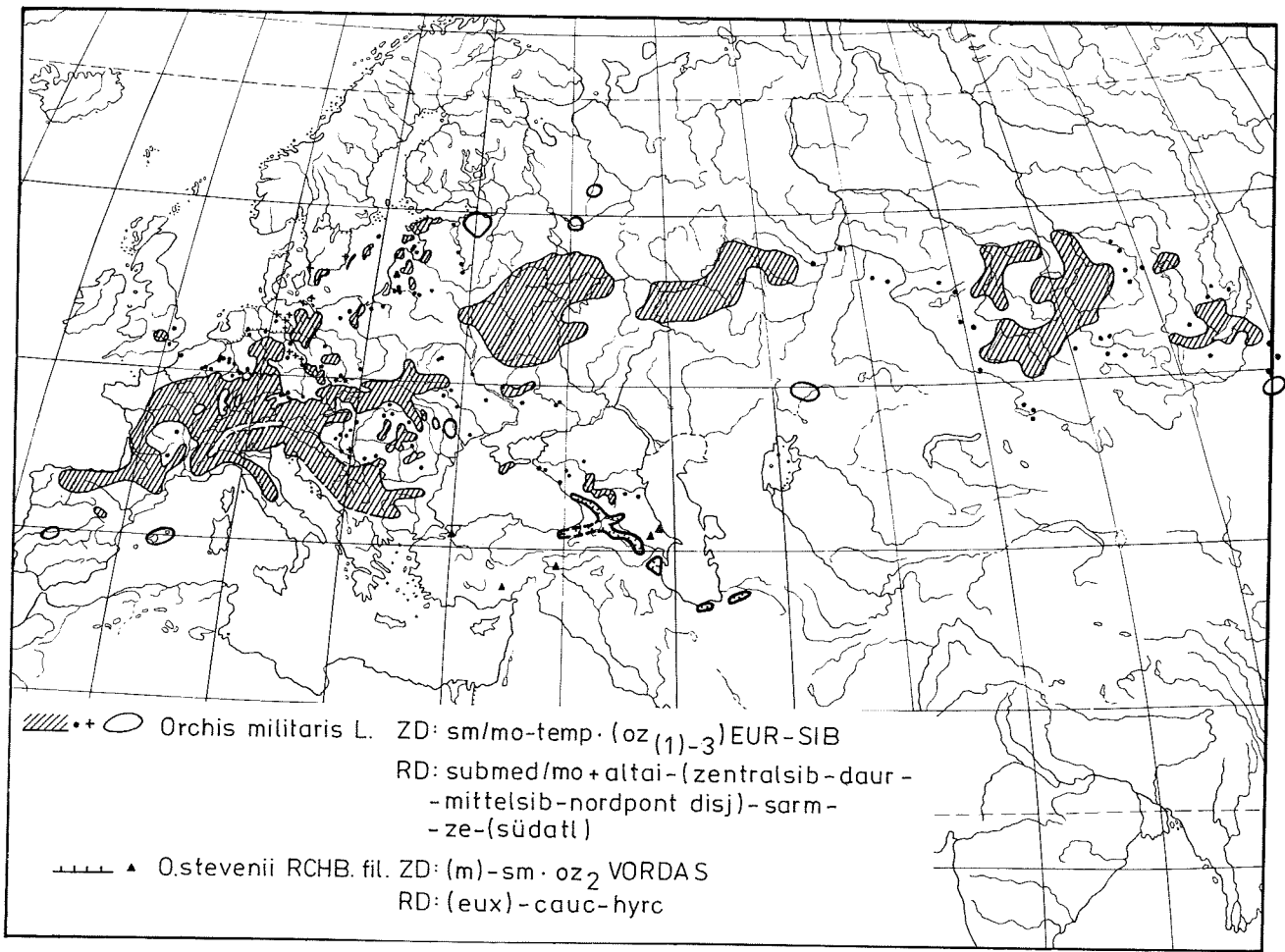


Abb. 5: Gesamtverbreitung von *Orchis militaris* L. (nach MEUSEL, JÄGER, WEINERT 1965, Karte 109c, Neubearbeitung, in Sibirien nach TK MALYŠEV & SOBOLOVSKAJA 1980, Karte 150) und *Orchis stevenii* Rchb. f. (Original, nach GROSSHEIM 1940, Karte 255 und Angaben bei RENZ 1978 und NIESCHALK & NIESCHALK 1976).

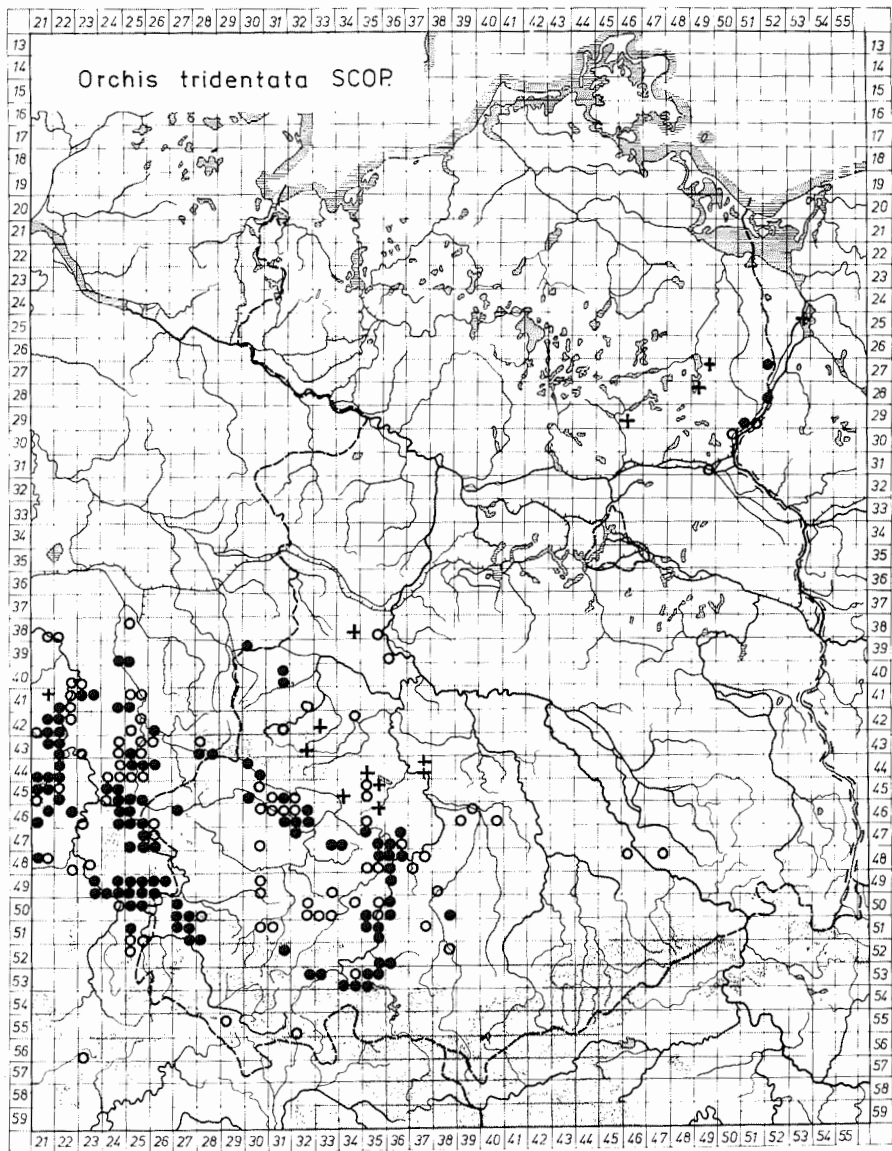


Abb. 6: Verbreitung von *Orchis tridentata* Scop. in der DDR und benachbarten Gebieten (Original)³⁾ (Rastergröße entspricht Meßtischblatt-Quadranten, + = ausgestorben, ○ = Beobachtung vor 1950, ● = Beobachtung nach 1950).

³⁾ Für die Zusammenstellung der Rasterkarten wurden Unterlagen der Arbeitsgemeinschaft Hercynischer Floristen Halle/Saale sowie zahlreiche Teilkarten und Angaben aus der floristischen Literatur verwendet. Umfangreiches Material wurde aus den Karten von FUKAREK 1972, HAEUPLER 1976, SCHÖNFELDER 1978, BLATT, GRUBE & SCHULZ 1980 übernommen. Für z. T. wesentliche Ergänzungen danken wir den Herren Dr. L. MEINUNGER/Steinach, Dr. W. HEINRICH/Jena, Dr. R. MARSTALLER/Jena und Dr. H. KÖHLER/Leipzig.

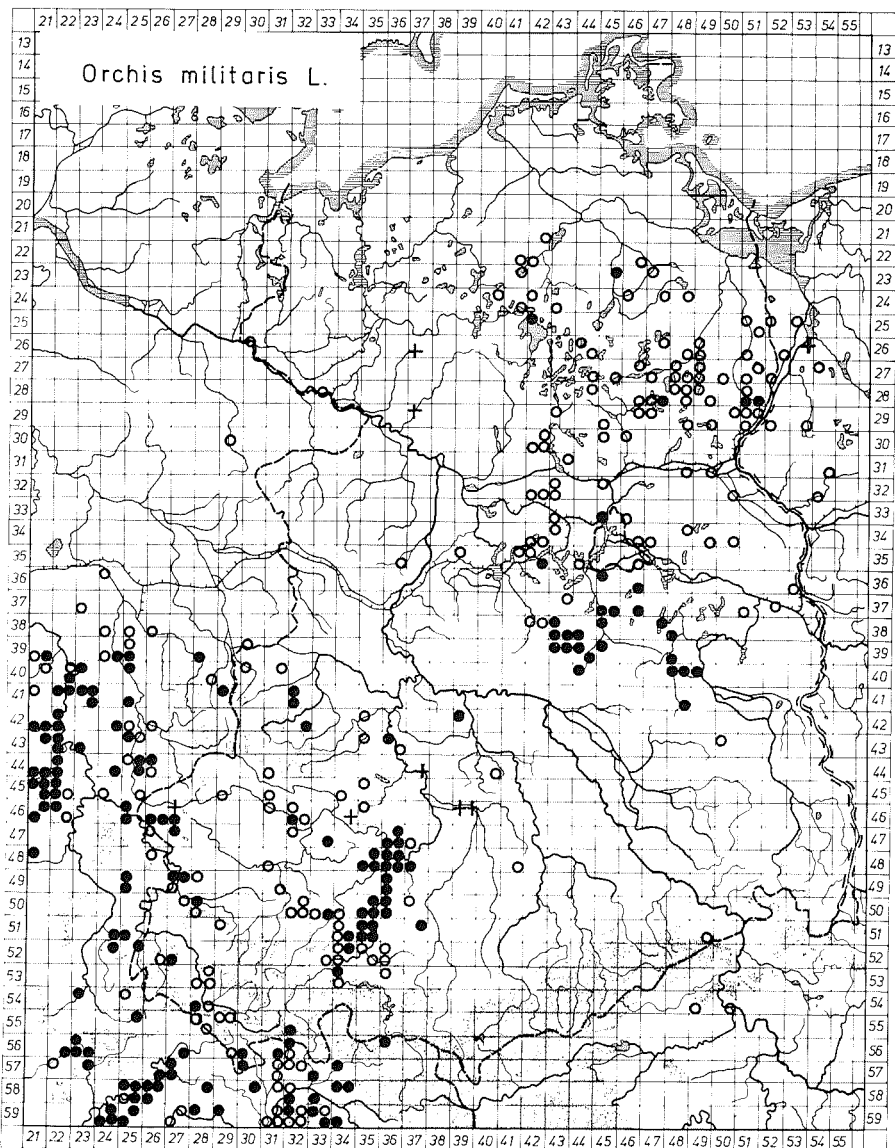


Abb. 7: Verbreitung von *Orchis militaris* L. in der DDR und benachbarten Gebieten (Original).

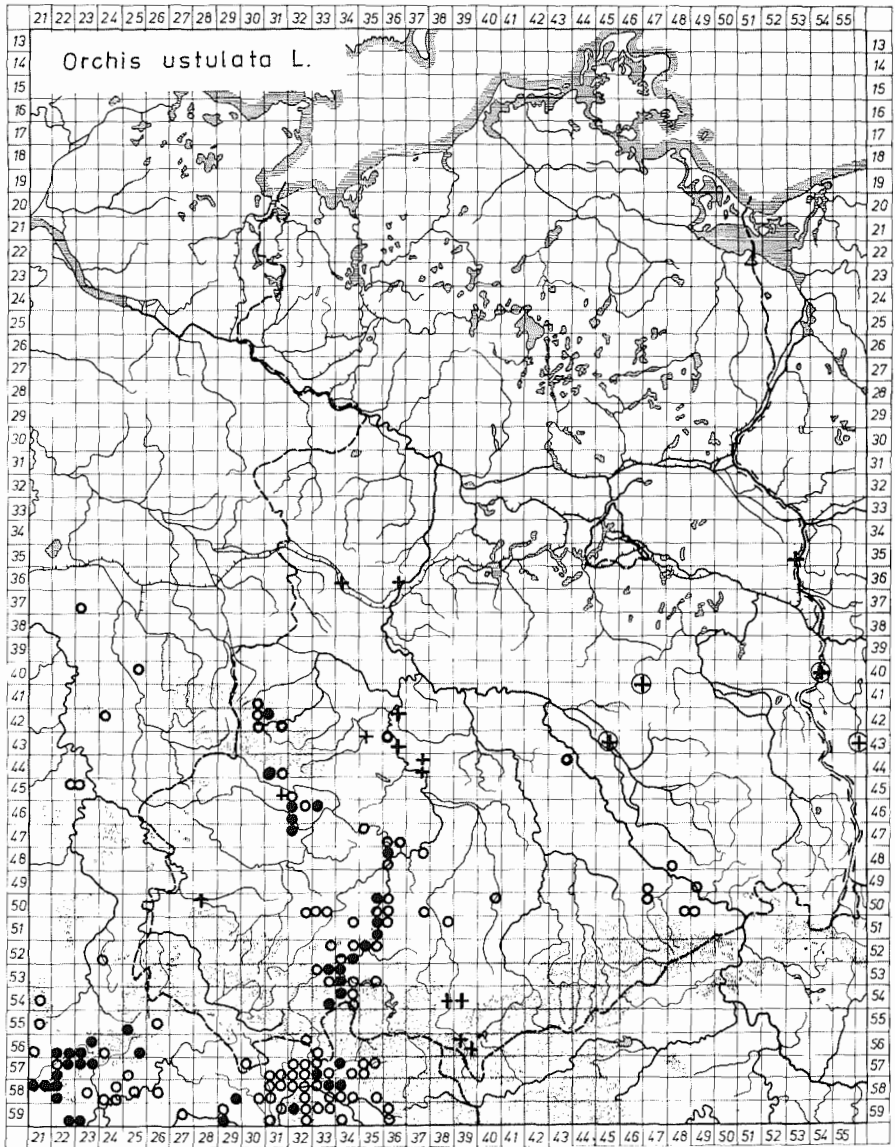


Abb. 8: Verbreitung von *Orchis ustulata* L. in der DDR und benachbarten Gebieten (Nordböhmen nicht berücksichtigt) (Original).

(Abb. 7) fallen hier auf den ersten Blick die im Gesamtareal (Abb. 3, 5) und auch in den Areal-diagnosen deutlichen Unterschiede in der zonalen Amplitude auf.

O. tridentata kommt innerhalb des Kartenausschnitts nur mit einem disjunkten nordhercynischen Teilareal sowie mit den absolut nördlichsten Exklaven an der unteren Oder vor, während *O. militaris* mit \pm geschlossener Verbreitung von Südwesten in das Kartierungsgebiet hereinreicht, hier die Nordgrenze seines südmitteleuropäischen Hügellandsareals erreicht, um das sich innerhalb des Kartenausschnitts das bis in den baltischen Raum reichende nordmitteleuropäische Tieflandsareal anschließt.

O. tridentata zeigt im Kartierungsgebiet eine relativ enge Bindung an anthropogene Halbtrockenrasen auf kalkreichem Substrat. So widerspiegeln die Vorkommen dieser Art (Abb. 6) deutlich die westmitteldeutschen Kalkhügelländer: Weser-, Leine-, Werrabergland, Ringgau (vorwiegend Muschelkalk und Zechstein), südlicher Harzrand, Kyffhäuser (Zechsteingips), Hainleite, Unterunstrut- und mittleres Saalegebiet (Muschelkalk), Orlasenke (Zechsteinkalk) (vgl. die „Geologische Karte des Hercynischen Florenraumes“ bei BUHL & SCHWAB 1976).

Mit der Amplitude vom niederschlagsreichen Weserbergland bis zu den Randlagen des mitteldeutschen Trockengebietes kommt gleichzeitig der schon im Gesamtareal festgestellte subozeanische Charakter zum Ausdruck.

Das hercynische Teilareal von *O. tridentata* entspricht damit weitgehend dem Verbreitungsmuster wärmeliebender und trockenheitsertragender, mediterran-südmitteleuropäischer Arten mit Verbreitungsschwerpunkt in Halbtrockenrasen und Trockengebüsch, z. B. *Orchis purpurea*, *Hippocrepis comosa*, *Carlina acaulis* ssp. *simplex*, *Viburnum lantana*, *Cornus mas* (vgl. TK bei MEUSEL 1939, 1940, 1954, 1955, BUHL, KNAPP & MEUSEL 1974). So wie das ebenfalls vergleichbare *Lithospermum purpureocaerulum* (K und TK bei BUHL, KNAPP & MEUSEL 1974) und *Quercus pubescens* disjunkt im Trockengebiet an der unteren Oder weit nach Norden vorgeschoben auftreten, weist hier auch *O. tridentata* einzelne Fundorte als nördlichste Exklaven der überwiegend mediterran-submediterranen Sippe auf.

O. militaris zeigt im Hügelland ebenfalls Bindung an anthropogene Halbtrockenrasen (Mesobromion) sowie ein in den Grundzügen gleiches Verbreitungsmuster, ist jedoch im Unterschied zu *O. tridentata* aber ähnlich den dort vergleichsweise angeführten Arten auch in den fränkisch-südthüringischen Muschelkalklandschaften verbreitet. In der Ozeanitätsspanne zeigt sie eine gewisse Auflockerung im niederschlagsreichen ozeanischen westlichen Teil des Kalkhügellandes und eine – auch hinsichtlich der Populationsgröße – deutliche Konzentration auf das mittlere Saale- und untere Unstrutgebiet, dessen pflanzengeographischer Charakter u. a. von (subozeanisch)-subkontinentalen Trockenwald- und Waldsteppenelementen ähnlicher Gesamtverbreitung wie *O. militaris* geprägt wird, z. B. *Hypochoeris maculata*, *Crepis praemorsa*, *Aster amellus*, *Scorzonera hispanica*, *Anthericum ramosum*, *Inula hirta* (vgl. TK bei KNAPP 1979/80). Dieses Verhalten sowie vor allem das deutlich auf subkontinentale Landschaften konzentrierte Teilareal im pleistozänen Tiefland (nördliche Niederlausitz, Mittelmark, Uckermark, unteres Odergebiet, Mittelmecklenburg) können sowohl bei *O. militaris* als auch bei den vergleichsweise genannten Arten als Ausdruck der bis in die mittel-zentralsibirische Waldsteppenzone reichenden Gesamtareale angesehen werden. *O. militaris* siedelt im Tiefland – ähnlich anderen Arten mit Verbreitungsschwerpunkt in Kalk-Halbtrockenrasen des Hügellandes (z. B. *Ophrys insectifera*, *Gymnadenia conopsea*, *Crepis praemorsa*, *Anacamptis pyramidalis*, *Carex flacca*) – überwiegend in basiphilen Pfeifengraswiesen, deren Vorkommen heute mitsamt *O. militaris* weitgehend erloschen sind.

Die Verbreitung von *O. ustulata* innerhalb desselben Kartenausschnitts (Abb. 8) läßt zunächst weniger Beziehungen zum Gesamtareal erkennen. Mit gewisser Konzentration auf gebirgsnahe Hügelländer ohne ausgeprägt xerothermen Charakter (Hessisch-fränkisches Rhönvorland, Nördlicher Frankenjura und Nordfränkisches Hügelland, Ostthüringisches Buntsandsteinhügelland) und mit Vorkommen an wärmebegünstigten Standorten in Mittelgebirgsvorländern (Ober-

saaleland, Vogtland, Osterzgebirgsvorland) und unteren Mittelgebirgslagen (Unterharz, Frankenwald, Rhön) zeigt sie ein von den collin-(planaren) *O. tridentata* und *O. militaris* deutlich abweichendes perimontanes Verbreitungsmuster.

Isolierte, erloschene Einzelvorkommen in der Niederlausitz und im mittleren Odergebiet vermitteln zum baltisch-sarmatischen Tieflandsareal, mit dem das Verhalten von *O. ustulata* an *Carlina acaulis* (BUHL, KNAPP & MEUSEL 1974, K 23a) sowie an einige dealpine Elemente wie *Carex ornithopoda* (K 75a), *Sesleria calcarea/S. uliginosa* (K 38b, c) und *Polygala amarella* (K 267a) erinnert (vgl. „demo“ in der Regionaldiagnose).

Somit erscheint *O. ustulata* nicht nur in Südeuropa sondern auch in der temperaten Zone als die am meisten Beziehungen zum Bergland aufweisende Sippe innerhalb der subsect. *Militares*. Zusammenfassend kann also ausgesagt werden: Die taxonomisch nahe verwandten Arten der subsect. *Militares* zeigen sowohl in ihrer Gesamt- als auch in ihren Teilarealen mannigfach differenzierte Verhaltensweisen, die in enger ökogeographischer Beziehung zu zonalen, ozeanisch-kontinentalen und etagenen Raumgliederung sowie zu verschiedenen Klimax-Formationen der Mittelerranen und Mitteleuropäischen Florenregionen stehen.

Literatur:

- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S.: *Die wildwachsenden Orchideen Europas*. Stuttgart 1982.
- BLATT, H., GRUBE, A. & SCHULZ, H.: *Verbreitung und Gefährdung der Orchideen in Hessen*. Frankfurt 1980.
- BROWICZ, K.: *Chorology of trees and shrubs in South-West-Asia*. Kornik 1978.
- BUHL, A., KNAPP, H. D. & MEUSEL, H.: *Verbreitungskarten hercynischer Leitpflanzen*. 14. Reihe. *Hercynia* **11**, 89–171, 1974.
- BUHL, A. & SCHWAB, M.: *Geologische Verhältnisse und Pflanzenverbreitung im Hercynischen Raum*. *Hercynia* **13**, 380–390, 1976.
- FUKAREK, F.: *Verbreitungskarten zur Pflanzengeographie Mecklenburgs*, 8. Reihe (Orchidaceae). *Natur u. Natursch. Mecklenburg* **10**, 35–135, 1972.
- GROSSHEIM, A. A.: *Flora Kavkasa*, II. Moskva–Leningrad 1940.
- HAEUPLER, H.: *Atlas zur Flora von Südniedersachsen*. *Scripta Geobotanica* **10**. Göttingen 1976.
- JÄGER, E. J.: *Charakteristische Typen mediterran-mitteleuropäischer Pflanzenareale*. *Feddes Repert.* **81**, 67–92, 1970.
- KNAPP, H. D.: *Geobotanische Studien an Waldgrenzstandorten des hercynischen Florengebietes*. Teil 1–3. *Flora (Jena)* **168**, 276–319, 468–510, 1979; **169**, 177–215, 1980.
- MALYŠEV, L. J. & SOBOLEVSKAJA, K. A.: *Redkie rastenija Sibiri*. Novosibirsk 1980.
- MEUSEL, H.: *Verbreitungskarten mitteleuropäischer Leitpflanzen*, 3. Reihe. *Hercynia* **II/4**, 314–354, 1939.
- MEUSEL, H.: *Verbreitungskarten mitteleuropäischer Leitpflanzen*, 4. Reihe. *Hercynia* **III/5**, 144–171.
- MEUSEL, H.: *Verbreitungskarten mitteleuropäischer Leitpflanzen*, 7. Reihe. *Wiss. Z. Univ. Halle, math.-nat. R.* **3**, 11–49, 1954.
- MEUSEL, H.: *Verbreitungskarten mitteleuropäischer Leitpflanzen*, 8. Reihe. *Wiss. Z. Univ. Halle, math.-nat. R.* **5**, 297–334, 1955.
- MEUSEL, H., JÄGER, E. & WEINERT, E.: *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora*, Bd. I. Jena 1965.
- MEUSEL, H., JÄGER, E., RAUSCHERT, S. & WEINERT, E.: *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora*, Bd. II. Jena 1978.
- NIESCHALK, A. & NIESCHALK, C.: *Beiträge zur Kenntnis der Orchideenflora der Türkei*. *Philippia* **3**, 98–121, 1976.
- ROTHMALER, W., MEUSEL, H. & SCHUBERT, R. (Hrsg.): *Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD*. Berlin 1976.
- RENZ, J.: *Orchidaceae*. In: *Flora Iranica*, Nr. **126**. Graz 1978.
- SCHÖNFELDER, P.: *Verbreitungskarten der Orchideen in Bayern*. *Hoppea* **36**, 249–309, 1978.
- SUNDERMANN, H.: *Europäische und mediterrane Orchideen*, 2. Aufl. Hildesheim 1975.
- WILLING, E. & WILLING, B.: *Index der Verbreitungskarten für die Orchideen Europas und der Mittelmeerländer*. *Beih. Veröff. Natursch. Landschaftspf. Baden-Württemberg* **14**, 1–163, 1979.

Prof. Dr. Hermann Meusel, Merkurstraße 14, DDR-403 Halle/Saale
Dr. Hans Dieter Knapp, Lange Straße 56, DDR-206 Waren/Müritz

Platanthera oligantha Turcz. und *Calypso bulbosa* (L.) Oakes in Skandinavien

Diese beiden Orchideen gehören zu den seltenen Arten in Europa. Bedingt durch die granitischen Urgesteinsarten im Untergrund herrschen in Skandinavien die sauren Böden vor. Vereinzelt aber finden sich auch Kalkeinsprengsel. Diese, verbunden mit arktischem bzw. subarktischem Klima, ermöglichen das Vorkommen dieser beiden Arten.

Platanthera oligantha Turcz.

= *Platanthera obtusata* ssp. *oligantha* (Turcz.) Hultén (Flora Europaea)

= *Lysiella oligantha* (Turcz.) Nevski (Flora der U.S.S.R.)

Bei den Fundortangaben dieser Art gibt es einige Mißverständnisse:

In KELLER/SCHLECHTER Bd. 1: Finnmarken und Finnland.

In KELLER/SCHLECHTER/SOÓ Bd. 2: Finnland und Schweden, mit einzeln aufgeführten Fundorten, von denen 4 in Nordnorwegen (Troms und Finnmarken) und 2 am Torneträsk in Nordschweden liegen. Im Nachtrag: Nordschweden, Nordnorwegen sowie Nordasien.

In SUNDERMANN (3. Aufl.): Nordschweden, Nordfinnland, Nordrußland, Sibirien.

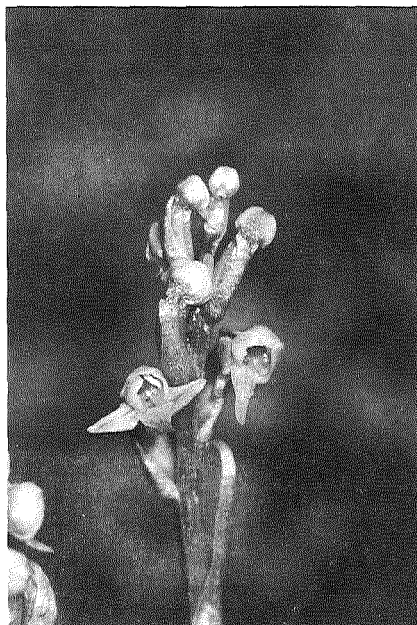
Von Finnland sind bis jetzt keine Fundorte bekannt.

Durch die uns freundlicherweise vom Tromsø-Museum gegebene Beschreibung des Fundortes im Reisatal \triangleq Nordreisa auf dem Javroaive = Jav'reoaivit konnten wir die Pflanzen recht leicht finden.

Platanthera oligantha Turcz. (Standort)



Platanthera oligantha Turcz. (Infloreszenz)



Der Jav'reoaivit ist ein ausgedehntes Bergmassiv, das bis über 1000 m ansteigt. Aber nur an einer kleinen, engbegrenzten Stelle kommt *Platanthera oligantha* Turcz. häufiger vor. Im seitlich angrenzenden Wald sowie im etwas darüberliegenden, baumlosen Gebiet suchten wir sie vergebens. Diese Art scheint ganz spezielle Ansprüche an den Standort zu stellen.

Auf das Vorhandensein von Kalk weisen die Begleitpflanzen wie *Rhododendron lapponicum*, *Cassiope tetragona* und *Dryas octopetala* hin. Der Boden war etwas feucht. Eine spätere pH-Wert-Messung durch SUNDERMANN, dem ich an dieser Stelle sehr für seine Bemühungen danke, ergab einen pH-Wert des Bodens von 6,3. Das Gelände, ein Nordhang, ist sehr steil, seitlich von herabwachsenden Bäumen begrenzt und damit vielleicht vor den stärkeren Winden geschützt. Es fiel uns auf, daß wir hier besonders stark von kleinen Insekten (Mücken) belästigt wurden, was im angrenzenden Gelände nicht der Fall war. Bei der genaueren Betrachtung der Pflanzen stellten wir die relativ große Anzahl von Blüten fest. Aus der Literatur kannten wir folgende Angaben:

KELLER/SCHLECHTER Bd. 1	3–5 Blüten
SUNDERMANN	3–5 Blüten
Flora Europaea	3–6 Blüten
Flora der U.S.S.R.	4–6 (9) Blüten

Daraufhin zählten wir alle Pflanzen auf diesem Standort durch:

Zahl der Pflanzen	1	7	8	7	6	9	3	Σ 41
Zahl der Blüten/Knospen	2	3	4	5	6	7	8	

Da sich diese Zählung nur auf einen Standort und ein Jahr (1976) bezieht, wäre ich für derartige Angaben von den anderen europäischen Fundorten und anderen Jahren sehr dankbar.

***Calypso bulbosa* (L.) Oakes (Farbtafel 3, Abb. 17)**

Von *Calypso bulbosa* (L.) Oakes dagegen gibt es in Skandinavien erheblich mehr Fundorte, ohne daß man allerdings behaupten könnte, sie sei dort häufig. Auch sie gehört zu den Raritäten der subarktischen Nadelwälder. In der Begleitflora von *Calypso* fanden wir fast immer kalkliebende Pflanzen wie z. B. *Hepatica nobilis*. Die Norne, wie die Schweden sie nennen, oder Elfenschuh (fairy slipper) wie in Nordamerika, wo sie häufiger vorkommt, gehört zu den schönsten und prächtigsten Orchideen in Europa. Leider wird sie meist von vorn abgebildet, wobei man nur den vorderen Teil des eigenartig geformten Labellums sieht. In KELLER/SCHLECHTER Bd. 1 ist auch eine Blüte von der Seite gezeichnet. Weniger bekannt dagegen dürfte die Abbildung der pantoffelförmigen Höhlung sein, die in zwei gelbliche Säckchen ausläuft. Ich meine, daß man diese doch als Sporn bezeichnen könnte (vgl. Flora Europaea: „spur absent“).

Ein sehr ausführlicher Bericht über *Calypso bulbosa* (L.) Oakes findet sich in „Fauna och flora“ 70 (1975) von H. WOLLIN. Deshalb habe ich mich hier auf einige ergänzende Beobachtungen beschränkt.

Literatur:

- KELLER, G. & SCHLECHTER, R.: Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes Bd. I, 1928.
 KELLER, G., SCHLECHTER, R. & SOÓ, R. v.: Kritische Monographie Bd. II, 1930–40.
 Flora Europaea, Bd. 5, 1980 (Cambridge).
 Flora der U.S.S.R., Bd. 4, 1937.
 WOLLIN, H.: Kring normans biologi. — Fauna och flora 70, 89–98, 1975.
 WOLLIN, H. & SUNDERMANN, H.: Zur Biologie der *Calypso bulbosa*. Die Orchidee, Sonderheft Dez. 1977.
 LUER, C. A.: The native orchids of the United States and Canada.
 U. Rückbrodt, *Europaring* 22, 6840 Lampertheim

Stand und Aussichten bei der Anzucht europäischer Orchideen

Im Vergleich zu den meisten tropischen Orchideen lassen sich die europäischen Erdorchideen im allgemeinen weniger leicht unter Laborbedingungen heranziehen. Die Keimung erfolgt oft nur zögernd und unregelmäßig, manchmal unterbleibt sie ganz, oder die Sämlinge gehen nach einiger Zeit zugrunde. Über die Ursachen können wir bisher nur Vermutungen anstellen: vielleicht besteht eine stärkere Abhängigkeit von bestimmten aktivierenden Stoffen, die in der Natur von den Symbionten geliefert werden; vielleicht sind es fehlende klimatische Stimulantien oder die Anwesenheit von Hemmstoffen, die unter natürlichen Verhältnissen ausgewaschen werden.

Das Interesse an den europäischen Orchideen und ihrer Vermehrung hat sich in den letzten Jahren ganz erheblich verstärkt, doch gibt es noch zu wenige exakte vergleichende Untersuchungen, um gesicherte Aussagen zur Keimphysiologie machen zu können. Aus den bisherigen, sehr verstreuten Publikationen lassen sich folgende Beobachtungen entnehmen:

Reifegrad und Vorbehandlung des Samens

Maßgeblich für das Keimergebnis bei europäischen Erdorchideen ist der Zeitpunkt der Samen-ernte. Es hat sich immer wieder gezeigt, daß reifer Samen aus aufgeplatzten Kapseln in der Regel weniger gut keimt als solcher, der bei gerade beginnender Bräunung den noch grünen Kapseln entnommen wird. Dies gilt insbesondere für die mittel- und nordeuropäischen Arten, weniger für jene des Mittelmeergebietes. Die Keimkraft der Samen nimmt in den meisten Fällen bereits wenige Wochen nach der Ernte ab, nur selten bleibt sie über mehrere Jahre erhalten. Je unreifer der Samen ist, desto mehr muß das Nährmedium die Placentafunktion ersetzen. Man beobachtete, daß Teile der Placenta, die bei Embryokultur mit auf das Nährsubstrat gelangten, bei dessen Eignung erhalten blieben, während sie auf ungeeigneten Medien abstarben. Verwendet man Samen aus bereits geöffneten Kapseln, muß er desinfiziert werden. Man nimmt hierzu die übliche Natrium- oder Calciumhypochloritlösung, doch haben neuere Untersuchungen gezeigt, daß unter Umständen eine verlängerte Sterilisationsdauer das Keimergebnis verbessert (LINDÉN 1980, FROSCHE 1982).

Zusammensetzung des Nährmediums

Die Angaben über das Keimsubstrat differieren bei den einzelnen Versuchsanstellern erheblich, doch fehlen bisher grundlegende Untersuchungen über den tatsächlichen Bedarf an Makro- und Mikronährstoffen sowie organischen Ergänzungsstoffen im Lauf der verschiedenen Entwicklungsstadien. Vielfach scheinen für die Quellung des Samens und während der ersten Zellteilungen einfaches destilliertes Wasser mit oder ohne geringen Zusatz organischer Stoffe zu genügen. Erst nach Erscheinen der Protocorme ist dann gewöhnlich ein etwas nährstoffreicheres Milieu vorzuziehen. Es steht jedoch fest, daß die europäischen Orchideen bedeutend empfindlicher gegenüber Salzen sind als die tropischen; mehr als ein viertel Gramm je Liter sollte die Lösung im allgemeinen nicht enthalten. Ob man die Rezeptur nach KNUDSON oder eine andere Mineralstoffkombination wählt, scheint weniger ausschlaggebend für den Keimerfolg zu sein als die Beigabe bestimmter Substanzen organischer Herkunft. Als keimfördernd haben sich insbesondere Pepton (0,5–3 g/l) und Hefe (2–5 g/l) erwiesen; ferner Aminosäuren (speziell Glutaminsäure 50 mg/l), Caseinhydrolysat (1–5 g/l), Vitamine der B-Gruppe (vor allem Thiamin 5 mg/l, Niacin 5–10 mg/l und Biotin 0,1 mg/l) und Nucleinate (0,5 g/l). Seltener wird von einem fördernden Einfluß bestimmter Wachstumsregulatoren (Auxine, Cytokinine, Gibberelline) auf den Keimvorgang berichtet. Aktivkohle (2 g/l) hat vor allem für jene Arten größere Bedeutung, deren Keimlinge Substanzen ausscheiden, die das Nährmedium dunkel verfärben

und ein allmähliches Absterben der Pflanzen verursachen. Eine Zugabe von Spurenelementen scheint bei Verwendung von ungereinigtem Agar nicht unbedingt erforderlich zu sein, nur Eisen spielt nach HADLEY (1970) u. U. eine größere Rolle (für *Dactylorhiza purpurella* 5–10 mg/l). Bei der Zubereitung des Nährmediums sollte beachtet werden, daß die organischen Substanzen durch Hitzesterilisation z. T. an Wirksamkeit verlieren und besser gefiltert zugesetzt werden sollten.

Kulturbedingungen und Entwicklungsstadien

Die meisten europäischen Orchideen benötigen zur Anfangsentwicklung eine Dunkelperiode. Die Temperatur kann bei 20–25° C gehalten werden, doch gibt es auch Hinweise, daß für einige Gattungen (*Epipactis*, *Cypripedium*) niedrigere Wärmegrade – unter 10° C – günstiger sind. Die zumeist farblos bleibenden Protocorme erscheinen häufig sukzessive, nur bei besonders gut keimenden Arten mehr oder weniger gleichzeitig. Der Keimvorgang kann sich u. U. über mehrere Jahre hinziehen, auch wenn die ersten Protocorme schon nach 1–2 Monaten sichtbar werden. Am raschesten keimt gewöhnlich *Orchis morio*, aber auch manche *Dactylorhiza*-Arten, *Serapias* und *Ophrys* bilden sehr bald erkennbare Protocorme.

Die Dauer des Protocormstadiums ist je nach Art und Herkunft unterschiedlich, meistens setzt jedoch ziemlich frühzeitig die Sproßbildung ein, und die Aussaatgefäße müssen dann hell gestellt werden. Das Ergrünen des Sprosses und die Entfaltung des ersten Blattes ist teilweise temperaturabhängig. So verlangt nach BORRISS (1969) die Sproßentwicklung der *Dactylorhiza*-Arten im Herbst eine zehn- bis zwölfwöchige Kühlperiode bei 2–3° C. BURGEFF (1954) empfiehlt für *Orchis mascula* und *O. militaris* nach der Keimung eine Temperaturabsenkung auf 13–16° C. HADLEY (1970) setzte Keimlinge von *Dactylorhiza purpurella* vor der Blattentfaltung sechs bis acht Wochen einer Kältebehandlung von 3° C aus, ähnliches führt LINDÉN (1980) für *Gymnadenia conopsea* an.

Öfteres Übertragen der Sämlinge auf einen frischen Nährboden beschleunigt ihre Weiterentwicklung. Von einem bestimmten Stadium an scheint auch der Einsatz von Wachstumsregulatoren bzw. wuchsstoffhaltigen Naturprodukten (Indolylessigsäure, Kinetin, Kokosnußwasser, Bananenpulpe u. a.) bei manchen Arten einen fördernden Effekt zu haben, doch sind hier die Angaben noch zu widersprüchlich, um konkrete Empfehlungen zu geben.

Mit dem Transplantieren läßt sich in vielen Fällen eine Teilung der jungen Sämlinge verbinden, wodurch die Vermehrungsrate erheblich erhöht werden kann. Durch die Teilung wird die Bildung von Adventivsprossen angeregt, so daß ganze Sproßbündel entstehen, die immer wieder aufs neue abgetrennt werden können. Dieses Verfahren hat sich insbesondere bei *Cypripedien* bewährt (FAST 1974), da hier der Saataufgang relativ gering ist.

Weiterkultur der Sämlinge

Trotz vieler noch offener Fragen ist die in vitro-Keimung der europäischen Orchideen heute kein großes Problem mehr. Als sehr viel schwieriger hat sich die Weiterkultur der bewurzelten Sämlinge außerhalb des Glases erwiesen. Wenn sie aus dem sterilen Milieu herausgenommen und in natürliches Substrat umgesetzt werden, stockt gewöhnlich das Wachstum, und ein großer Teil der jungen Pflanzen geht durch Infektionen zugrunde. Als Voraussetzung für ein besseres Gedeihen sind nach den bisherigen Erkenntnissen anzusehen:

Die Wahl eines möglichst keimfrei bleibenden Substrats mit guter Wasser- und Luftführung
Optimale Klimagegestaltung durch hohe Luftfeuchtigkeit in Verbindung mit reichlichem Luftaustausch in kühl-temperierten Räumen

Wachstumsbeschleunigung und Resistenzhöhung durch Behandlung der Sämlinge mit stimulierenden bzw. fungizid wirkenden Substanzen (B-Vitamine, Wachstumsregulatoren, Chelate, Kräuterauszüge u. a.)

Dies sind natürlich nur einige der Punkte, die bei weiteren Untersuchungen geklärt werden müßten. Erst wenn es gelingt, die Jungpflanzen ohne größere Ausfälle und mit einem Minimum an Betreuung zu blühfähigen Exemplaren heranzuziehen, läßt sich die Kultur europäischer Orchideen in den Erwerbsgartenbau einführen und damit eine Anzucht in größerem Umfang erreichen.

Literatur:

- ALLENBERG, H.: Rhizomartige Keimentwicklung bei *Dactylorhiza maculata*. – Die Orchidee **26**: 17–18, 1975.
- ALLENBERG, H.: Notizen zur Keimung, Meristemkultur und Regeneration von Erdorchideen. – Die Orchidee **27**: 28–31, 1976.
- ARDITTI, J., I. D. MICHAUD & A. P. OLIVA: Practical germination of Northern American and related orchids – I – *Epipactis atrorubens*, *E. gigantea* and *E. helleborine*. – Amer. Orch. Soc. Bull. **51**: 162–171, 1982.
- ARDITTI, J., A. P. OLIVA & J. D. MICHAUD: Practical germination of Northern American and related orchids – II – *Goodyera oblongifolia* and *G. tessellata*. – Amer. Orch. Soc. Bull. **51**: 394–397, 1982.
- BORRISS, H. & ALBRECHT, L.: Rationelle Samenvermehrung und Anzucht europäischer Erdorchideen. – Gartenwelt **69**: 511–513, 1969.
- BURGEFF, H.: Samenkeimung und Kultur europäischer Erdorchideen. – G. Fischer, Stuttgart, 1954.
- CURTIS, J. T.: The germination of native orchid seeds. – Amer. Orch. Soc. Bull. **5**: 42–47, 1936.
- CURTIS, J. T.: Germination and seedling development in five species of *Cypripedium* L. – Amer. J. Bot. **30**: 199–205, 1943.
- DOWNIE, D. G.: On the germination and growth of *Goodyera repens*. – Trans. Proc. Bot. Soc. Edinb. **33**: 36–51, 1940.
- DOWNIE, D. G.: Notes on the germination of some British orchids. – Trans. Proc. Bot. Soc. Edinb. **33**: 94–103, 1941.
- DOWNIE, D. G.: Notes on the germination of *Goodyera repens* in fungal extract. – Trans. Proc. Bot. Soc. Edinb. **35**: 120–125, 1949.
- DOWNIE, D. G.: The germination of *Listera ovata*. – Trans. Proc. Bot. Soc. Edinb. **35**: 126–130, 1949.
- EIBERG, H.: Keimung europäischer Erdorchideen. – Die Orchidee **20**: 266–270, 1969.
- EILHARDT, K.: Einige Beobachtungen bei der asymbiotischen Aussaat von Orchideensamen. – Die Orchidee **31**: 183–185, 260, 1980.
- FAST, G.: Über eine Methode der kombinierten generativen-vegetativen Vermehrung von *Cypripedium calceolus* L. – Die Orchidee **25**: 125–129, 1974.
- FAST, G.: Über das Keimverhalten europäischer Erdorchideen bei asymbiotischer Aussaat. – Die Orchidee **29**: 270–274, 1978.
- FROSCH, W.: Asymbiotische Aussaat von *Orchis morio*. – Die Orchidee **31**: 123–124, 1980.
- FROSCH, W.: Beseitigung der durch die innere Hülle bedingten Keimhemmung bei europäischen Orchideen. – Die Orchidee **32**: 145–146, 1982.
- HAAS, N.: Erste Ergebnisse zur Samenkeimung von *Cypripedium reginae*. – Die Orchidee **24**: 247–249, 1973.
- HAAS, N.: Asymbiotische Vermehrung europäischer Erdorchideen; Teil I u. II. – Die Orchidee **28**: 27–31, 69–73, 1977.
- HADLEY, G.: The interaction of Kinetin, Auxin and other factors in the development of north temperate orchids. – New Phytol. **69**: 549–555, 1970.
- HADLEY, G. & HARVAIS, G.: The effect of certain growth substances on asymbiotic germination and development of *Orchis purpurella*. – New Phytol. **67**: 441–445, 1968.
- HARBECK, M.: Erfahrungen mit der Aussaat von *Orchis maculata* auf sterilem Nährboden. – Die Orchidee **12**: 67–70, 1961.
- HARBECK, M.: Einige Beobachtungen bei der Aussaat europäischer Erdorchideen auf sterilem Nährboden. – Die Orchidee **14**: 58–65, 1963.
- HARBECK, M.: Anzucht von *Orchis maculata* vom Samen bis zur Blüte. – Die Orchidee **15**: 57–61, 1964.
- HARVAIS, G.: The development and growth requirements of *Dactylorhiza purpurella* in asymbiotic cultures. – Canad. J. Bot. **50**: 1223–1229, 1972.
- HARVAIS, G.: Growth requirements and development of *Cypripedium reginae* in axenic culture. – Canad. J. Bot. **51**: 327–332, 1973.

- HARVAIS, G.: Notes on the biology of some native orchids of Thunder Bay, their endophytes and symbionts. – *Canad. J. Bot.* **52**: 451–460, 1974.
- HARVAIS, G.: Scientific notes on a *Cypripedium reginae* of northwestern Ontario, Canada. – *Amer. Orch. Soc. Bull.* **49**: 237–244, 1980.
- HARVAIS, G. & PEKKALA, D.: Vitamin production by a fungus symbiotic with orchids. – *Canad. J. Bot.* **53**: 156–163, 1975.
- LINDÉN, B.: Aseptic germination of seeds of northern terrestrial orchids. – *Ann. Bot. Fennici* **17**: 174–182, 1980.
- LUCKE, E.: Zur Samenkeimung mediterraner Ophrys. – *Die Orchidee* **22**: 62–65, 1971.
- LUCKE, E.: Erste Ergebnisse zur asymbiotischen Samenkeimung von *Himantoglossum hircinum*. – *Die Orchidee* **27**: 60–61, 1976.
- LUCKE, E.: Samenstruktur und Samenkeimung europäischer Orchideen nach Veyret sowie weitere Untersuchungen Teil I, II, III. – *Die Orchidee* **32**: 182–188, 1981; **33**: 8–16, 108–115, 1982.
- MEAD, J. W. & BULARD, C.: Vitamins and nitrogen requirements of *Orchis laxiflora*. – *New Phytol.* **83**: 129–136, 1979.
- MUIK, F.: Zur Vermehrung von *Cypripedium* aus Samen. – *Die Orchidee* **28**: 116–118, 1977.
- v. RAMIN, I.: Kräuterpräparate für Orchideensämlinge. – *Die Orchidee* **30**: 206, 1979.
- SEITZ, H. M.: Symbiotische Samenkeimung bei europäischen Orchideen. – Tagungsber. 8. Welt-Orch.Konf. 343–350, Frankfurt 1975.
- STOUTAMIRE, W. P.: Terrestrial orchid seedlings. Withner, C. L., *The orchids. Scientific studies.* – J. Wiley & Sons, New York, S. 101–128, 1974.
- VÖTH, W.: Asymbiotische Aussaat und Jungpflanzenentwicklung von *Orchis sancta*, *O. coriophora* ssp. *fragrans* und *O. x kallithea*. – *Gärtner.-bot. Brief* **45**: 1492–1499, 1975.
- VÖTH, W.: Aussaat und Kultur von *Serapias parviflora* und *S. orientalis*. – Tagungsber. 8. Welt-Orch.Konf. 351–358, Frankfurt 1975.

Dr. Gertrud Fast, Mozartstraße 2a, 8050 Freising

Asymbiotische Vermehrung von *Orchis morio* mit der ersten Blüte nach 23 Monaten

Der Rückgang unserer europäischen Orchideen geht unaufhaltsam weiter. Aus diesem Grund ist es ein Gebot der Stunde, sich mit der asymbiotischen Vermehrung dieser Pflanzen zu befassen.

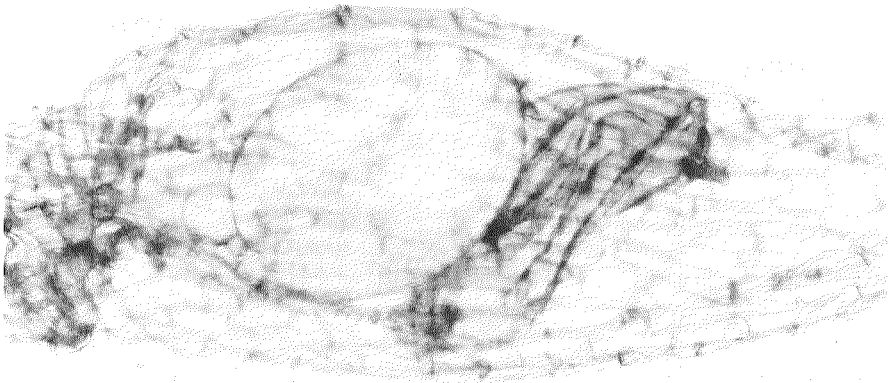
Am Beispiel von *Orchis morio* soll hier geschildert werden, durch welche Maßnahmen es gelang, 23 Monate nach der Aussaat 30 % der auspikierten Pflanzen zur Blüte zu bringen.

Voraussetzungen einer guten Keimung sind optimal entwickelte Samen. Mit zunehmender Reife des Samens degeneriert das innere Integument zu einer mehr oder weniger dichten Hülle, die den Embryo in vielen Fällen vollständig vom Nährmedium isoliert. In der Natur wird durch Mikroorganismen die innere Hülle angegriffen und dadurch die Keimung ermöglicht.

Die Keimhemmung tritt mit beginnender Braunfärbung der inneren Hülle auf. Aus diesem Grund sollte man den Samen kurz vorher (im Durchschnitt 6 Wochen nach der Bestäubung) aus der grünen Kapsel aussäen. Ist dies nicht möglich, so sollte man den Samen mit Natriumhypochlorit desinfizieren. Dadurch wird die innere Hülle permeabel und die Keimrate verbessert bzw. eine Keimung erst ermöglicht. Die Desinfektionszeit und die Konzentration der Lösung richtet sich nach der Stärke der inneren Hülle (Anhaltspunkt ist die Braunfärbung). Bei *Orchis morio* ergibt eine 0,5%ige Lösung bei 20 Min. Einwirkungsdauer sehr gute Ergebnisse.

Die Saugkraft der Orchideensamen durch die osmotisch wirksamen Stoffe ist relativ gering, deshalb sollte das Keimmedium einen geringen osmotischen Druck aufweisen. Um wenigstens

Abb. 1: Samen von *Orchis morio*. Durch Quetschen ist der farblose Embryo aus der braunen inneren Hülle gerutscht (Foto E. LUCKE).



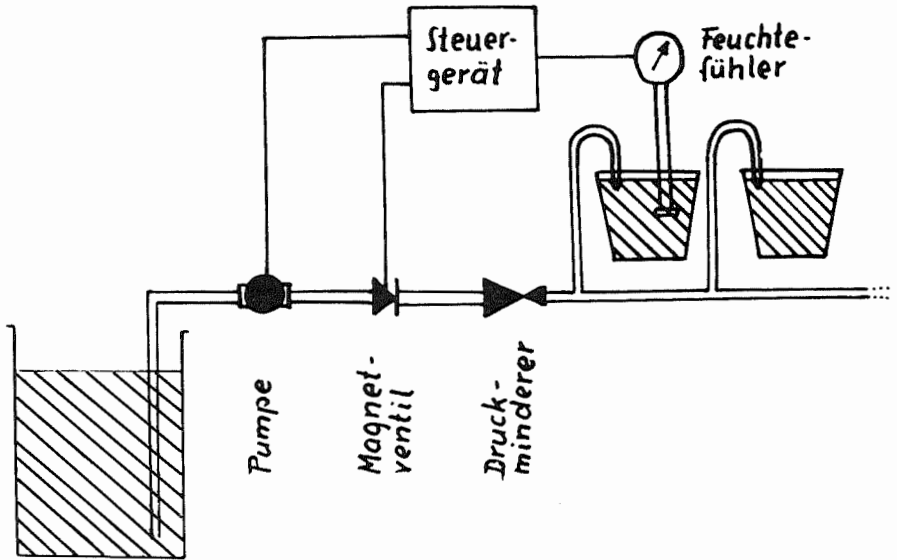
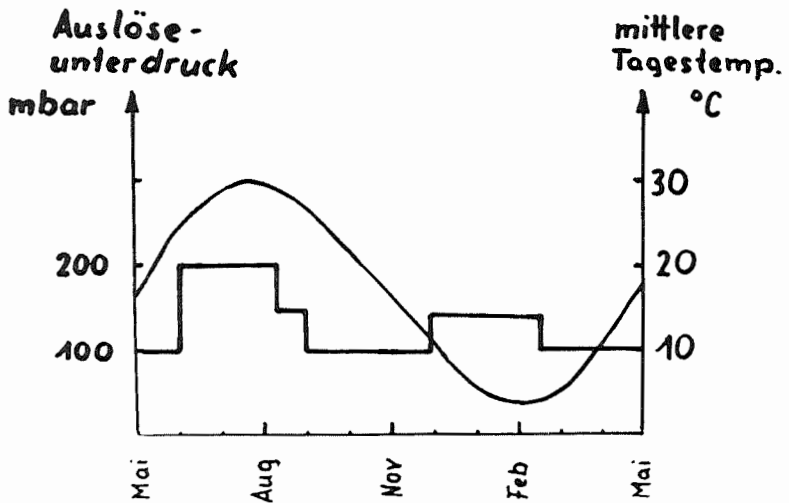


Abb. 2: Prinzip meiner Tröpfchenbewässerungsanlage.

Abb. 3: Auslöseunterdruck im jahreszeitlichen Rhythmus zur Steuerung der Gießanlage für Bewohner frischer Böden.



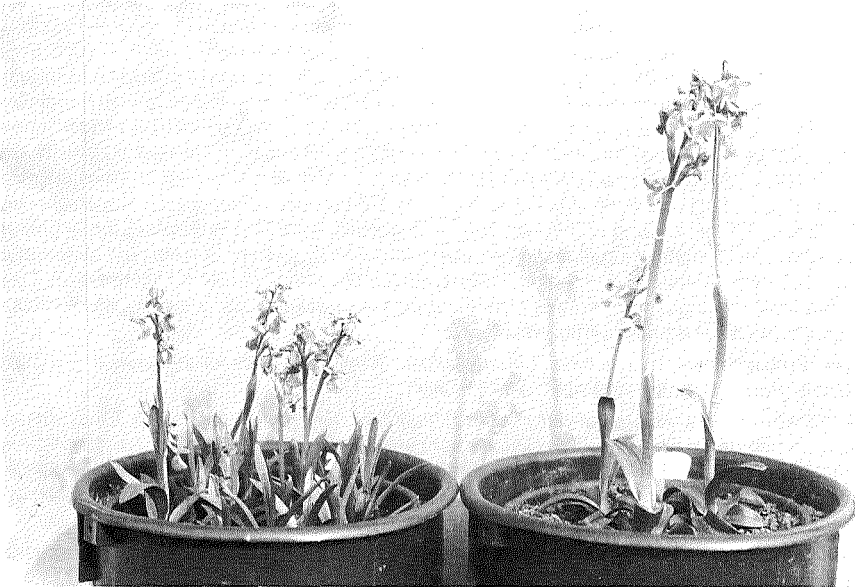


Abb. 4: Links die 23 Monate alten Jungpflanzen, rechts die Mutterpflanzen.

den Anteil, der auf Ionen zurückzuführen ist, überprüfen zu können, messe ich die Leitfähigkeit meiner Nährböden ($100 \mu\text{S} \triangleq 62,5 \text{ mg KCl/l}$). Ein Aussaatboden sollte möglichst $1000 \mu\text{S}$ nicht überschreiten. Gerade beim Zusatz organischer Stoffe vergeift man sich leicht in der Dosierung. Deshalb hier einige Werte:

Hefeextrakt	2 g/l \triangleq 500 μS
Pepton	4 g/l \triangleq 350 μS
Birkensaft	25 % \triangleq 320 μS
Ananassaft	10 % \triangleq 500 μS

Der pH-Wert ist auf 5,5 bis 6,0 einzustellen.

Die Aussaatgefäße werden dunkel bei einer Temperatur von 18° bis 20°C gelagert (höhere Temperaturen fördern die Polyphenolbildung).

Nach $1\frac{1}{2}$ Monaten haben die Protokorme einen Durchmesser von $\sim 1 \text{ mm}$ und müssen nun umgebettet werden. Damit erreicht man eine schnellere Entwicklung, eine geringere Polyphenolkonzentration und bei ammoniumreichen Böden ein nicht zu starkes Absinken des pH-Wertes (bei *Orchis morio* sank nach dreimonatiger Kultur bei $0,5 \text{ ccm}$ Nährboden pro Pflanze, die Leitfähigkeit von 2000 auf $600 \mu\text{S}$ und der pH-Wert von $5,8$ auf $4,5$).

Das Umbettungsmedium soll nun Wirkstoffzusätze enthalten, die auf Anregung der Zellteilung abgestimmt sind. Nach weiteren $1\frac{1}{2}$ Monaten wird ein letztes Mal umgebettet, jetzt aber auf ein Medium ohne cytokininhaltige Zusätze, um ein gutes Differenzieren der Protokorme zu erreichen. Die Kulturgefäße werden bis zum Erscheinen des ersten Blattes aus dem chlorophylllosen Scheidenblatt dunkel gehalten. Damit erreicht man einen langen Trieb. Dieser gestattet später ein tieferes Einpflanzen des Knöllchens und damit eine bessere Feuchtigkeitsversorgung der Jungpflanze.

Ende November haben die warmgehaltenen Pflanzen eine Blatt- und Wurzellänge von 1 bis 3 cm. Sie müssen jetzt kalt weiterkultiviert werden (natürlicher Rhythmus). Im Gewächshaus herrscht nun eine Luftfeuchtigkeit von 90 bis 100 % und eine Temperatur unter + 10°C (das Haus wird lediglich frostfrei gehalten). Ein Ventilator bewegt die Luft. Da die pflanzlichen Krankheitserreger und die tierischen Schädlinge für ihre Aktivitäten Wärme benötigen, ist bei dieser Kälte die ideale Zeit zum Auspikieren gekommen. Die Jungpflanzen werden durch einen Wasserstrahl von Agar gesäubert und in ein frisch gemischtes Substrat ohne leicht zersetzbare Humusbestandteile (Buchenlaub, Nadeln etc.) in 5-Ltr.-Kunststofftöpfe gepflanzt. Bis zum Frühling darf in der Blattrosette nie Wasser stehen. Als Gießwasser verwende ich Regenwasser, dem ständig 0,1 g/Ltr. handelsüblicher Dünger zugesetzt ist. Bis zum Einziehen der Blätter sollten die *Orchis morio*-Jungpflanzen hell aber nicht sonnig stehen. Die Maximaltemperatur sollte 20°C nicht übersteigen und die relative Luftfeuchtigkeit nicht unter 60 % absinken. Das Substrat im Wurzelbereich darf auch nicht kurzfristig austrocknen, da sonst die Wurzelhaare absterben und die Pflanzen zu früh einziehen.

Dieses Problem löse ich mit einer automatischen Tröpfchenbewässerungsanlage (Firmennachweis: Perrot-Regnerbau GmbH, D-7260 Calw).

Das Wesentliche der Anlage ist der Feuchtigkeitsfühler. Er arbeitet nach dem Tensiometerprinzip und ist damit nicht durch die Düngerkonzentration bzw. die Bodenzusammensetzung beeinflussbar. Der mit dem Gerät gemessene (und ablesbare) Unterdruck ist ein Maß für die benötigte Saugspannung der Wurzeln. Der das Gießen auslösende Unterdruck wird dem jahreszeitlichen Rhythmus der Pflanzen angepaßt.

Um ein Vernässen des Substrates im 5-l-Pflanzgefäß zu vermeiden, übernimmt ein Steuergerät in Verbindung mit einer Tropfdüse die Aufgabe, beim Gießen lediglich 20 ccm Wasser in den Topf tröpfeln zu lassen. Durch dieses System bleibt die Substratoberfläche recht trocken, in die Blattrosette gelangt kein Wasser und damit gibt es kein Faulen.

Das Ergebnis all dieser Maßnahmen ist in Abb. 4 zu sehen.

Literatur:

- VÖTH, W.: Asymbiotische Aussaat und Jungpflanzenentwicklung von *Orchis sancta*, *O. coriophora* ssp. *fragrans* und *O. x kallithea*. Gärtn. Bot. Br. **45**, 1975.
- FAST, G.: Über das Keimverhalten europäischer Erdorchideen bei asymbiotischer Aussaat. *Die Orchidee* **29**, 1978.
- HARVAIS, G.: Scientific Notes on a *Cypripedium reginae* of Northwestern Ontario, Canada. — *Amer. Orch. Soc. Bull.*, **49**, 1980.
- LINDÉN, B.: Aseptic germination of seeds of Northern Terrestrial orchids. — *Ann. Bot. Fennici* **17**, 174–182, 1980.
- LUCKE, E.: Samenstruktur und Samenkeimung europäischer Orchideen nach Veyret sowie weitere Untersuchungen. — *Die Orchidee*, **32**, 1981.

W. Frosch, Höhenweg 8, D-6072 Dreieich

Über zwei neue Methoden zur vegetativen Vermehrung von *Dactylorhiza fuchsii*

1. Überblick

Es werden zwei neue Methoden für die gezielte vegetative Vermehrung von *D. fuchsii* angegeben.

1.1. Bei kräftigen Pflanzen befinden sich an der Sproßbasis in den Blattachsen mehrere Adventivsprosse. Schon einige Wochen vor der Blüte beginnt an der Sproßbasis die Bildung einer neuen Knolle. Mit der Ausbildung dieses neuen Knollensprosses setzt für die Adventivsprosse in den Achseln der Blattsprosse eine Hemmwirkung ein, die deren Wachstum unterdrückt. Worauf dieser Mechanismus beruht, ist mir nicht bekannt. Diese Hemmwirkung läßt sich durch Entfernen des Blattsprosses der Mutterpflanze unterdrücken; es kommt zur vegetativen Vermehrung.

1.2. Der normale Ursprung der Knollenbildung liegt in den Achseln der abgestorbenen Niederblätter an der Peripherie der Blattsproßbasis. In der Regel setzt durch die Entwicklung der 1. Knolle auch eine Hemmwirkung für die Adventivsprosse an der Peripherie der Sproßbasis ein. Daß diese geringer ist als im Fall 1.1., davon zeugt die nicht so seltene Beobachtung von „Doppelpflanzen“. Die Hemmwirkung läßt sich durch Kultur in Substraten extremer Zusammensetzung unterdrücken; z. B. in Moorbeeterde oder auch in reinem Sphagnum.

2. Beobachtungen an natürlichen Standorten

An natürlichen Orchideen-Standorten beobachtet man mitunter Pflanzen-Horste, die sich nachweislich durch vegetative Vermehrung gebildet haben. Die Bilder der Farbtafel 5 zeigen typische Beispiele für solche Horstbildungen. Allen diesen Standorten ist gemeinsam, daß die Pflanzen konkurrenzarm stehen. Mitunter kann dieses die alleinige Ursache für eine vegetative Vermehrung sein. Es wurde jedoch beobachtet, daß als Folge mechanischer Verletzungen am Blattsproß eine starke vegetative Vermehrung ausgelöst wird. Die mechanischen Verletzungen können durch Boden-Deformationen infolge Vertritt (Beweidung) oder durch Fraß von Schnecken und anderen Bodentieren hervorgerufen werden. Beide Beobachtungen lassen sich für eine gezielte vegetative Vermehrung nutzen.

3. Gezielte vegetative Vermehrung durch teilweises Ausschneiden des Blattsprosses

Vor Vegetationsbeginn – z. B. bei *Dactylorhiza fuchsii* etwa Ende März – schneidet man mit einem angeschärften Mikrolöffel (zu beziehen bei der Fa. Bochem, Postfach 1228, D-6290 Weilberg/Lahn) den Blattsproß kegelförmig bis etwa 1–2 mm über der Blattbasis aus (Abb. 1). Dann unterbleibt die Ausbildung von Laubblättern. Der Schnitt muß außerdem so erfolgen, daß der Ansatz der sproßbürtigen Wurzeln nicht verletzt wird. Diese Operation bedarf einiges handwerklichen Geschicks. Um das Risiko von vornherein klein zu halten, sollte man sich durch einen Längsschnitt durch Sproß und Knolle Aufschluß über die Lage der Blattbasis verschaffen. (Beide Knollenhälften kann man weiterkultivieren und zur vegetativen Vermehrung nutzen.) In die Schnittfläche wird mit dem Mikrolöffel Kohlepulver eingedrückt. Bloßes Bestäuben reicht nicht aus, da das Pulver dann herausgewaschen wird, was zu Fäulnis führen kann. Die Kultur der Pflanzen kann – wie in Abb. 2 dargestellt – erfolgen oder auch in reinem Sphagnum.

Die weitere Entwicklung zeigen die Farbb. 28 bis 33. In meistens nur einer der Blattachsen entwickeln sich nach einigen Wochen zunächst zahnkammförmige Strukturen. Daraus bildet

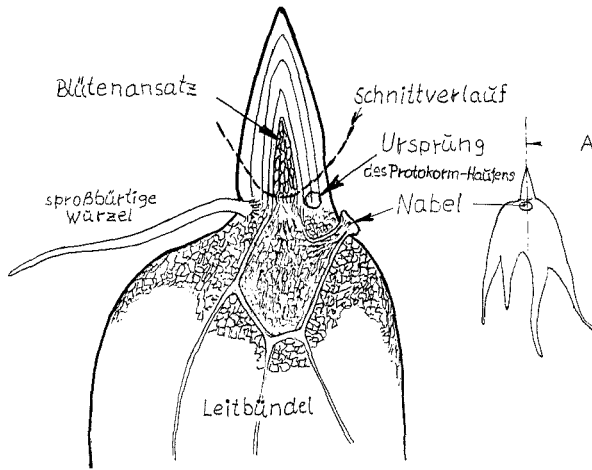
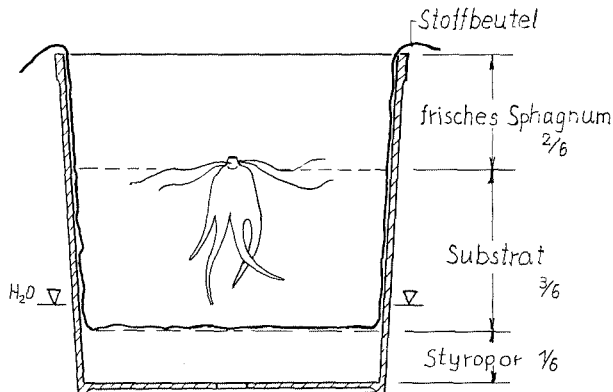


Abb. 1: Längsschnitt durch die Knolle mit Schnittverlauf.

sich ein Knollenhaufen, dessen Größe von der Stärke und Dauer der Nährstoffzufuhr abhängt. Nicht bei allen Knollen kommt es danach zur Sproßdifferenzierung.

Die Überlebenschance von Knollenhaufen, die sich auf diese Weise am natürlichen Standort gebildet haben, ist wahrscheinlich gering. Bei der Kultur dieser Pflanzen kann man jedoch das Risiko klein halten: Die Bildung der Knollenhaufen erfolgt nämlich einige Wochen nachdem sich an der Peripherie der Sproßbasis Knollen entwickelt haben (Farbabb. 28). Bei den untersuchten 5 Pflanzen zeigten sich jeweils 2 bis 4 Knollen. Entfernt man diese möglichst frühzeitig, aber in einer überlebensfähigen Größe, dann entwickeln sich aus dem Knollenhaufen überlebensfähige Pflanzen, weil mehr Nährstoffe zur Verfügung stehen. Eine geeignete Düngung wird von Vorteil sein.

Diese Methode wurde inzwischen von Hobby-Gärtnern bei *Cypripedium* mit sehr gutem Erfolg angewendet. Es ist anzunehmen, daß sie sich bei allen Rhizom-Orchideen anwenden läßt.



Plastiktopf 15 cm
Standort: Moorbeet, vollsonnig

Abb. 2: Weiterkultur der Knolle (vgl. Text).

4. Gezielte vegetative Vermehrung durch Kultur der Pflanzen in Substraten extremer Zusammensetzung

4.1. Beschreibung der Methode, Beobachtungen. Bei der Untersuchung des Wachstums von *Dactylorhiza fuchsii* in verschiedenen Substraten war die Vermehrungsrate aus der vegetativen Vermehrung erwartungsgemäß sehr unterschiedlich. Am natürlichen Standort bevorzugt diese Art dauerfeuchte, lehmige Böden. Vor etwa 3¹/₂ Jahren wurden 7 kräftige Pflanzen mit ca. 4 cm langen Blütenstielen ohne Erdballen von sandig-lehmiger Gartenerde in ein Moorbeet des Botanischen Gartens der Universität Kiel umgepflanzt. Nach etwa 3 Wochen welkten die Blütenansätze. Im folgenden Jahr zeigten sich 10 Blütenstiele und eine größere Zahl Jungpflanzen unmittelbar neben jeder Mutterpflanze. Im Frühjahr des darauf folgenden Jahres wurde eine Zählung der Pflanzen der stärksten Gruppe vorgenommen. Es waren 16 Exemplare (Farbabb. 32). Insgesamt hatten sich aus den ursprünglich 7 Pflanzen etwa 90 entwickelt (Farbabb. 33). Der Ursprung der Knollenbildung waren die Achseln der abgestorbenen Niederblätter an der Peripherie der Sproßbasis, also der Bereich, in dem sich normalerweise Knollen bilden. Die Beobachtung, daß sich bis zu 6 neue Knollen an einer Mutterpflanze bildeten, weist vielleicht darauf hin, daß diese sich nicht nur aus den Achseln der Niederblätter gebildet haben, sondern auch aus Meristemgewebe außerhalb der Blattachseln.

Diese hohe Vermehrungsrate wurde m. W. bisher noch nicht erzielt.

4.2. Beurteilbarkeit der Ursachen

Aus den bisher durchgeführten Untersuchungen kann noch kein kausaler Zusammenhang zwischen den Eigenschaften des Substrates und den auslösenden Faktoren für diese starke vegetative Vermehrung angegeben werden. Eine Bodenuntersuchung durch die Landwirtschaftliche Untersuchungs- und Forschungsanstalt Kiel (die freundlicherweise auch die Kosten übernahm) – siehe Tabelle – vergleicht die Böden vor (Gartenerde) und nach (Moorbeeterde) dem Umpflanzen. Aus dem Vergleich läßt sich lediglich entnehmen, daß diese Moorbeeterde extrem sauer und stickstoffreich, aber arm an Phosphor, Kalium und anderen Salzen ist.

Wichtig in diesem Zusammenhang könnte die Beobachtung sein, daß durch die Kultur von *Dactylorhiza fuchsii* in reinem, frischem Sphagnum eine etwa gleichgroße Vermehrungsrate erzielt wurde (bis zu 6 Knollen je Pflanze). Von anderer Seite wurde bestätigt, daß auch *Dactylorhiza sambucina* bei Sphagnum-Kultur eine hohe Vermehrungsrate zeigt. Sowohl Moorbeeterde als auch Sphagnum weisen nun im Vergleich zur Zusammensetzung des art-typischen Bodens für *Dactylorhiza* einen erheblich höheren Gehalt an Huminsäuren auf. Von dritter Seite wurde die Vermutung geäußert, daß dieses der auslösende Faktor sein könnte.

4.3. Reproduzierbarkeit der Ergebnisse

Diese ist für *Dactylorhiza fuchsii* m. E. ohne weiteres gegeben. Mit Sicherheit liegen jedoch noch keine optimalen Versuchsbedingungen vor. Wichtig scheinen mir folgende Beobachtungen zu sein:

Bodenuntersuchung, Proben vom 25. 8. 1981

	Gartenerde	Moorbeeterde
pH-Wert	6,6	3,4
P ₂ O ₅ mg/100 g	59	2
K ₂ O mg/100 g	11	2
Mg mg/100 g	18	13
N mg/100 g	1,1	3,4
Salzgehalt %	0,39	0,15

1. Die geeignete Umpflanzzeit liegt etwa 3 Wochen vor der Zeitspanne, in der sich am ursprünglichen Standort die neuen Knollen zu bilden beginnen, für *Dactylorhiza fuchsii* also etwa Ende März.
2. Die Feuchtigkeit des Substrates war höher und gleichmäßiger als am ursprünglichen Standort (siehe Herkunft des Versuchsmaterials); das Substrat war lockerer und damit durchlässiger. Ist es zu trocken, sinkt die Vermehrungsrate; bei zu großer Nässe und Dichte faulen die Wurzelspitzen.
3. Nach Abschluß des Wachstums (etwa Anfang September) sollten die Pflanzen wieder in ein Substrat gepflanzt werden, welches dem am natürlichen Standort der Art entspricht. Eine Dauerkultur in Moorbeeterde oder Sphagnum führte zu Ausfällen durch Fäulnis.

5. Übertragbarkeit beider Methoden auf andere *Dactylorhiza*-Arten bzw. andere Gattungen

Hierfür kommen bei weiteren Versuchen nur Arten infrage, für die über mehrere Jahre eine Kultur gelingt. Das sind in der Regel nur solche mit großer ökologischer Toleranz, also die weniger gefährdeten Arten.

Versuche mit basiphilen Arten in Moorbeeterde bzw. Sphagnum führten nur selten zu vegetativer Vermehrung. Da jedoch an deren natürlichen Standorten auch vegetative Vermehrungen auftreten – wenn auch weit seltener als bei *Dactylorhiza* – halte ich es für möglich, daß noch geeignete Substrate gefunden werden.

Es ist zu erwarten, daß noch weitere Methoden (vielleicht auch ernährungsphysiologische) für die gezielte vegetative Vermehrung gefunden werden.

Ich danke Herrn CARSTENS, Kiel-Wellsee, dafür, daß er für diese Versuche Pflanzenmaterial zur Verfügung stellte. In seinem Garten (Farbabb. 22) haben sich aus Einzelpflanzen durch natürliche vegetative Vermehrung Horste mit bis zu 80 Pflanzen entwickelt.

Literatur:

REINECKE, F.: Zur gezielten Vermehrung einheimischer Orchideen. Die Orchidee 33, 58–62, 1982.

F. Reinecke, Achterkamp 103, 2300 Kiel

Aussaaten von Orchideen auf verschiedenen Agar-Nährböden

Man hört und liest in letzter Zeit immer mehr von biologischen Pflanzenschutzmitteln und Düngern, insbesondere von Auszügen frischer oder getrockneter Pflanzen, die vor allem die Widerstandskraft gegen Befall von Insekten und Krankheiten fördern sollen. Was liegt für uns da näher als die Frage, ob hiermit nicht auch eine Hilfe bei der Aufzucht einheimischer Orchideen gegeben ist?

Nachdem sich ein Kräuterpräparat (siehe „Die Orchidee“ 30, S. 206, 1979) als Zusatz zu den Agar-Nährböden für tropische Orchideen als sehr förderlich gezeigt hatte – Sämlinge von *Bletilla*, Dendrobien, *Coelogyne*, *Laelia* u. a. wurden hiermit entschieden kräftiger und intensiver grün –, wurden auch Versuchsreihen bei europäischen Orchideen gemacht.

Zur Anwendung kamen verschiedene Böden: VÖTH NB I (der bei früheren Versuchen meist die besten Ergebnisse brachte), GS (amerikanischer Fertigboden in Dosen) mit NB I gemischt, sowie FAST F und FN mit Zusätzen von Kamillosan, Baldrianblütenextrakt, Kräuterpräparat, Schachtelhalmttee, Birkensaft, Möhrensaft oder Rebenblutungssaft, wobei nicht bei jeder Aussaat alles gleichzeitig verglichen werden konnte, da nie genügend Saat zur Verfügung stand und auch räumliche Grenzen bestanden.

Das Gemisch von GS und NB I zu gleichen Teilen hatte sich bei der Aussaat und beim Umbetten tropischer Orchideen sehr gut bewährt. Danach wurden auch einheimische Orchideen darauf ausgesät – mit sehr unterschiedlichem Erfolg! Fühlt sich hier eine Art besonders wohl, so zieht die nächste wieder andere Böden vor. So waren 9 Monate alte *Ophrys apifera* nach Aussaat und Umbetten auf GSNBI mit Kräuterzusatz sehr viel größer und kräftiger als ihre gleichaltrigen Geschwister auf F, FK, FN, FNE. Bei *Orchis morio* dagegen waren auf diesem Gemisch sehr viele Keimlinge abgestorben, während sie auf F und FN sehr gut standen.

Es scheint aber auch ein starker Zusammenhang zwischen Boden und Temperatur zu bestehen. *Dactylorhiza maculata* und *D. fuchsii* z. B. wuchsen auf GSNBIK sehr schnell, zeigten aber bald ein anomales Längenwachstum ohne Ausdifferenzierung von Trieb und Wurzel. Sie standen bei Temperaturen zwischen 20 und 25°C. Erst als sie in einen kühleren Raum mit 15–20°C kamen, wuchsen sie normal und waren weit stärker als auf NB I, F und FN. Auch *Orchis morio* sprachen bei niedrigeren Temperaturen besser auf diesen Boden an.

Nun zu den verschiedenen Zusätzen: Birkensaft hat sich ja schon oft als Zusatz bewährt. Er wurde aber von *Ophrys apifera* völlig abgelehnt. Ebenso starben die Protocorme von *O. apifera* auf Böden mit Kokosmilch sehr schnell ab. Sie wuchsen mit Abstand am besten bei Zusatz von Rebenblutungssaft. Kräuterpräparat war auch sehr gut für *O. apifera*, sie keimten aber etwas später.

Orchis morio keimte am schnellsten auf Böden mit Kokosmilch, war aber auch bei anderen Zugaben gut und zeigte keine großen Unterschiede. *Cypripedium calceolus* keimte und wuchs am besten auf GSNBI mit Möhrensaft. Allerdings war hier nur eine Flasche so sehr viel besser als andere Böden. Zwei andere Flaschen mit gleichem Boden und Samen hatten gar keine Keimungen.

Cypripedium parviflorum war 3 Monate nach der Aussaat auf FNK und FNB sehr gut gekeimt, auf FN weit weniger, auf FN mit Schachtelhalmttee und GSNBI gar nicht.

Dactylorhiza incarnata war am stärksten auf GSNBI mit Baldrianblütenextrakt sowie auf FN mit Schachtelhalm und FN mit Möhrensaft. Auf FN mit Baldrian war nichts gekeimt, auf FN nur wenig.

Unterschiedliches Wachstum der Arten auf verschiedenen Nährböden

Nährböden Zusätze	GS NB I					NB I					F					FN									
	K	C	R	B	M	Ba	K	C	R	B	Ba	Ka	B	Ba	K	Ka	M	E	E	M	B	Ba	K	Ka	
<i>Cypripedium calceolus</i>	1		1			1!																			
<i>Cypripedium parviflorum</i>	0					0													4	0		1		1	
<i>Barlia longibracteata</i>	2																		4		0	4	0		
<i>Dactylorhiza incarnata</i>						1!													2	1!	1!		0	1	1
<i>Himantoglossum hircinum</i>												2													
<i>Ophrys apifera</i>	1						2	3	1!	0			1												
<i>Ophrys bertolonii</i>																			2	0	2		1	1!	
<i>Ophrys speculum</i>																			2		1	1	2		
<i>Orchis morio</i>	1	1					1	1	1	1	1														
<i>Orchis papilionacea</i>	1	2-4					4																		
<i>Orchis coriophora</i>																			2			2	2	1	
<i>Serapias cordigera</i>		3					2																		

K = Kräutersubstrat 10 g/l
 C = Kokosnußmilch 100 g/l
 R = Rebenblutungssaft 100 g/l
 B = Birkenensaft 100 g/l
 M = Möhrensaft 100 g/l
 Ba = Baldrianblütenextrakt 3 Tropfen/l
 Ka = Kamillolan 10 Tropfen/l
 E = Equisetumtee (Schachtelhalm) 100 g/l

1! = weitaus besser als auf anderen Nährböden
 1 = sehr gut
 2 = gut
 3 = wenig Keimungen
 4 = nur vereinzelte Keimungen
 0 = keinerlei Keimung

Hauptziel dieser Versuche ist es, herauszufinden, ob man mit diesen Naturprodukten den Sämlingen von Anfang an Stoffe mitgeben kann, mit denen sie die schwierige Phase des Auspikiens in Erde besser überstehen. *Orchis morio* und *Dactylorhiza maculata* scheinen 4 Monate nach dem Auspikieren besser zu stehen, wenn sie in frühester Jugend Kräuterzusätze im Nährboden hatten. Endgültiges läßt sich darüber erst nach dem Winter sagen.

I. v. Ramin, Heilmannstraße 52, 6000 Frankfurt 50

Dr. Pieter Vermeulen †

Am 25. November 1981, wenige Wochen nach der letzten Wuppertaler Orchideentagung, verstarb mit Pieter VERMEULEN einer der wohl besten Kenner europäischer Orchideen im 83. Lebensjahr (geb. 28. 8. 1899). Sein Biologie-Studium absolvierte er in Amsterdam, am dortigen Botanischen Laboratorium wurde er auch Assistent. Gleichzeitig war er Biologielehrer am



Gymnasium in Doetinchen und an der Handelsschule in Wageningen. Diese Doppelbelastung bedingte, daß er erst 1935 promovieren konnte. Seine allerdings erst 1947 publizierte Dissertation „Studies on Dactylorchis“ ist über die Grenzen seines engeren Fachgebietes hinaus bekannt geworden und hatte maßgeblichen Einfluß auf die weitere systematische und taxonomische Behandlung der ehemaligen Großgattung *Orchis*, auch wenn späterhin der von VERMEULEN zutage geförderte Name *Dactylorchis* der heutigen korrekten Bezeichnung *Dactylorhiza* weichen mußte. Über das für viele zunächst ungewohnte Hauptergebnis der Teilung von *Orchis* in die beiden Gattungen *Orchis* i.e.S. und *Dactylorchis* hinweg hat der Autor sich überaus verdienstvoll mit den recht schwierigen nomenklatorischen Problemen insbesondere der mitteleuropäischen Arten beschäftigt und Lösungen erbracht. In den künftigen Jahren befaßte er sich auch mit vielen anderen Orchideengattungen, seine beiden wichtigsten Arbeiten waren die Orchideenbearbeitung im Rahmen der „Flora Neerlandica“ (1958) und

seine mutige Arbeit „The system of the Orchidales“ (1966), wobei die letztere wegweisende Gedanken zur Großgliederung der Orchideen enthielt, die allerdings nicht un widersprochen blieben. Für den weiteren Ausblick auf die Orchideen kam ihm sicher auch sein 1956 erhaltenes Stipendium zugute, das ihm ermöglichte, ein halbes Jahr in Indonesien zu arbeiten. Bei dieser Gelegenheit lernte er auch kürzer den Himalaya sowie Bali, Sumatra und Australien kennen. Sein großes Wissen um die Orchideen führte dazu, daß er 1949 das Amt eines Schriftführers der niederländischen Zeitschrift „Orchideeën“ übernahm, er behielt es bis 1977 bei. Seit 1971 ist er Ehrenmitglied der „Nederlandse Orchideeën-Vereeniging“. Die Wertschätzung seiner wissenschaftlichen Arbeit über den fachlichen Rahmen hinaus gab sich auch darin kund, daß man ihn anlässlich seines 80. Geburtstages zum „Ridder in de Orde van Oranje Nassau“ ernannte.

In Deutschland hatte VERMEULEN zahlreiche Orchideenfreunde. Er war stets Gast, aktiver Teilnehmer und Redner bei den Wuppertaler Orchideentagungen, an der letzten freilich konnte er zu seinem großen Bedauern aus gesundheitlichen Gründen nicht mehr teilnehmen. Wer seine Vorträge gehört hat oder sie jetzt noch einmal nachliest, der spürt, wie sehr es ihm stets um den weiteren Horizont auch beim enger gestellten Generalthema ging. Als Diskussionsredner war er nicht bei allen beliebt. Das hängt mit seiner unbestechlichen und freimütig geäußerten Kritik zusammen, die aber stets der Sache galt und nie die Person meinte. Wer ihn persönlich kennenlernte, der fand in ihm bald den Wissenschaftler, der auch über den fachlichen Rahmen hinaus nett, spaßig und geistreich zu plaudern verstand. Die Wuppertaler Gemeinde verliert mit ihm einen lebenswürdigen Menschen und einen hervorragenden Fachmann.

M. J. Greidanus / W. Wiefelspütz / K. Senghas





Abb. 1



Abb. 2



Abb. 3



Abb. 4



Abb. 5



Abb. 6

Abb. 7

Abb. 8

Abb. 9



Ophrys tarentina: Abb. 1, 2 Cerchiara, 24. 4. 1973 – Abb. 3 Móttola, 12. 4. 1974 – Abb. 5 Blüte mit *Osmia tricornis*, Ostuni, 5. 4. 1981

Ophrys bertolonii x *tarentina*: Abb. 4 Ceglie, 19. 4. 1973

Ophrys tarentina x *tenthredinifera*: Abb. 6 Martina Franca, 22. 4. 1981

Ophrys biancae: Abb. 7, 8, 9 Ferla, 11. 4. 1976

(Fotos: REINHARD & GÖLZ;
Abb. 6: KALTEISEN)



Abb. 10: Blüten der *Ophrys fusca* agg. aus der Umgebung von Alhaurin de la Torre, Sierra de Mijas, Südspanien. Von links nach rechts, obere Reihe: *O. atlantica*, *O. fusca* (großblütig) (2 Blüten), *O. fusca* (kleinblütig) (2 Blüten). Untere Reihe: Variationsreihe (5 Blüten) von *O. omegaifera*. (Foto: GACK)



Abb. 11: Pseudokopulation von *Anthophora atroalba* ♂ (*Anthophoridae*) auf *Ophrys omegaifera* ssp. *dyris*. Man sieht gut die am Hinterleibsende anklebenden 5 oder mehr Pollinien, die anzeigen, daß dieses ♂ bereits mindestens drei Blüten vorher besucht hatte. (Foto: PAULUS)

Legenden zu Farbtafel 3:

Abb. 14: *E. spec. nov.*, Biotop (Foto: ROBATSCH)

Abb. 15: *E. spec. nov.*, Habitus (Foto: ROBATSCH)

Abb. 16: *E. spec. nov.*, reduziertes Klinandrium und Antherenherstellung (Foto: ROBATSCH)

Abb. 17: *Calypso bulbosa* (Foto: RÜCKBRODT)

Abb. 12: Pseudokopulation von *Chalicodoma parietina* ♂ (*Megachilidae*) auf *Ophrys atlantica*. (Foto: PAULUS)



Abb. 13: Pseudokopulation von *Eucera barbiventris* ♂ auf *Ophrys scolopax*. (Foto: PAULUS)





Abb. 14



Abb. 15



Abb. 16



Abb. 17



Abb. 19: *Ophrys ciliata* (Foto: DANESCH)
Abb. 18: *Barlia metlesicsiana* (Foto: TESCHNER)



Abb. 20: *Ophrys regis-ferdinandii* (Foto: WALDMANN)



Abb. 21: *Ophrys vernixia* (Foto: DANESCH)



Abb. 22



Abb. 25



Abb. 23



Abb. 26



Abb. 24

Abb.-Legenden
siehe Farbtafel 6

Abb. 27





Abb. 28: Zahnförmiger Kamm zwischen der 2. und 3. Laubblatt-Basis. (An der Peripherie der Sproßbasis haben sich 3 Knollen gebildet.)



Abb. 31: Knollenhaufen von *Orchis militaris*; mit Stolonen.



Abb. 29: Knollenhaufen von *Dactylorhiza fuchsii* mit teilweiser Sproß- und Wurzel-Differenzierung.



Abb. 32: Aus der kräftigsten Pflanze entwickelten sich nach 2 Jahren 16 Exemplare.

Abb. 30: Knollenhaufen von *Dactylorhiza fuchsii*; etwa 3 Monate alt.

Abb. 33: Aus ursprünglich 7 Pflanzen entwickelten sich nach 2 Jahren ca. 90 Exemplare.



Legenden zu Farbtafel 5:

Abb. 22: Vegetative Vermehrung von *Dactylorhiza fuchsii* im Hausgarten, ca. 80 Einzelpflanzen.

Abb. 23: *Orchis mascula*/Öland.

Abb. 24: *Dactylorhiza sambucina*/Öland.

Abb. 25: *Orchis mascula*/Öland.

Abb. 26: *Orchis mascula*/Öland.

Abb. 27: *Orchis purpurea*/Mön.

(Fotos: REINECKE [22], [28–33]; SIEVERT [23–27])