

Jahresberichte
des Natur-
wissenschaftlichen
Vereins
in Wuppertal

Heft

23

Wuppertal 1970





Abb. 1: *E. helleborine* (Wiefelspütz)



Abb. 2: *E. purpurata* (Wiefelspütz)



Abb. 3: *E. atrovirens* (Wiefelspütz)



Abb. 4: *E. palustris* (Wiefelspütz)

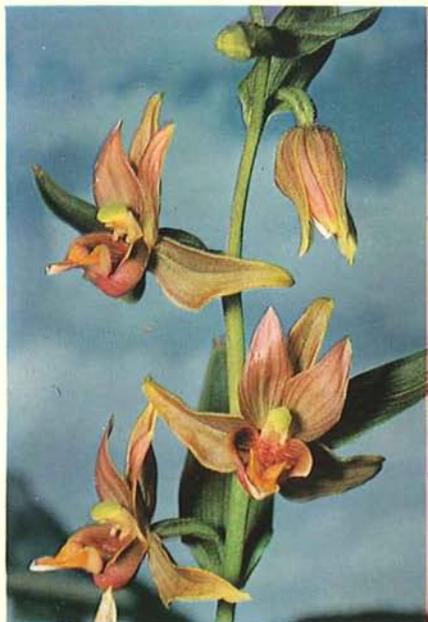


Abb. 5: *E. gigantea*, Bot. Garten Hannover
(Wiefelspütz)



Abb. 6: *E. palustris*, Kaiserstuhl (Sundermann)

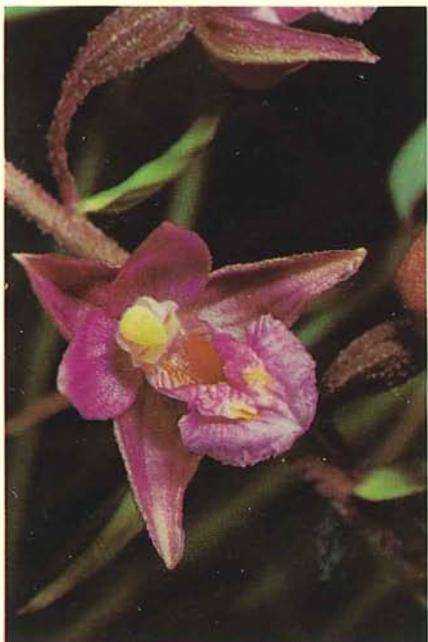


Abb. 7: *E. x pupplingensis*, Typus, Pupplinger Au
(Bell)



Abb. 8: *E. atrorubens*, Allgäu (Jansen)



Abb. 9: *E. belleborine*, Westfalen (Wiefelspütz)



Abb. 10: *E. leptodila*, Insel Moen (Wiefelspütz)

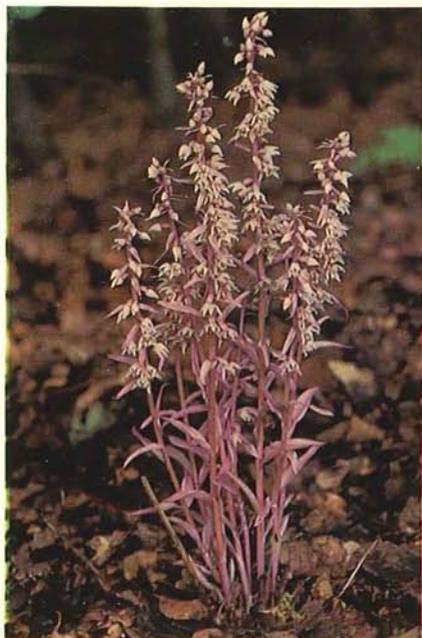


Abb. 11: *E. purpurata* lus. *evdneri*, Rhoden, Nordhessen (Wiefelspütz)



Abb. 12: *E. purpurata*, Freudenstadt/Schw. (Rasbach)

Probleme der Orchideengattung *Epipactis*

Titelbild: *Epipactis helleborine* (Foto: Sundermann)

Jahresberichte
des Naturwissenschaftlichen Vereins
in Wuppertal

23. Heft

Probleme
der Orchideengattung Epipactis

Herausgegeben von
Karlheinz Senghas
und
Hans Sundermann

Wuppertal 1970

Herausgegeben am 30. Mai

Dieses Heft stellt den erweiterten Bericht über die „3. Wuppertaler Orchideen-Tagung“ und damit die Fortsetzung von Heft 19 der Jahresberichte „Probleme der Orchideengattung Ophrys“ (1964) und von Heft 21/22 „Probleme der Orchideengattung Dactylorhiza“ (1968) dar.

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

Inhaltsverzeichnis

Vorwort (H. Sundermann)	5
Programm der 3. Wuppertaler Orchideen-Tagung am 16./17. Nov. 1968	6
Liste der Tagungsteilnehmer	7
Oberbürgermeister H. Herberths: Begrüßungsansprache	10
DOG-Präsident W. Haber: Begrüßungsansprache	12
P. Vermeulen: Das System der Orchideen*)	14
K. Senghas: Übersicht zur Systematik und Taxonomie der Gattung <i>Epipactis</i> *)	26
W. Wiefelspütz: Zur Verbreitung der europäischen allogamen <i>Epipactis</i> -Arten	38
D. P. Young: Bestimmung und Verbreitung der autogamen <i>Epipactis</i> -Arten*)	43
W. Wiefelspütz: Über die Blütenbiologie der Gattung <i>Epipactis</i> *)	53
P. Vermeulen: Das Rostellum bei <i>Epipactis</i> *)	70
R. v. Soó: Die <i>Epipactis</i> -Taxa der pannonischen und karpatischen Flora und ihre soziologische Rolle*)	75
O. Potůček: Die <i>Epipactis</i> -Arten der ČSSR*)	83
J. Holub: Notiz über das Vorkommen von autogamen <i>Epipactis</i> -Arten in der Tschechoslowakei	86
L. Reichling: Die Gattung <i>Epipactis</i> in Luxemburg*)	88
A. u. Ch. Nieschalk: Autogame <i>Epipactis</i> -Arten in Nordhessen*)	98
S. Künkele: Bemerkungen zu den autogamen <i>Epipactis</i> -Sippen in Württemberg	104
D. P. Young: Notiz über einige südwestasiatische <i>Epipactis</i> -Arten	106
O. J. Wildhaber: Beitrag zur Karpologie von <i>Epipactis</i> -Arten*)	109
K. P. Bell: <i>Epipactis</i> × <i>pupplingensis</i> nov. hybr.*)	114
W. Wiefelspütz: Über eine Blütenanomalie bei <i>Epipactis helleborine</i>	117
G. Remmel: Ungewöhnliche <i>Epipactis</i> -Formen auf der Halde eines alten Erzbergwerkes im Siegerland	119
D. P. Young: Bestimmungsschlüssel der europäischen <i>Epipactis</i> -Arten	123
Bibliographia <i>Epipactidis</i> (K. Senghas)	125

Anmerkung: Den mit *) gekennzeichneten Aufsätzen liegen Vorträge zugrunde, die auf der Arbeitstagung des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal und der Deutschen Orchideen-Gesellschaft „Über die Probleme der Orchideengattung *Epipactis*“ am 16./17. November 1968 in Wuppertal gehalten wurden.

Im Text bedeuten die in Klammern kursiv gesetzten Zahlen Hinweise auf das gemeinsame Literaturverzeichnis S. 125. Die farbigen Abbildungen sind fortlaufend numeriert und im Text mit 1—12 zitiert. Alle Zeichnungen und Fotos im Text werden als „Fig.“ (1—86) bezeichnet.

Vorwort

Am 16. und 17. November 1968 fand die 3., „Wuppertaler Orchideen-Tagung“ statt. Sie war der Gattung *Epipactis* gewidmet, der von den meisten Floristen bisher wenig Beachtung geschenkt wurde. Deshalb ist es um so erstaunlicher, daß sich etwa 100 Teilnehmer aus 10 europäischen Ländern in Wuppertal einfanden.

Besonders interessante Aspekte bietet die Blütenbiologie dieser Gattung. Im Zusammenhang damit steht auch die problematische Taxonomie der *Helleborine*-Gruppe, also derjenigen Sippen, die teilweise als Subspezies oder Varietäten der *Epipactis helleborine* betrachtet werden. Besonders durch die Arbeiten von D. P. YOUNG ist diese Fragestellung seit 1948 wieder aufgenommen worden.

Diese Zusammenstellung kann als eine kleine Monographie der *Epipactis*-Arten aus Europa und dem Mittelmeergebiet angesehen werden, wobei systematische, ökologische und geobotanische Gesichtspunkte gleichrangig behandelt wurden. Es ist das besondere Verdienst von K. SENGHAS, die Beiträge in diesem Heft wiederum zu einem einheitlichen Guß geformt zu haben. Trotz der Unterbrechung seiner Arbeit durch eine mehrmonatige Forschungsreise nach Madagaskar hat er sogleich nach seiner Rückkehr mit der Koordinierung der einzelnen Aufsätze und der Zusammenstellung des Literaturverzeichnisses begonnen, wofür ihm unser ganz besonderer Dank gebührt.

Wir danken allen Autoren für ihre Beiträge und vor allem dem früheren Präsidenten der Deutschen Orchideen-Gesellschaft, Herrn Prof. Dr. W. HABER, unter dessen Schirmherrschaft die inzwischen fast traditionellen „Wuppertaler Orchideen-Tagungen“ entstanden sind. Ebenso müssen wir der Stadtverwaltung Wuppertal unseren herzlichen Dank sagen, weil sie nicht nur die Durchführung der Tagung unterstützt hat, sondern ebenso für Herausgabe der „Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins in Wuppertal“ einen finanziellen Beitrag zur Verfügung stellt. Dies gilt auch für den Landschaftsverband Rheinland, ohne dessen Hilfe die Veröffentlichung der vorangegangenen Berichte (*Ophrys* 1964 und *Dactylorhiza* 1968) nicht möglich gewesen wäre.

Um den Rahmen der Tagung darzustellen, sind in diesem Bericht auch die Begrüßungsansprachen des Oberbürgermeisters und des Präsidenten der DOG wiedergegeben. Ebenso sind eine Teilnehmerliste sowie einige Aufnahmen (teilweise noch von der *Dactylorhiza*-Tagung) in dieses Heft aufgenommen worden. — Die Abbildungen sind größtenteils von Farbdiapositiven hergestellt. Da aus Gründen der Sparsamkeit die meisten Bilder auf Schwarzweiß umkopiert werden mußten, leidet darunter die Abbildungsqualität. Es ist zu empfehlen, bei Aufnahmen, die für künftige Veröffentlichungen gedacht sind, außer dem Farb-Dia direkt ein Foto auf Schwarzweiß-Film herzustellen.

Für November 1971 ist eine Tagung mit dem Thema „Probleme der Gattung *Orchis*“ geplant. Hier sollen auch neuere Erkenntnisse aus dem Bereich der früheren Themenkreise behandelt werden.

Prof. Dr. H. Sundermann, Naturwissenschaftliches und Stadthistorisches Museum,
56 Wuppertal-Elberfeld, Friedrich-Ebert-Straße 27

Programm der 3. Wuppertaler Orchideen-Tagung am 16. und 17. November 1968

Sonnabend, den 16. November

14.00 Uhr: Eröffnung der Tagung durch Oberbürgermeister H. Herberts, Wuppertal, und den Präsidenten der Deutschen Orchideen-Gesellschaft, Prof. Dr. W. Haber, Freising

Dr. P. Vermeulen, Amsterdam Das System der Orchideen
Dr. K. Senghas, Heidelberg Übersicht zur Systematik der Gattung
Epipactis

Diskussion

Dr. P. Young, Die Verbreitung der autogamen *Epipactis*-
Sanderstead/England Arten und ihre Bestimmung
Dr. W. Wiefelspütz, Iserlohn Blütenbiologie der *Epipactis*-Arten
Ch. Nieschalk, Korbach Autogame *Epipactis*-Arten in Hessen

Diskussion

Gemeinsames Abendessen

Sonntag, den 17. November

9.00 Uhr: Dr. P. Vermeulen Das Rostellum bei *Epipactis*
Dr. P. Young Über *Epipactis viridiflora*
Prof. L. Reichling, Über *Epipactis muelleri* in Luxemburg
Luxemburg
F. Kahl, Kiel Über die Verbreitung von *Epipactis purpurata*

Diskussion

O. Potůček, *Epipactis*-Arten der ČSSR
Sladkovičovo/ČSSR
Dr. W. Wiefelspütz Zur Verbreitung und Ökologie der *Epipactis*-
Arten.
Mit folgenden Beiträgen der Tagungs-Teil-
nehmer:
L. Reichling Zur Ökologie der *Epipactis*-Arten in
Luxemburg
O. Wildhaber, Zürich Ein Beitrag zur Karpologie der *Epipactis*-Arten
Dr. S. Künkele, Stuttgart Verbreitung der *Epipactis*-Arten in Baden-
Württemberg
J. Landwehr, Über eine abweichende *Epipactis helleborine*
Amstelveen/Holland in Portugal
G. Wolowski, Essen Vollmykotrophie auch bei *Epipactis helleborine*
E. Garnweidner, München Über den Bastard *Epipactis palustris* × *atro-*
rubens (entdeckt von K. P. Bell, Bamberg)

Mittagspause

15.00 Uhr: Prof. Dr. R. v. Soó,
Budapest

Die *Epipactis*-Sippen der pannonischen und
karpatischen Flora

Diskussion

O. Danesch,
Vomp/Österreich
Prof. Dr. H. Sundermann,
Wuppertal

Über Neufunde bei der Gattung *Ophrys*

Orchideen im Vorderen Orient
(Zypern — Libanon — Türkei)

Liste der Teilnehmer an der 3. Wuppertaler Orchideen-Tagung am 16. und 17. November 1968

(Die Liste ist wegen fehlender Eintragungen nicht vollständig.)

1. Bartosch, Siegfried, 5 Köln-Bickendorf
2. Becker, Alfred, 56 Wuppertal-Elberfeld
3. Becker, Gerhard, 56 Wuppertal
4. Bernuth, Fritz, 56 Wuppertal-Elberfeld
5. Bickerich, Dr. Helene, 56 Wuppertal-Barmen
6. Blaschke, Dr.-Ing. Franz, 581 Witten-Annen
7. Bölling, Walter, 46 Dortmund-Lücklemborg
8. Born, Dr. Hans, 46 Dortmund-Hörde
9. Bruck, Georg van den, 56 Wuppertal-Elberfeld
10. Busse, Gertrud, 6689 Merchweiler/Saar
11. Butzin, Dr. Friedhelm, 1 Berlin 33
12. Danesch, Othmar, A 6134 Vomp/Tirol



Prof. Dr. v. Soó



G. Wolowski, Dr. R. Gumprecht, O. Danesch
(v. links)



Dr. K. Senghas, O. Porůček, Prof. Dr. H. Sundermann (v. links)

13. Demeler, Dr., 56 Wuppertal-Elberfeld
14. Diekjobst, Dr. Herbert, 586 Iserlohn
15. Errulat, Wilhelm, 462 Castrop-Rauxel
16. Foerster, Dr. Ekkehard, 419 Kleve-Kellen
17. Garnweidner, Edmund, 8 München 90
18. Gädtner, Prof. Dr. H., 23 Kiel
19. Gerner, Frido, 3051 Horst
20. Gierhardt, Friedrich, 56 Wuppertal-Elberfeld
21. Haber, Prof. Dr. Wolfgang, 805 Freising-Weihenstephan
22. Haberer, Martin, 44 Angelmodde
23. Haeupler, Hennig, 3201 Ochtersum
24. Hahn, Brigitte, 56 Wuppertal-Elberfeld
25. Hartmann, Hans, 28 Bremen 20
26. Hauser, Herbert, 7253 Renningen
27. Hestermann, Hildegard, 58 Hagen
28. Hillig, Folker, 56 Wuppertal-Elberfeld
29. Hoffmann, Helmut, 56 Wuppertal-Elberfeld
30. Horstmann, Dr. H., 56 Wuppertal-Vohwinkel
31. Jans, A., Mecheln/Belgien
32. Jansen, Hans, 43 Essen-Rüttenscheid
33. Jonischkies, Kurt, 4 Düsseldorf
34. Jung, Dr. med. E., 287 Delmenhorst
35. Kadan, Dr. Helmuth, Dipl.-Ing., Wien
36. Kahl, Friedrich, 23 Kiel 14
37. Karg, Christian, 56 Wuppertal-Küllenhahn
38. Keller, Rosa, 56 Wuppertal-Elberfeld
39. Koch, Dr. med. Josef, 56 Wuppertal-Barmen
40. Künkele, Dr. Siegfried, 7016 Gerlingen



Dr. G. Schulze, Dr. K. Senghas, Dr. P. Vermeulen, A. u. Ch. Nieschalk (v. links)

41. Landwehr, J., Amstelveen/Nederland
42. Lehmann, Dr. med. H., 56 Wuppertal-Barmen
43. Leonhards, Dr. W., 5657 Haan
44. Lewejohann, Klaus, 34 Göttingen
45. Liebertz, Josef, 5201 Kohlkaul
46. Löwer, Christel, 56 Wuppertal-Barmen
47. Lukas, Ida, 56 Wuppertal
48. Masius, Dr. N., Metz/Frankreich
49. Meßthaler, Isabell, 56 Wuppertal-Elberfeld
50. Möller, Otto, 3 Hannover
51. Neubauer, Dr., 62 Wiesbaden
52. Nieschalk, Albert, 354 Korbach
53. Nieschalk, Charlotte, 354 Korbach
54. Offe, Dr. H. A., 56 Wuppertal-Elberfeld
55. Oldenburg, R., 4172 Straelen
56. Opitz, Dr. med. Heinz, 874 Bad Neustadt/Saale
57. Pasche, Erich, 56 Wuppertal-Elberfeld
58. Pieper, Wilfried, 56 Wuppertal-Barmen
59. Potůček, Oldrich, Dipl.-Biol., Sladkovičovo/ČSSR
60. Rechenberger, Wolfgang, 4 Düsseldorf
61. Reichling, Prof. Leopold, Luxemburg
62. Rodewald, Franz, 492 Lemgo
63. Rube, Dr. med. G., 644 Bebra
64. Ruf, Dr. Fritz, 4047 Dormagen
65. Seidel, Christoph, 56 Wuppertal-Vohwinkel
66. Senghas, Dr. Karlheinz, 69 Heidelberg
67. Sipkes, C., Rockanje/Holland
68. Soó, Prof. Dr. Rezső v., Budapest

69. Sundermann, Prof. Dr. Hans, 56 Wuppertal-Barmen
70. Schlagowski, Harald, 755 Rastatt
71. Schmersow, Klaus-Dieter, 3 Hannover-S
72. Schmetz, Martha, 56 Wuppertal-Elberfeld
73. Schneider, Kurt, 56 Wuppertal-Barmen
74. Scholz, Bruno, 56 Wuppertal-Langerfeld
75. Schorr, H., 6691 Eisweiler
76. Schrenk, W. Jürgen, 5 Köln
77. Schwabe, Dr. Martin, 33 Braunschweig-Lehndorf
78. Schütze, Otto-Heinz, 5 Köln-Hohenlind
79. Schulze, Dr. Gerhard, 67 Ludwigshafen
80. Stroh, Dr. Rudolf, 567 Opladen
81. Taubenheim, Gerd, 402 Mettmann
82. Teschner, Dr. Walter, 562 Velbert
83. Uhlig, Werner, 287 Delmenhorst
84. Vermeulen, Dr. Pieter, Heiloo (West)/N. Holland
85. Vöth, Walter, A-2340 Mödling/Österreich
86. Waldmann, Heinrich, 35 Kassel
87. Weihs, Karl, 645 Hanau
88. Weyland, Prof. Dr. H., 56 Wuppertal-Elberfeld
89. Wiedeweg, H. W., 3 Hannover-Kirchrode
90. Wiegand, Karl, 5 Köln
91. Wiefelspütz, Dr. Wolfgang, 586 Iserlohn
92. Wildhaber, Othmar J., CH-8046 Zürich/Schweiz
93. Wittenberger, Georg, 605 Offenbach/Main
94. Wöldecke, Klaus, 3 Hannover
95. Wörner, G. u. R., 56 Wuppertal-Vohwinkel
96. Woike, Dr. Siegfried, 5657 Haan
97. Wolowski, Günther, 43 Essen
98. Young, Dr. Donald P., Sanderstead/England
99. Ziegan, Josef, 1 Berlin 30

Ansprache des Oberbürgermeisters von Wuppertal Herrn Hermann Herberts

Meine sehr geehrten Damen und Herren!

Anwesend sind unter Ihnen bedeutende, internationale Orchideenfachleute. Sie alle, meine verehrten Damen und Herren, sind bei uns in Wuppertal herzlich willkommen. Sie sind zur 3. Orchideen-Tagung, so heißt es in der Einladung, gekommen, die heute und morgen hier im Naturwissenschaftlichen und Stadthistorischen Museum stattfindet. Über Zweck und Ziel der Veranstaltung bin ich folgendermaßen unterrichtet, ich zitiere wörtlich: Die Zielsetzung der Wuppertaler Tagungen ist eine rein wissenschaftliche. Das Wort Orchidee verleitet oft zu der Annahme, es handele sich hier um Veranstaltungen, die einer gärtnerischen und pflanzenzüchterischen Liebhaberei gewidmet seien. Die zur Behandlung stehenden Themen haben jedoch nichts mit jenen Orchideen zu tun, die man in Blumengeschäften oder Gewächshäusern antrifft, es geht um rein botanische Fragen, die nur die einheimischen,

d. h. im erweiterten Sinne europäischen Gattungen dieser großen Pflanzenfamilie betreffen“. Und dann wurde mir gesagt, es handle sich um über 20 000 Arten dieser großen Pflanzenfamilie. Meine Damen und Herren, soweit die Unterrichtung. Ich freue mich, dieser wissenschaftlichen Zielsetzung meine Reverenz zu erweisen. Von Fachleuten, von Botanikern also, aber auch von Angehörigen anderer Berufe, von Ärzten, Chemikern, Apothekern, Lehrern u. a. sollen auf wissenschaftlicher Grundlage die Probleme der Gattung *Epipactis* besprochen werden. Durch den freundlichen Beistand und die Hilfe von Herrn Prof. Sundermann weiß ich von dieser Gattung so viel, daß sie äußerlich relativ unauffällig, aber botanisch um so interessanter ist, und daß es sich bei ihr um die Stendelwurz, Sumpfwurz oder Sitter handelt. Ich erwähne oder erwähnte bereits, daß die Tagung hier in Wuppertal die dritte dieser Art sei. Die erste war 1964, sie befaßte sich mit den insektenblütigen Orchideen, wieder unterrichtet von Herrn Prof. Sundermann, um diejenigen, die Insekten nachahmen. Die zweite war im März 1966, sie beschäftigte sich mit den Knabenkräutern. Ich habe die letzte Tagung, meine Damen und Herren, vor 2½ Jahren noch in guter Erinnerung. Und ich würde es begrüßen, wenn die Veranstaltungen auch künftig hier bei uns in Wuppertal fortgesetzt würden, wenn also der Name unserer Stadt eine feste Verknüpfung mit der Orchideenforschung und der wissenschaftlichen Behandlung von Fragen, die in diesen speziellen Bereich der Botanik fallen, erhalte. Ich bin mir bewußt, daß vom Thema her gewiß kein großer Kreis von Wuppertalern zu erfassen wäre. Der streng wissenschaftliche Charakter Ihrer Beratungen und Ihrer Veranstaltungen schlosse das wohl schon von vornherein aus. Aber so dürfte es nicht nur in Wuppertal, so dürfte es allgemein sein. Im übrigen kommt es auch wohl auf die Qualität der erfaßten und der erfassbaren an. Nun, ich bin freilich, wie sagt man, ein blutiger Laie. Immerhin möchte ich ein interessierter Laie sein, meine verehrten Damen und Herren. Mein Interesse geht zurück auf meine Jugend, als ich mit dem Pflanzenbestimmer aus dem KOSMOS-Verlag bewaffnet, wandernderweise in der engeren und weiteren Heimat nach tatsächlichen und nach vermeintlichen botanischen Raritäten Ausschau hielt. Dabei fand ich eines Tages, kurz nach dem ersten Weltkrieg — es sind also 50 Jahre rund her —, in Thüringen, wo ich damals eine Schule besuchte, ein Exemplar des Frauenschuh. Ich glaube wenigstens, den Frauenschuh damals dort in Thüringen gefunden zu haben. Vielleicht können Sie mir sagen, ob es ihn überhaupt in Thüringen gibt, ob er anzutreffen ist, und dann bitte ich, es doch nicht allzu schwer zu machen, Sie würden mir sonst einige Illusionen rauben. Die Sache war für mich damals mindestens so erregend wie eine Beatkapelle und wie Beatmusik für die heutige Jugend. Meine Damen und Herren, aber ich sage, das sind nun 50 Jahre her. Das Interesse von damals ist die Wurzel einer Sympathie von heute. Und diese Sympathie läßt mich Ihnen einen guten Verlauf Ihrer Tagung wünschen. Ich würde mich freuen, wenn Sie sich in Wuppertal wohlfühlen und wenn wir Sie auch künftig in unserer Stadt wieder begrüßen könnten. Und noch eines möchte ich sagen, meine Damen und Herren, wir befinden uns hier im Wuppertaler Naturwissenschaftlichen und Stadthistorischen Museum; sollten Sie ein wenig Zeit erübrigen können, was ich bezweifle, wenn ich Ihr Programm sehe, könnten Sie aber doch ein wenig Zeit erübrigen, dann empfehle ich Ihnen doch die Besichtigung eines anderen Museums unserer Stadt, nämlich des Eduard-von-der-Heydt-Museums, es ist gar nicht weit von hier, das hervorragende und wertvolle Bilder und Plastiken sowie bemerkens- und beachtenswerte Sammlungen neuzeitlicher Kunst birgt. Ein Besuch dürfte sich immerhin lohnen. Empfehlen kann ich auch noch nachdrücklich den Besuch unserer Theater, des Schauspielhauses und der Oper. Vielleicht läßt sich das bei dem einen oder anderen doch bewerkstelligen. Schauspielhaus und Oper haben Klang und Namen über unsere Stadt und das Land hinaus. Und nun, meine sehr verehrten Damen und Herren, viel Erfolg bei Ihrer Arbeit, viel Erfolg für Ihrer Tagung, und ich kann nur hoffen, daß es Ihnen bei uns gefällt. Dankeschön!

Ansprache des Präsidenten der Deutschen Orchideen-Gesellschaft Herrn Professor Dr. Wolfgang Haber

Sehr verehrter Herr Oberbürgermeister, meine Damen und Herren!

Sehr gern folge ich der Bitte des Hausherrn, Herrn Prof. Dr. Sundermann, zur Eröffnung der 3. Wuppertaler Orchideen-Tagung einige Worte zu sprechen. Dabei möchte ich zuerst Ihnen, Herr Oberbürgermeister, für Ihre freundlichen Begrüßungsworte danken. Alle Anwesenden haben wohl gespürt, daß Sie dabei nicht nur einer Repräsentationspflicht genügt, sondern wirklich mit dem Herzen einen Weg zu unserer Gemeinschaft gefunden haben. Mit Bewegung haben wir angehört, wie Sie Ihr nun schon 50 Jahre zurückliegendes Orchideen-Erlebnis schilderten.

Im Namen aller Teilnehmer möchte ich zum Ausdruck bringen, daß wir, die wir nun schon zum dritten Male hier sind, uns nicht nur in Wuppertal wie zu Hause fühlen, sondern daß die Wuppertaler Orchideen-Tagungen bereits ein Begriff geworden sind, so daß wir sicherlich noch häufig hierher kommen werden.

Dann möchte ich Sie, meine Damen und Herren, auch im Namen des Hausherrn, hier alle recht herzlich begrüßen. Ich freue mich mit Ihnen, Herr Professor Sundermann, über das wirklich große Interesse an unseren Problemen, das in diesem reichen Besuch der Tagung seinen Ausdruck findet. Ich möchte mir erlauben, einige prominente Teilnehmer besonders zu begrüßen, gehe dabei freilich das Risiko ein, dem jeder Begrüßungsredner ausgesetzt ist: daß er nämlich einige, die noch im letzten Augenblick ankommen und von denen er nichts weiß, zu erwähnen vergißt. Dafür bitte ich von vornherein um Nachsicht.

An erster Stelle möchte ich einen Gast aus einem Land willkommen heißen, dem in den letzten Monaten unsere besondere Anteilnahme galt, einen Gast, um dessen Kommen wir bis zuletzt gebangt haben: Herrn Potůček aus der Tschechoslowakei. Wir freuen uns ganz besonders, Herr Potůček, daß Ihre Reise nach Wuppertal wirklich zustande gekommen ist und daß Sie, der Sie ja auch einen Vortrag halten, hier die sehr aktiven Orchideenfreunde der Tschechoslowakei vertreten werden. An zweiter Stelle begrüße ich Herrn Professor von Soó aus Budapest, der bereits an der 2. Wuppertaler Tagung teilnahm und ein alter Bekannter in unseren Reihen ist. Als einen willkommenen Gast aus den Niederlanden heiße ich Herrn Dr. Vermeulen, der ebenfalls ein führender europäischer Orchideenforscher ist, hier willkommen, ferner aus England Herrn Dr. Young, aus Luxemburg Herrn Dr. Reichling, aus Frankreich Herrn Dr. Masius aus Metz. Dann begrüße ich als Gäste aus Österreich den Vizepräsidenten der Österreichischen Orchideen-Gesellschaft, Herrn Vöth, sowie Herrn Danesch. Beide sind auch schon zum zweiten oder dritten Male bei uns. Ein weiterer Willkommensgruß gilt Herrn Wildhaber als Vertreter der Schweizerischen Orchideen-Gesellschaft, die mit uns auch durch die gemeinsame Zeitschrift „DIE ORCHIDEE“ verbunden ist. Gern erledige ich mich des Auftrages, namens der Schweizerischen Orchideen-Gesellschaft die besten Wünsche für ein gutes Gelingen der Tagung zu übermitteln.

Rechtzeitig zu dieser Tagung ist auch der Bericht der vorigen Tagung über „Probleme der Orchideengattung *Dactylophiza*“ fertig geworden, der hier als Jahresbericht des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal, Heft 21/22, und gleichzeitig als Sonderheft der Zeitschrift „DIE ORCHIDEE“ erschienen ist. Daß dieses Heft in hervorragender Ausstattung pünktlich vor uns auf dem Tisch liegt, ist ein besonderes Verdienst des Schriftführers der Deutschen Orchideen-Gesellschaft und Verlegers Herrn Klaus-Dieter Schmersow,

und nicht zuletzt des Herstellers der wunderbar geratenen Klischees, Herrn Otto Möller. Beiden Herren, die auch Mitarbeiter in unserem Kreise und hier anwesend sind, möchte ich in aller Namen herzlich dafür danken.

Vor einigen Tagen, meine Damen und Herren, hatte ich Gelegenheit, auf einem botanischen Kolloquium an meiner Hochschule auf diese Tagung hinzuweisen. Dabei gab ein Botaniker, dessen Interessen nicht auf dem Gebiet der Orchideen liegen, seinem großen Erstaunen darüber Ausdruck, daß hier eine Tagung über nur eine einzige Orchideengattung veranstaltet werde. Er war der Meinung, daß dafür doch wohl nur ein winziger Kreis von Menschen zusammen käme, und da sei die Spezialisierung wohl zu weit getrieben. Ich habe diesen Kollegen überzeugen können, daß der Teilnehmerkreis, der wegen dieser einen Gattung zusammenkommt, gar nicht so klein ist, staune jetzt aber selber, wie groß er diesmal tatsächlich ist! Und ich freue mich auch namens der Deutschen Orchideen-Gesellschaft, für die ich hier spreche, daß es wirklich gelungen ist, diesen Wuppertaler Kreis nun zu einer ständigen Einrichtung zu machen. Der besondere und aufrichtige Dank dafür gebührt aber dem Mann, des als „Motor des Ganzen“ in nimmermüder Aktivität in jeder Beziehung dahinter steht, und das ist Herr Professor Dr. Sundermann. Ihnen, Herr Sundermann, möchte ich sagen, daß ich mit großer Freude und sehr gern namens der Deutschen Orchideen-Gesellschaft als Mitveranstalter hier tätig bin, ich betone aber das Wort „mit“. Wir fahren eigentlich nur im Kielwasser einer Entwicklung, die für die Erforschung der europäischen Orchideenflora sehr wichtig und erfreulich ist. Die Deutsche Orchideen-Gesellschaft — das hat der Herr Oberbürgermeister schon zum Ausdruck gebracht — befaßt sich ja keineswegs nur mit den europäischen Orchideen. Die Masse ihrer Mitglieder widmet sich liebhabermäßig den tropischen, oft sehr prächtigen und oft sehr diffizilen Formen dieser Pflanzenfamilie. Dennoch hat ein Schwerpunkt unserer Arbeit immer auch den europäischen Orchideen, ihrer Erforschung und ihrem Schutz gegolten, und ich habe in der Zeit, in der ich diese Gesellschaft zu leiten die Ehre habe, diesen Schwerpunkt auch immer besonders gepflegt. Ich habe auch denjenigen einzelnen Mitgliedern, die dafür nicht immer soviel Verständnis aufbrachten, immer wieder gesagt: wenn wir uns einer Pflanzenfamilie widmen, können wir uns nicht nur die schönen tropischen Vertreter aussuchen, um sie zu pflegen und zu hegen, sondern unsere Aufmerksamkeit muß allen Gliedern der Familie ungeteilt gelten. Und dieser Gesichtspunkt hat auch immer Anerkennung gefunden. Um so erfreuter bin ich, um das noch einmal zum Ausdruck zu bringen, daß hier in Wuppertal für diese Richtung der Orchideenkunde eine Heimstatt geschaffen worden ist, die sich hoffentlich gut weiterentwickeln wird. Die besten Voraussetzungen dafür sind gegeben!

Namens der Deutschen Orchideen-Gesellschaft wünsche ich dieser Tagung ebenfalls einen recht guten Verlauf. Ich freue mich schon jetzt auf lebhaftige Diskussionen im großen und im kleinen Kreise, und ich bin sicher, daß wir auch in der Gattung *Epipactis*, die uns in mancher Beziehung Sorgen und Probleme stellt, einen großen Erkenntnissschritt weiterkommen. Diese Tagung wird wiederum große Aufmerksamkeit finden, auch seitens derer, die heute nicht anwesend sind.

Meine Eröffnungsworte möchte ich mit einem stillen Gedenken verbinden. Auf den beiden ersten Tagungen hatten wir als einen unermüdlischen Mitarbeiter und Helfer von Herrn Professor Sundermann Herrn Dr. F. J. Meyer kennengelernt. Vor wenigen Monaten hat ihn eine schwere Krankheit für immer von uns genommen, und wir wollen uns erheben und seiner gedenken. Er war ein Mann, der im Hintergrund wirkte und der viel wertvolle Arbeit für unseren Kreis geleistet hat, von der wir auch heute und hier noch zehren. Wir werden ihn nicht vergessen. Ich danke Ihnen, daß Sie sich zu seinen Ehren erhoben haben.

Damit, meine Damen und Herren, ist diese Tagung eröffnet, und ich darf nunmehr den ersten Redner bitten, das Wort zu ergreifen.

Die Orchideen als Gruppe sind zuerst vom französischen Botaniker DE JUSSIEU (124) unterschieden worden. LINNAEUS (136) hatte sie vorher unter die *Gynandria* aufgestellt, das sind also diejenigen Pflanzen, bei denen die Teile des Stempels mit den Staubblättern verwachsen sind. Hierzu gehören nicht nur die Orchideen, sondern auch Osterluzei (*Aristolochia*), und merkwürdigerweise stellte LINNÉ auch *Arum* (Aronstab) dazu. Bei den *Gynandria* nannte LINNÉ die Orchideengruppe *Diandria*, weil er meinte, die Pollinien seien Staubblätter. Ein Unterschied zwischen den Gattungen mit einem Staubblatt und denen mit zwei wurde erst 1800 durch den schwedischen Botaniker Olof SWARTZ (177) gemacht, nachdem der französische Gelehrte ADANSON gezeigt hatte, daß die Pollinien nicht Staubblättern, sondern Pollenmassen aus den Staubblatthälften entsprechen. SWARTZ teilte die Orchideen in zwei Gruppen:

1. die *Monandrae* mit nur einem Staubblatt und
 2. die *Diandrae* (*Cypripedium*) mit zwei Staubblättern,
- eine Einteilung, die auch jetzt noch geläufig ist.

Die Sache hat sich geändert, als BLUME auf Java zwei neue Gattungen beschrieb: *Apostasia* und *Newwiedia*, die von Robert BROWN als den Orchideen nahe verwandt anerkannt wurden. LINDLEY, der berühmte englische Orchideologe, hat sie als eine Sonderfamilie aufgestellt: die *Apostasiaceae* (133). Der deutsche Systematiker PFITZER hat später die *Apostasia*-Gruppe mit der *Cypripedium*-Gruppe vereinigt und sie als *Pleonandrae* mit mehr als einem Staubblatt den *Monandrae* gegenübergestellt (148). Ich glaube aber, daß man die *Apostasiaceae* am besten als eigene Familie betrachten sollte.

Ich fasse die *Apostasiaceae* und die Orchideen im weiteren Sinne, das sind die *Cypripediaceae* (Frauenschu-Familie) und die *Orchidaceae* s. str. zur Ordnung *Orchidales* zusammen, also als eine Gruppe, weil diese drei Familien mehrere Eigenschaften gemeinsam haben. Ich will versuchen, einige der wichtigsten Merkmale dieser krautigen Stauden zu besprechen, und das ist zunächst am besten mit Hilfe eines Diagramms der Blüte dieser Ordnung möglich (Fig. 1):

1. Wenn wir uns eine Lilienblüte vorstellen, so hat die Blütenhülle zwei Kreise von je drei Perianthblättern, innen finden wir zwei Wirtel von je drei Staubblättern und einen Stempel, der aus drei Fruchtblättern (Karpellen) aufgebaut ist. Wie ist das nun bei den Orchideen? Von den Blumenblättern sind auch zwei Kreise anwesend, drei Sepalen, die äußeren, und drei Petalen, die inneren; die Blüte ist zweiseitig symmetrisch oder dorsiventral, und das mittlere Petalum (des Innenkreises also) ist stark ausgebildet und wird als Lippe bezeichnet. In der Knospe (Fig. 1 A) ist die Lippe emporgestellt, später dreht die Knospe um 180° oder nickt herunter, so daß die Lippe nach vorn bzw. abwärts kommt. Eine solche Blüte nennt man resupiniert (Fig. 1 B).
2. Von den sechs Staubblättern sind nur die von der Lippe (P_3) abgewendeten anwesend, die anderen sind nicht mehr da. Wir sehen das sehr schön bei *Newwiedia*, wovon Fig. 2 A—B einen Querschnitt einer Knospe zeigt. Es gibt hier drei Staubblätter, eines vom äußeren Wirtel, das als A_1 angedeutet ist und zwei vom inneren Kreise, die mit a_1 und a_2 bezeichnet sind.
3. Staubblätter und ein Teil des Stempels sind meist miteinander verwachsen und formen eine Säule (Gynostemium). Wahrscheinlich nimmt bisweilen auch die Blütenachse an der Bildung der Säule teil, z. B. bei *Satyrium*, bei *Cephalanthera* und bei den Gattungen mit

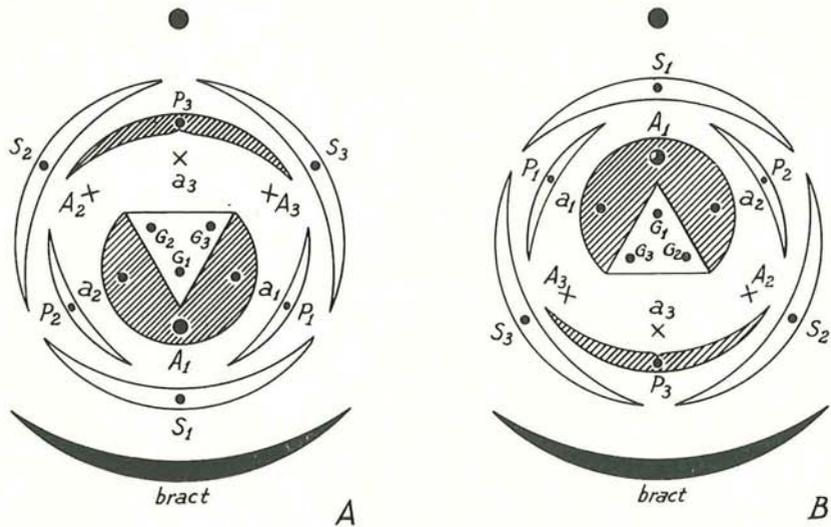


Fig. 1: Diagramm der Orchideenblüte. A: in der Knospe und B: als Blüte (resupiniert). Die schwarzen Punkte stellen die (wichtigsten) Leitbündel dar. S_1, S_2, S_3 : Sepala (Keldhblätter); P_1, P_2, P_3 : Petala (Kronblätter), P_3 ist das Labellum (Lippe); A_1, A_2, A_3 : äußerer Wirtel von Staubblättern, wovon A_1 fertil oder staminodial ist und A_2 und A_3 nur ausnahmsweise entwickelt sind; a_1, a_2, a_3 : innerer Staubblattwirtel, wovon a_1 und a_2 fertil oder als Staminodien entwickelt sind oder ganz fehlen, a_3 fehlt immer; G_1, G_2, G_3 : Leitbündel der 3 Fruchtblätter. — $A_1 + a_1 + a_2 + G_1 + G_2 + G_3$ formen das Gynostemium (Säule).

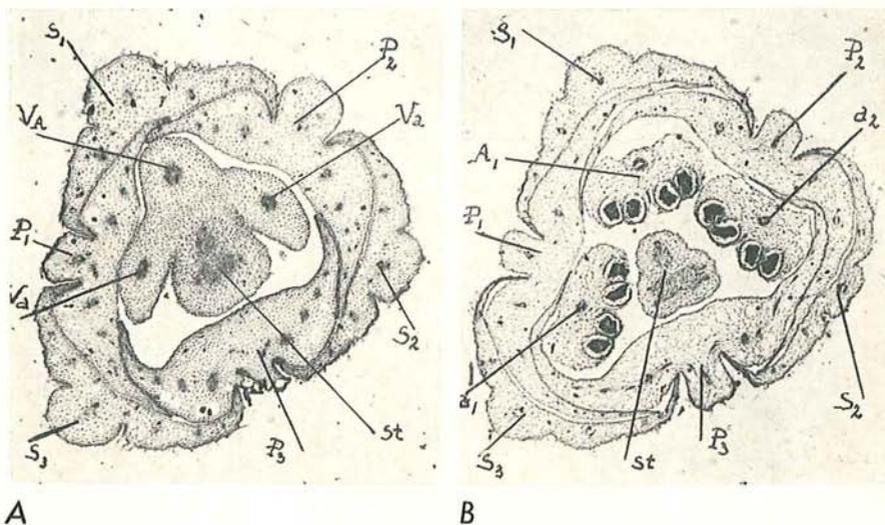


Fig. 2: Querschnitt durch Knospen von *Neuwiedia veratrifolia*. A ist deutlich tiefer geschnitten als B, in A bilden Androeceum und Gynoeceum noch eine Gewebeeinheit, in B nicht mehr. V_A : Leitbündel der Staubblätter; st : Stylus (Griffel). Sonstige Bezeichnungen wie in Fig. 1.

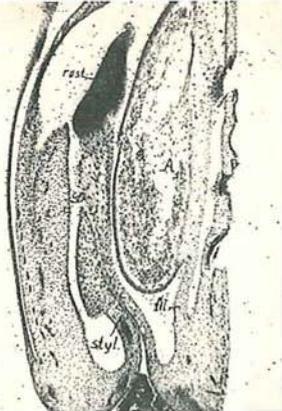


Fig. 3: Längsschnitt durch eine Knospe von *Diuris semilunata* (aus Australien). Es gibt hier keine Säule, weil Staubblatt und Griffel nicht miteinander verbunden sind. fil.: Filament (Staubfaden); rost.: Rostellum; st.: Stigma (Narbe); styl.: Stylus (Griffel).

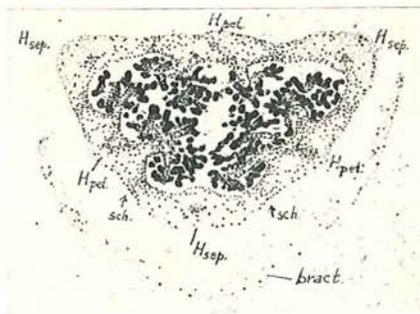


Fig. 4: Querschnitt durch das Ovarium von *Epi-pogium aphyllum*. bract.: Braktee (Tragblatt der Blüte); $H_{sep.}$: sepalentragender Teil des Fruchtknotens (Ovariums); $H_{pet.}$: petalentragender Teil des Fruchtknotens; sch.: Trennungsstellen zwischen den Teilen des Fruchtknotens. Nur die $H_{pet.}$ tragen Samenanlagen.

einem Fuß (z. B. *Dendrobium*). Bei den europäischen Orchideen finden wir immer eine Säule, auch wenn, wie bei *Spiranthes*, die Verwachsung zwischen Staubblatt und Griffel nicht vollständig ist. Bei den australischen Gattungen *Diuris* (Fig. 3) und *Prasopphyllum* finden wir keine Verwachsung, und so kann man dort auch nicht von einer Säule sprechen.

4. Die *Orchidales* haben einen unterständigen Fruchtknoten, der aus sechs Teilen besteht, wie dies auch schon LINDLEY & BAUER (135) gesehen haben, also nicht drei, wie bei den *Liliales*. Miss SAUNDERS hat das schon 1925 bestätigt (160), und ich habe auch in meinem Aufsatz über das System der Orchideen (181) diese Auffassung verteidigt. Von den sechs Teilen sind drei steril und tragen keine Samen, drei unterhalb der Petalen sind fertil und erzeugen Tausende von Samen in zwei Reihen auf der Blattspreite (Fig. 4). In der Fachliteratur findet man, aus Liebe zu der Homologie mit den *Liliales*, noch immer drei Fruchtblätter verzeichnet. Das ist aber nicht richtig, denn man findet bei einigen Gattungen am Ende der Fruchtblätter einen Calyculus z. B. bei *Epistephium*, *Lecanorchis* und *Neobenthamia* (Fig. 5).

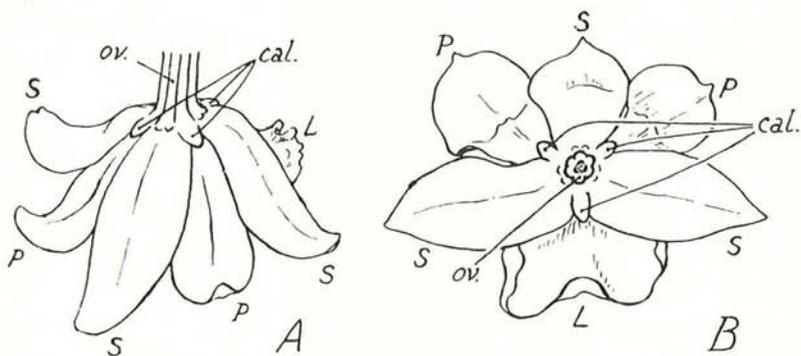


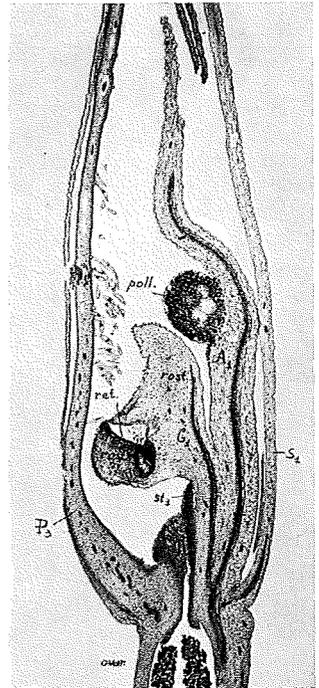
Fig. 5: Blüten von *Neobenthamia gracilis* (aus Ostafrika), A in Seitenansicht halbschräg von unten; B von unten nach Abschneiden des Ovariums (ov). cal.: Calyculus (Außenkelch) auf den samen tragenden Teilen des Ovariums.

Der oberständige Fruchtknoten von *Eschscholtzia* (Schlafmützchen, Mohngewächs) hat vier Narben, während nur zwei Plazenten anwesend und also zwei Karpelle steril sind. Bei den Orchideen gibt es nur drei Narben, aber der Fruchtknoten hat deutlich sechs Teile, die wir Fruchtblätter nennen, aber nur drei derselben tragen jeder eine doppelte Plazenta, — also nicht am Rande, sondern auf der Innenfläche. Bisweilen sieht man drei Teile in kleinen Blättchen (*Neobenthamia*) oder in einem kleinen Becher enden (*Lecanorchis*, *Epistephium*).

5. Der Samen ist außerordentlich klein, staubfein. Das steht wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Mycotrophie. In der Natur keimen die kleinen Samen nur nach einer Infektion mit einem Pilze aus der Gattung *Rhizoctonia*. Der Pilz dringt in den Keimling ein und füllt verschiedene Zellen mit Hyphen, die später von der kleinen Orchidee verdaut werden. Damit gewinnt sie Nahrung und kann wachsen. Sie nährt sich also mit dem Pilz, sie ist mycotroph. Bei einigen sogenannten Saprophyten, wie z. B. *Neottia* (Nestwurz) und *Corallorhiza* (Korallenwurz) mit nur wenig Chlorophyll ist die Orchidee ein Parasit auf dem Pilze.

Ich möchte noch einige Bemerkungen über das Androeceum, die Gesamtheit der Staubblätter der *Orchidales*, machen. Im Prinzip ist nur die Gruppe $a_1 + A_1 + a_2$ entwickelt, und das finden wir noch bei *Newwiedia*. Die anderen Staubfäden $A_2 + a_3 + A_3$ sind nicht entwickelt. Man hat versucht — und ich denke an DARWIN, HAGERUP und NELSON — diese verschwundenen Staubblätter in der Lippe wiederfinden zu können, weil die Leitbündel der seitlichen Staubfäden in der Lippe noch vorhanden sein sollten. Man muß aber sehr vorsichtig sein bei der Interpretation von Leitbündeln; denn — sei es auch, daß die Leitbündel konservativer sind als die Organe, für die sie ursprünglich bestimmt waren — es kommt doch auch vor, daß ein Leitbündel einen anderen Dienst leistet. Fig. 6 zeigt ein Bild eines Längsschnittes einer Knospe von *Serapias vomeracea*. Hier sieht man, daß das für den Griffel bestimmte Leitbündel nicht dort aufhört, wo wir die Narbe finden, sondern weiterführt und erst im Rostellum endet. Dies fand bereits DARWIN, und vielleicht darum meinte er, daß das Rostellum der dritte Narbenlappen sei. Es gibt kleine Leitbündel, die aus dem Sepalenbündel in die Lippe treten; ich meine, daß ein Grund für den Verlauf dieser Bündel in der Wichtigkeit der Lippe zu finden ist, wie es auch Bündel gibt, die von den seitlichen Petalen in das mediane Sepalum eintreten. Man kann sich fragen, ob es noch Reste von den Staubfäden $A_2 + a_3 + A_3$ gibt, und wenn ja, wo man diese erwarten könnte. Wo wir in anderen Pflanzenfamilien ein Gynostemium finden, ist stets das ganze Androeceum (das heißt alle Staubblätter) mit dem Griffel verwachsen und nicht nur einige Staubblätter. Das sieht man bei den *Aristolochiaceae* und *Asclepiadaceae*. Man könnte das auch bei den *Orchidaceae* erwarten, und wenn es noch Reste abortiver Staubblätter gäbe, dann sollten diese am Gynostemium und nicht, wie LINDLEY und DARWIN meinten, in (an) der Lippe zu erkennen sein. Hiermit stimmt überein, daß man ein evtl. überzähliges Staubblatt immer auf dem Gynostemium und nicht in (an) der Lippe findet. Nur in monströsen Blüten, wo das Gynostemium aufgelöst ist, konnte man freie Staubblätter erwarten und auch finden.

Fig. 6: Längsschnitt durch eine Blüte von *Serapias vomeracea*. ovar: Ovarium mit Samenanlagen; st_1 : mittlerer Narbenlappen; G_1 : medianes Leitbündel des Gynaeceums, sich bis ins Rostellum (rost) fortsetzend; poll: Pollinium; ret: Retinaculum (Klebscheibe).



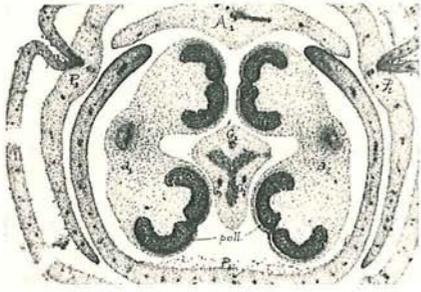


Fig. 7: Querschnitt durch eine Knospe von *Phragmopedium schlimii*. A₁: Staminodium; a₁, a₂: fertile Staubblätter des inneren Kreises; poll: Pollensäcke mit Pollen; P₃: Lippe (Schuh).

SWAMY (176) hatte die Anatomie der Orchideenblüte untersucht, und in seinem Aufsatz schreibt er, daß bei den *Ophrydinae* nur A₁ anwesend ist und keine anderen Staubblätter. Bei den *Epidendroideae* sind in der Mehrzahl der Gattungen bisweilen zusammengesetzte Leitbündel zu finden mit Teilen von a₁ + A₃ und a₂ + A₂. Hier erkennt man eine Andeutung von der Kompliziertheit der Leitbündel dort, wo die Leitbündel aus dem Rande eines Perianthblattes mit denen eines anderen anastomosieren.

Man kann sich fragen, ob es auch in anderen Pflanzenfamilien eine verschiedene Entwicklung zwischen den abaxialen (d. h. die von der Lippe abgekehrten) und den adaxialen Staubblättern gibt. Bei den *Pontederiaceae*, z. B. bei *Eichhornea crassipes*, der tropischen Wasserpest, findet man a₁ + A₁ + a₂ mit langen Staubfäden gegenüber A₂ + a₃ + A₃ als eine Gruppe mit kurzen. Bei *Heteranthera* ist nur eine Gruppe von drei anwesend und bei *Hydrothrix* aus Brasilien ist nur A₁ entwickelt. Bei den *Commelinaceae* findet man dieselbe Tendenz. Findet man bei *Tradescantia* noch zwei Kreise von drei fertilen Staubblättern, so bei *Commelina* drei fertile abaxiale und drei sterile adaxiale, und bei *Cochliostema* sind nur noch die abaxialen entwickelt.

Dieselbe Tendenz ist bei den *Orchidales* erkennbar. Im Prinzip ist nur die Gruppe a₁ + A₁ + a₂ da, und dies finden wir noch bei *Newwiedia*. Bei den *Cypripediaceae* aber sind nur a₁ + a₂ fertil und A₁ ist ein Staminodium (Fig. 7), bei den *Orchidaceae* schließlich ist es umgekehrt, dort sind a₁ + a₂ staminodial oder sie fehlen ganz und A₁ ist fertil. Man kann hieraus den Schluß ziehen, daß es eine gewisse Verwandtschaft zwischen diesen Familien gibt und daß die *Orchidales* näher mit den *Commelinaceae* als mit den *Liliaceae* verwandt sind.

Wie teilt man jetzt die Ordnung *Orchidales* ein? Meiner Meinung nach ist es am besten, drei Familien zu unterscheiden: *Apostasiaceae*, *Cypripediaceae* und *Orchidaceae* (sensu stricto). Ich folge damit LINDLEY (133), der schon 1833 in seinem kleinen Büchlein *Nixus Plantarum* diese Einteilung machte als: *Apostasiaceae*, *Cypripediaceae* und *Orchideae*. Später aber hat LINDLEY diese Einteilung nicht mehr benutzt.

Bei den *Apostasiaceae*, z. B. *Newwiedia*, gibt es drei Staubblätter, bei *Apostasia* sind es deren zwei, das dritte ist ein Staminodium oder mit dem Griffel verwachsen und nicht mehr als Staubblatt ausgebildet (*Adactylus*). Die fertilen Staubblätter sind nicht ganz mit dem Griffel verwachsen und oben frei, die Säule ist ziemlich kurz. Die Pollenkörner sind voneinander frei. Die Lippe unterscheidet sich nur wenig von den anderen Perianthblättern, ist aber ein wenig stärker entwickelt. Der Griffel steht gerade und frei und hat am Ende meistens drei Narben (bei *Apostasia* bisweilen zwei). Der Habitus ist so verschieden von den anderen *Orchidales*, daß HUTCHINSON diese Familie in die Ordnung *Haemodiales* stellt.

Während bei den *Apostasiaceae* Staubblätter und Griffel teils frei voneinander sind, das mediane Staubblatt fadenförmig oder sogar verschwunden ist, gibt es bei den *Cypripede-*

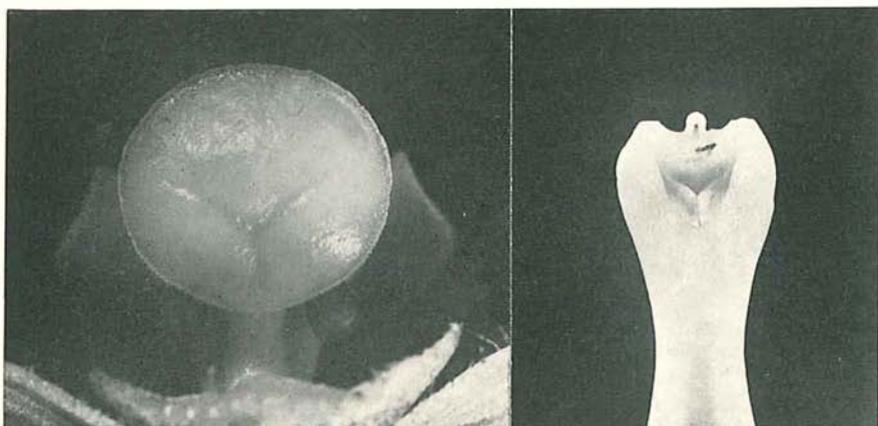


Fig. 8: Die dreilappigen Narben von A: *Phragmopedium schlimii* und von B: *Cattleya bowringiana*.

diaceae eine dicke, gebogene Säule mit sehr kleinen Antheren und einer dreiteiligen Narbe (Fig. 8), die von der schuhförmigen Lippe umhüllt ist. Ebenso wie bei den *Apostasiaceae* sind hier a_1 und a_2 fertil, während bei dieser Familie A_1 fadenförmig oder verschwunden ist, dagegen ist sie bei den *Cypripediaceae* ein großes Organ, das schildförmig aus der Blüte ragt (Fig. 9). Der Ausgang aus dem Schuh ist dadurch auf zwei kleine Öffnungen reduziert. Das Pollen ist klebrig, es sind aber noch kleine Pollinien da, sei es auch, daß bei *Phragmopedium* am Ende des Blühens bisweilen das ganze Paket der Pollenkörner mitgenommen werden kann. Die Form der Blüte ist so verschieden von der von *Newwiedia* und *Apostasia*, daß alle Kriterien zusammen die Einteilung in zwei Familien durchaus zuläßt. Diese beiden Familien haben weder Pollinien noch ein Rostellum!

Und nun die *Orchidaceae* sensu stricto. Während bei den *Apostasiaceae* und *Cypripediaceae* A_1 staminodial ist oder fehlt und a_1 und a_2 fertil sind, ist das bei den *Orchidaceae* genau umgekehrt: A_1 ist fertil und a_1 und a_2 staminodial oder fehlend. Ganz gute Staminodien findet man bei den australischen Gattungen *Diuris* und *Prasophyllum*. Bei anderen Gattungen findet man keine Staminodien, aber doch Leitbündel wie z. B. bei *Aërangis* und *Vanilla* (Fig. 10). Bei den europäischen Orchideen finden wir am Rande der Anthere meistens zwei kleine Körperchen ohne Leitbündel, deren Zellen mit Raphiden, das sind nadelförmige Kristalle, gefüllt sind. Ich habe diese Körperchen Aurikel genannt. DARWIN, EICHLER und NELSON meinen aber, daß es Staminodien sind. Dr. WIEFELSPÜTZ hat mir dieses Jahr einige *Epipactis*-Blüten geschickt mit „Extra-Staubblättern“ neben dem normalen Staubblatt, jedoch sind das keine normale Staubblätter, sondern nur Hälften. Auf diesem Bild von *Epipactis*, das Dr. WIEFELSPÜTZ mir schickte, war neben dem Extra-Staubblatt

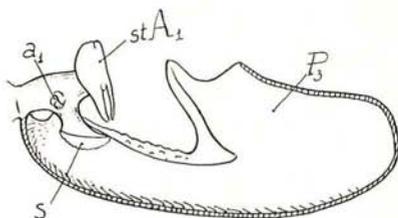


Fig. 9: Längsschnitt durch den Schuh von *Paphiopedilum* mit Gynostemium. P_3 : Schuh; stA_1 : schildförmiges Staminodium; a_1 : fertiles Staubblatt; s: Narbe.

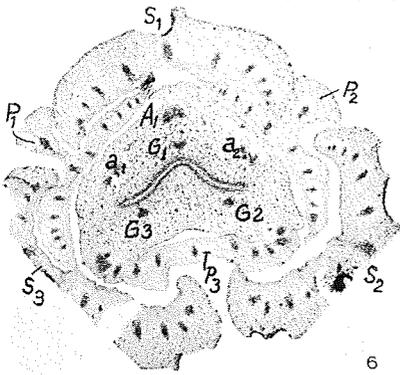


Fig. 10: Querschnitt durch eine Blütenknospe von *Vanilla* mit Leitbündeln für die drei Staubblätter A_1 , a_1 , a_2 ; nur A_1 ist fertil.

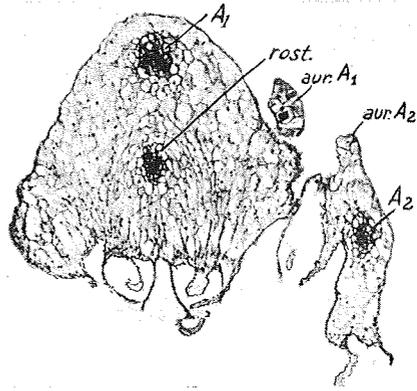


Fig. 11: Querschnitt durch das Gynostemium von *Dactylorhiza maculata* mit einem „Extra-Staubblatt“ A_2 , rost.: Leitbündel des Rostellums; aur. A_1 ; aur. A_2 .

auch noch der Aurikel anwesend, was ich auch mikroskopisch kontrollierte. Dieses Staubblatt ist also nicht homolog dem Aurikel. Bei einer *Dactylorhiza*-(*Dactylorhiza*-)Blüte mit einem Extra-Staubblatt hatte sowohl dieses wie das normale Staubblatt je eine Aurikel (Fig. 11).

Ich meine, daß man diese Ohrchen am besten vergleichen kann mit der Verbreiterung, die man an den Staubblättern von *Allium* und den *Lauraceae* findet. Die *Orchidaceae* haben Pollinien und ein Rostellum. Von Pollinien spricht man, wenn der Polleninhalte einer Theke zusammenbleibt und als Ganzes von einem Insekt oder Vogel mitgenommen wird. Es formen sich in jeder Anthere zwei Pollinien, in jeder Hälfte eines, das wieder aus zwei Teilen zusammengesetzt ist. Die Pollinien können nicht vom Wind mitgenommen werden, weil sie zu schwer sind. Meistens wird die Überbringung von Insekten, in den Tropen auch von Vögeln besorgt. Daß es gelingt, ist nur eine kleine Chance. Kommt aber ein Pollinium mit seinen Tausenden Pollenkörnern auf die Narbe, so können auch Tausende von Eizellen befruchtet werden. Alles oder nichts! Bekanntlich klebt das Pollinium auf dem Bestäuber fest, und dazu dient das Rostellum. In Strasburgers Lehrbuch der Botanik für Hochschulen findet man (174; S. 643): „Die dritte (Narbenlappe) ist zu einem als Rostellum bezeichnetes Haftorgan für die Pollinien umgewandelt“. Nur zwei Narbenlappen sollten also nach allgemeiner Auffassung ihre ursprüngliche Aufgabe erfüllen. Gesetzt den Fall aber, daß wir bei verschiedenen Orchideen drei fertile Narbenlappen finden und auch ein Rostellum? Die Hypothese, daß das Rostellum die dritte Narbenlappe sein sollte, stammt von DARWIN, und auch EICHLER hat diese Hypothese unterschrieben. MANSFELD, der zu früh verstorbene Orchideologe aus Berlin, sah bei der südafrikanischen *Disa uniflora* ein Rostellum und drei Narbenlappen und er sagte: „Dieser Fall ist zunächst ganz unverständlich.“ Das ist aber nicht der einzige Fall, es gibt viele Gattungen bei den *Orchidaceae*, die drei Narbenlappen und auch ein Rostellum besitzen. Es bleibt nur der Schluß, daß die Hypothese, das Rostellum sei dem medianen Narbenlappen homolog, falsch ist. Man muß zu der Überzeugung kommen, daß das Rostellum etwas Neues ist, ebenso wie die Nebenkronen (Paracorolle) bei *Narcissus* und wie bei den *Asclepiadaceae*.^{*)}

^{*)} Anm. d. Hrsg.: Für die genannten Fälle ist es keineswegs erwiesen, daß es sich um Organe sui generis handelt. Die Deutung der Paracorolle als Anhangsgebilde der Perianthblätter ist nicht widerlegt.

Bei den letzteren finden wir ja auch Pollinien, wie bei *Asclepias* (Seidenpflanze), und Translatoren analog dem Rostellum der *Orchidaceae*, denn sie dienen auch zum Überbringen der Pollinien.

Der Unterschied zwischen *Cypripediaceae* und *Orchidaceae* findet ein Analogon bei den *Apocynaceae* und *Asclepiadaceae*. Bei den *Apocynaceae*, den Hundsgiftgewächsen, mit Immergrün (*Vinca minor*), finden wir auf dem Griffel einen Narbenkopf, aber keine Pollinien, während bei *Asclepiadaceae* (Schwalbenwurzgewächsen) ein Narbenkopf anwesend ist, aber auch Pollinien und Translatoren. Wenn man *Apocynaceae* und *Asclepiadaceae* als zwei verschiedene Familien ansieht, dann muß man *Cypripediaceae* und *Orchidaceae* mit analogen Unterschieden auch als zwei Familien ansehen.

Bei den *Liliales* findet man die Familie der *Amaryllidaceae* (Amaryllisgewächse) mit einem unterständigen Fruchtknoten und zwei Kreisen von je drei Staubblättern. Bei den *Iridaceae* (Schwertlilienfamilie) hat man nur einen Kreis und man schreibt für die Staubblätter 3 + 0 (man schreibt + 0, weil die Griffel nicht alternieren mit den Staubblättern, woraus man den Schluß ziehen kann, daß ein zweiter Kreis nicht entwickelt ist). Bei den *Haemodoraceae* aus Afrika und Australien gibt es umgekehrt 0 + 3. Wenn man in diesem Merkmal einen Grund sieht, um diese beiden Gruppen als Familien zu trennen, so kann man auch bei den *Orchidales* die *Cypripidiaceae* mit $a_1 + \dagger A_1 + a_2$ den *Orchidaceae* mit $\dagger a_1 + A_1 + \dagger a_2$ gegenüberstellen.

Sehen wir uns jetzt die *Orchidaceae* s. str. an. Es ist eine sehr große Familie, die artenreichste der *Monocotyledoneae*, und sie besteht aus zwei verschiedenen Gruppen. PFITZER nannte sie *Basitonae* und *Acrotonae* (Fig. 12). Bei den *Basitonae* ist das Staubblatt auf breiter Basis mit der Säule verwachsen und die Pollinien haben an ihrer Unterseite je ein Schwänzchen (caudicula), welches mit der Klebscheibe des Rostellums verbunden ist. Die Pollinien sitzen also mit ihrer Basis fest an der Klebscheibe. Bei den *Acrotonae* steht das fertile Staubblatt aufrecht oder es biegt nach vorn über ein Pollenbett und ist mit einem Filament an der Säule befestigt (selten breit angeheftet). Der Klebstoff liegt an der Vorderseite des Polliniums, wenn das Staubblatt aufrecht steht, oder wenn es nach vorn biegt immer an der Spitze, ist aber nicht angewachsen. Bisweilen gibt es auch hier caudiculae, die

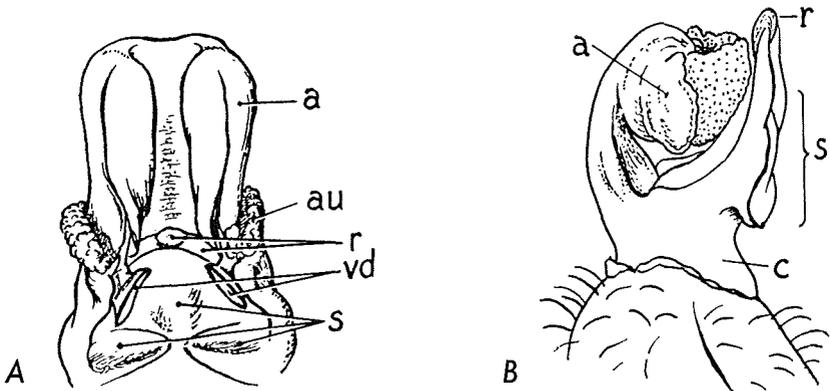


Fig. 12: Gynostemium einer basitonen Orchidee (A): *Platanthera bifolia*, und einer acrotonen Orchidee (B): *Goodyera repens*. c: Säule; s: Narbe bzw. Narbenteile; vd: Klebscheiben, mit r zusammen das Rostellum bildend; a: Staubblatt A_1 ; au: Aurikel.

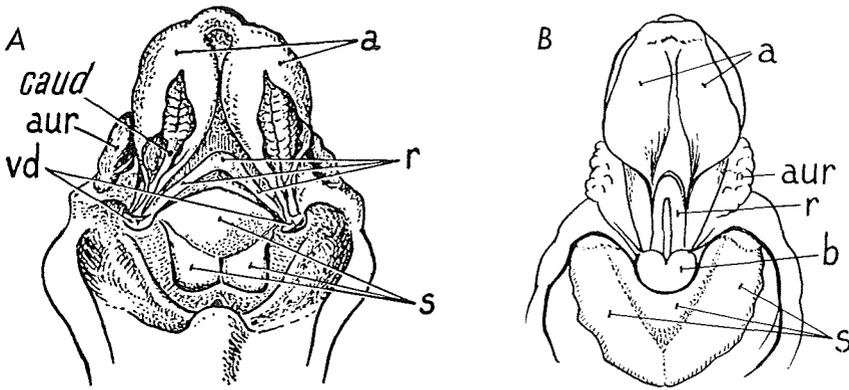


Fig. 13: Gynostemium von A: *Coeloglossum viride* mit noch getrennten Klebscheiben; B: *Dactylobiza majalis*, mit den beiden in einer Bursicula (Säckchen, b) vereinigten Klebscheiben. s: die drei Narbenlappen beider Arten; aur: Auriculae; caud: Caudicula („Stiel“ des Pollinariums); r: Rostellum.

an der Basis der Pollinien entspringen, sich aber an der Spitze der Pollinien an der Proscolla befestigen wie bei *Epipogium* und *Cattleya*. Die Namen dieser beiden Gruppen sind jetzt als Unterfamilien *Orchidoideae* (DRESSL. & DODS.) VERMLN. 1966 (= *Basitonae*) und *Epidendroideae* VERMLN. (= *Acrotonae*). Zwischen diesen beiden Gruppen gibt es auch noch einen Unterschied im Bau des Rostellums. Schon DARWIN hatte beim Studium des Rostellums eine merkwürdige Entwicklung bei den *Orchidoideae* gesehen, wo zwei Klebscheiben gefunden werden. *Coeloglossum* hat zwei getrennte Klebscheiben und einen Verbindungsbogen dazwischen (Fig. 13 A), bei *Gymnadenia* und *Orchis* s. l. sind die Klebscheiben nebeneinander und das Verbindungsband ist so stark gebogen, daß die beiden Hälften wie eine Falte zusammenkommen (Fig. 13 B). Bei *Anacamptis* und *Serapias* endlich sind die beiden Klebscheiben miteinander verwachsen. DARWIN glaubte, daß in der Evolution die beiden Klebmassen mehr und mehr zusammenkamen, bis sie schließlich miteinander verschmolzen. Im Prinzip sollte das Rostellum also doppelt sein bei den *Orchidoideae* (*Basitonae*), und wenn diese Hypothese richtig ist, so muß eine Form zu finden sein, wo das Verbindungsband zwischen den beiden Klebkörpern noch gerade ist und bei denen die Klebscheiben an ihren Enden liegen. Ich glaube diese Form in *Platanthera bifolia* (Zweiblättrige Waldhyazinthe) gefunden zu haben, die parallele Theken, ein schmales Konnektiv und zwei nackte, ziemlich weit entfernte Klebscheiben hat. Ich war sehr neugierig, wie bei dieser, meines Erachtens primitiven Art, das Rostellum gebildet war und studierte dafür Querschnitte einer Knospe. Was fand ich? Erstens eine dreilappige Narbe und zweitens die beiden Klebkörper oberhalb der beiden seitlichen Narbenlappen (Fig. 14). Das Verbindungsband zwischen den Klebscheiben hat sich noch kaum differenziert und ist in den Präparaten kaum zu sehen. Aus diesem primitiven Zustand hat sich das Rostellum offenbar als ein neues Organ lösen und sich unabhängig von der Narbe entwickeln können. Das Endstadium ist erreicht, wenn die beiden Klebkörper miteinander verschmolzen sind wie bei *Anacamptis* und *Serapias* in Europa und bei *Herschelia* und *Monadenia* in Südafrika. Es ist aber auch eine andere Entwicklung möglich, bei welcher das Band sich sehr stark entwickelt und so ein Rostellum formt mit einer großen Mittelpartie und zwei Beinen, an deren beiden Enden die Klebkörper sich befinden. Wir finden das bei *Bonatea* und *Habenaria* (im Sinne WILDENOWs) (Fig. 15). Wenn die Mittelpartie des Rostellums stark entwickelt ist,

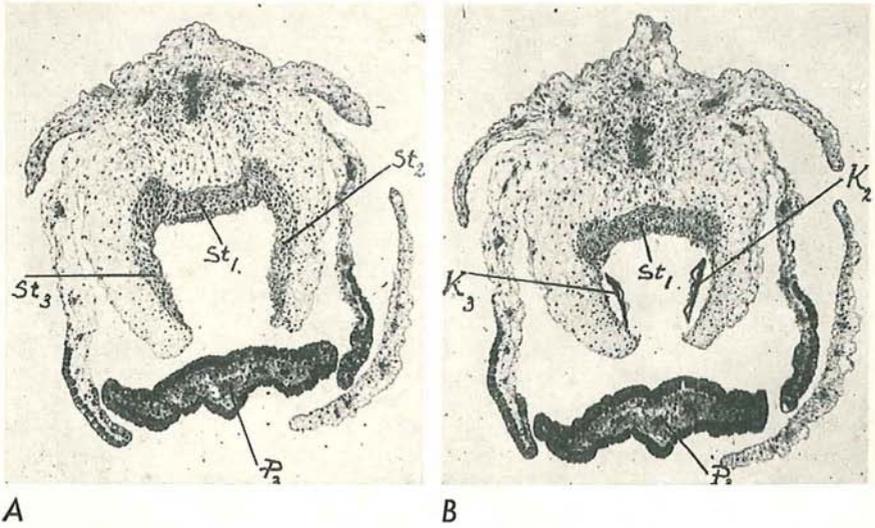


Fig. 14: Querschnitt durch eine Knospe von *Platantthera bifolia*. A tiefer geschnitten als B. A zeigt noch die drei Narbenlappen St_{1-3} , B hat nur den medianen Narbenlappen St_1 und zwei Klebscheiben (K_{2-3}) oberhalb der beiden seitlichen Narbenlappen.

geht eine Reduktion des mittleren Narbenlappens damit einher, und es gibt nur zwei Narbenlappen, die bisweilen auf zwei Narbenträgern stehen. Die merkwürdige, breite Befestigung des Staubblattes ohne sichtbares Filament, die Basitonie und die doppelte Natur des Rostellums mit den zwei an den caudiculae befestigten Klebscheiben oder retinacula geben uns meines Erachtens das Recht, die Gruppe als Unterfamilie aufzufassen: *Orchi(d)oideae*.

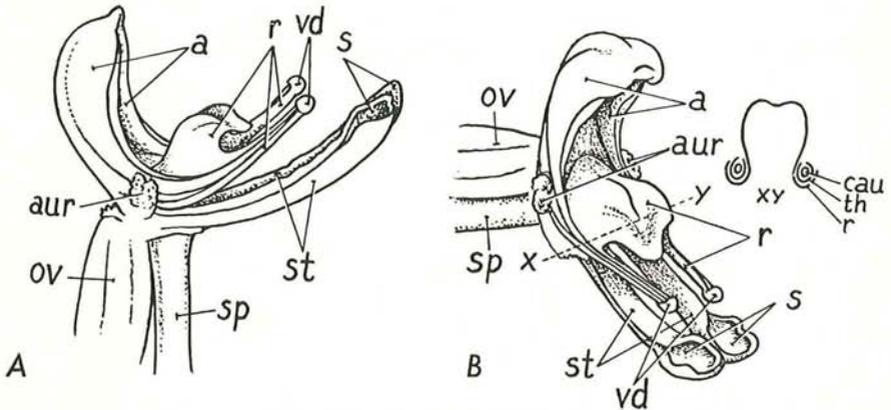


Fig. 15: Gynostemium von *Bonatea speciosa* (aus dem Kapland), A: in Seitenansicht, B: von schräg vorn gezeichnet (Sepalen und Petalen entfernt). ov: Ovarium; sp: Lippensporn; aur: Aurikel; a: Anthere A_1 ; r: Rostellum mit sehr großem, mittlerem Teil und zwei Armen mit den Klebscheiben vd; st: die beiden Narbenträger mit den Narben st. — x — y: Schnitt durch das Rostellum, rechts oben schematisch gezeichnet. Die Theken sind sehr lang ausgezogen und umfassen die Caudiculae.

Die Gruppe der *Acrotonae* (Unterfamilie *Epidendroideae*) hat im allgemeinen ein unkompliziertes Rostellum, auch wenn es Gattungen gibt, wo es in zwei Teilen gespalten ist wie z. B. bei *Podochilus*. Bei dieser Unterfamilie, also bei den *Epidendroideae*, finden wir nur selten ein differenziertes Rostellum (*Catasetum*), meistens nur Klebstoff (*Cattleya*) oder eine einzige oder doppelte Klebscheibe. Nur bei Gattungen wie *Spiranthes* (Wendelorchis) und *Goodyera* (Netzblatt) gibt es auch einen Halter, in welchem sich die Klebscheibe befindet. Auch diese Gruppe der *Epidendroideae* ist noch sehr groß und selbstverständlich sucht man auch hier nach natürlichen Gruppen. Man hat ein wichtiges Merkmal im Pollen gefunden. Die erste Gruppe, die ich Contribus *Neottianthae* VERMLN. (*Neottieae*) nannte, wird von jenen Gattungen geformt, die die Pollinien aus Pollentetraden (= je vier Pollenkörner) aufgebaut haben, nur selten sind diese Tetraden als Massulae, wie bei den *Orchidoideae*, aneinandergeklebt, wie bei *Epipogium* (Widerbart). SCHLECHTER (163) hat diesen Contribus als *Polychondreae* bezeichnet. Bei diesem Contribus findet man nie Pseudobulben, die Blätter sind immer convolutiv (in der Knospe eingerollt) und die Blattspitze ist nie abfallend, der Blütenstand (Infloreszenz) immer terminal. Die Arten sind terrestrisch. Bei den übrigen *Epidendroideae*, dem Contribus *Epidendranthae* VERMLN. sind die Pollinien wachstartig oder knorpelig. Für uns ist jetzt der Contribus der *Neottianthae* am wichtigsten, weil *Epipactis* dazu gehört. Im Vergleich zu den *Epidendranthae* ist es eine kleine Gruppe, denn in SCHLECHTERS Handbuch finden wir die *Neottianthae* auf 44 Seiten beschrieben, und den *Epidendranthae* widmet der Autor 483 Seiten! Man kann diese letzte Gruppe noch weiter zerlegen, sei es nach vegetativen Merkmalen, wie es PFITZER getan hat, oder nach Blütenmerkmalen, wobei wichtig ist, ob die Pollinarien einen *Stipes* aufweisen oder nicht. Die Gruppe der *Epidendreae* entbehrt eines *Stipes*, während man bei den

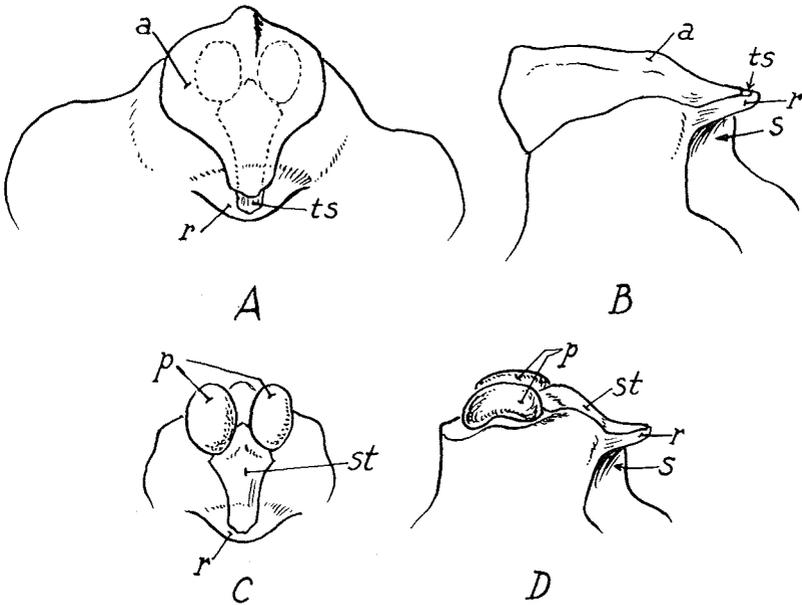


Fig. 16: *Stipes* der Blüte von *Vanda tricolor*. Säule in Aufsicht (A) und von der Seite (B). C und D entsprechend, jedoch Anthere entfernt. a: Anthere A₁; r: Rostellum; p: Pollinien; st: *Stipes*; ts: Ende des *Stipes*.

Vandae einen Stipes finden kann. Bei vielen tropischen Gattungen ist die Distanz zwischen Klebscheibe und caudiculae so groß, daß eine Überbrückung notwendig wird. Es formt sich hier ein Stipes: an der Oberseite des Gynostemiums — also des Pollenbettes — gibt es ein Gewebe, das sich mit der Klebscheibe löst und an welches am andern Ende die caudiculae festkleben. Wir finden einen Stipes z. B. bei *Vanda* und vielen anderen Gattungen. Fig. 16 zeigt, wie ein Stipes aussieht (die caudiculae sind nicht sichtbar).

Es folgt abschließend eine Übersicht des Systems:

Ordo: *Orchidales*

1. Familia *Apostasiaceae* LINDL.
2. Familia *Cypripediaceae* LINDL.
3. Familia *Orchidaceae* (DE JUSS.) LINDL.
 - A. Subfam. *Orchidoideae* (DRESSL. & DODS.) VERMLN.
Tribus *Orchideae* LINDL. (= *Ophrydeae*; = *Basitonae*)
 - B. Subfam. *Epidendroideae* VERMLN.
Contribus *Neottianthae* VERMLN.
Tribus *Neottieae* LINDL. (= *Polychondreae*)
Contribus *Epidendranthae* VERMLN. (= *Kerosphaereae*)
Tribus *Epidendreae* (LINDL.) BENTH.
Tribus *Vandae* (LINDL.) BENTH.

Herrn J. VUYK sei herzlich für die Anfertigung der Zeichnungen gedankt.

Dr. P. Vermeulen, De Blomhof 3, Heiloo (N. H.), Holland

Übersicht zur Systematik und Taxonomie der Gattung *Epipactis*

Geschichte und Nomenklatur der Gattung

Erstmals findet sich der Name *Epipactis* in der Literatur bei THEOPHRAST für eine Pflanze unsicherer Identität (*Helleborus?*), die von den Griechen zur Milchgerinnung verwendet wurde.

In der neueren botanischen Literatur — d. h. nach dem für die Veröffentlichung von Namen rezenter Blütenpflanzen und Farne gemäß den Internationalen Nomenklaturregeln festgelegten Stichtag, dem 1. Mai 1953 = Erscheinungsdatum von LINNÉs *Species Plantarum*, editio. 1 — benutzt erstmals J. G. ZINN diesen Namen. In seinem *Catalogus plantarum horti academi et agri Gottingensis* (Gottingae/Göttingen, 1757) charakterisiert er *Epipactis* S. 85 mit „*Machina staminum est scapus superne bilabiatus, labium superius inferne duas antheras nudas, labio inferiori incumbentes, foveat Calcar nullum. Capsula ovata. Radix ut plurimum ramosa.*“, und führt dann in zwei Untereinheiten *Helleborine* und *Ophrys*, die (heutigen) Arten *Epipactis palustris*, *E. helleborine*, *E. atrorubens*, *Cephalanthera longifolia* und *Goodyera repens* bzw. *Listera ovata* und *Neottia nidus-avis* auf.

Als nächster erwähnt ADANSON in seinen „*Familles des plantes*“, Vol. III/1763, auf S. 80 erneut *Epipactis*. Hier tritt die Gattung aber nur innerhalb einer Merkmalsübersicht als eine unter insgesamt 7 Orchideen-Gattungen auf. Aus heutiger Sicht wird damit ihr Inhalt gegenüber ZINN nicht klarer, zumal keinerlei Artnamen genannt werden.

In seiner für die allgemeine Orchideensystematik bedeutungsvollen Abhandlung „*Orchidernes slägter och arter upställde*“, die 1800 in der Kongl. Vetenskaps Akademiens nya Handlingar, Bd. 21, erschien, wurde *Epipactis* erstmals von Olof SWARTZ in seinem damaligen Gesamtumfang behandelt, — bei ZINN handelt es sich ja lediglich um einen Katalog. Als für die Gattung wesentliche Merkmale („*Char. essent.*“) nennt er (S. 231):

Calyx erecto-patens	Anthera opercularis, persistens
Labellum ecalcaratum	Pollen pulvereo-granulatum,

um sie dann anschließend detaillierter zu beschreiben. Danach sind für *Epipactis* besonders typische Kriterien die Form des Perianths, die spornlose Lippe, die persistierende Anthere und die Konsistenz des Pollens. Auf S. 232 führt er dann insgesamt 12 Arten als zu ihr gehörig an, die er in 2 Untergruppen wie folgt gliedert (Nomenklatur wieder entsprechend den heutigen Bezeichnungen):

a) labello lamina integra (= mit ungeteilter Lippe):

Epipactis helleborine, *palustris*, *microphylla*, *Cephalanthera damasonium*, *longifolia*, *rubra*, *erecta*, *falcata*

b) labello lamina fissa (= mit geteilter Lippe):

Neottia nidus-avis und *camtschatica*, *Listera ovata*, *cordata* und *convallaroides*
Microtis porrifolia.

Vergleichen wir mit ZINN, so erkennen wir die im Prinzip gleiche Einteilung in 2 Artengruppen, einerseits die heutigen *Epipactis* und *Cephalanthera*, andererseits *Neottia* und *Listera*, — wenn man von der australischen und damals eigentlich nur zufällig schon bekannten *Microtis*-Art absieht. Daß hierbei die *Epipactis*-Arten als erste genannt sind, hat nichts zu bedeuten und nur historische Gründe.

Weitere 18 Jahre später wird die Gattung *Epipactis* dann in ihrem bis heute „gültigen“ Sinn charakterisiert. In dem für die Nomenklatur und Systematik der europäischen Orchideen grundlegenden Werk „*De orchideis europaeis annotationes*“ (Mém. Mus. Paris

Bd. 4, 1818) werden von L. C. RICHARD unsere einheimischen Orchideen nach der Form und Konsistenz der Pollinarien bzw. Pollinien in 4 Gruppen gegliedert. Dabei erscheinen in der 3. Gruppe (S. 42) die 5 Gattungen *Limodorum*, *Spiranthes*, *Neottia*, *Cephalanthera* und *Epipactis* (hierbei ist unsere heutige *Listera* wieder in *Neottia* einbezogen). Alle Gattungen werden im einzelnen nach einem gemeinsamen Schema skizziert, wobei also erstmals unsere beiden nächstverwandten Gattungen *Epipactis* und *Cephalanthera* wie folgt (gleich in freier Übersetzung) einander gegenübergestellt sind (S. 51/52):

	<i>Cephalanthera</i>	<i>Epipactis</i>
Fruchtknoten	sitzend	gestielt
Perianth	aufrecht-zusammenneigend	± ausgebreitet
Lippe	basal die Säule umfassend	von der Säule frei
Epichil	ohne Höcker	mit 2 Höckern
Säule	lang	sehr kurz

Dies sind im wesentlichen diejenigen Merkmale, die auch heute noch zur Gattungstrennung zwischen *Cephalanthera* und *Epipactis* verwendet werden. Im Anschluß an die Gattungsbeschreibungen bringt RICHARD auch eine Artenaufzählung. Hier erscheint auf S. 60 unter Nr. 17 *Epipactis: latifolia, microphylla* und *palustris*. Damit ist erstmals völlig klar, daß die Gattung in ihrem heute gebräuchlichen Umfang umgrenzt sein soll. Sie ist demnach, soll sie mit einem Autornamen versehen werden, zu zitieren als:

Epipactis (ZINN) SWARTZ emend. L. C. RICHARD.*)

Der Klammerzusatz bei ZINN bedeutet, daß dessen Gebrauch des Namens nicht regelgemäß war, weil dieser eine Vereinigung zweier bereits existierender Gattungsnamen (*Serapias* L. und *Ophrys* L.) darstellte und damit ein sog. nomen abortivum wurde.

In der vorstehenden chronologischen Folge vermißt man den Namen LINNÉs; denn es ist kaum einzusehen, weshalb ausgerechnet er *Epipactis*-Pflanzen nicht gekannt haben sollte. Vergleicht man in seinen Schriften, so findet man die entsprechenden Arten unter *Serapias*, in seinen oben schon genannten „Species plantarum“ edit. 1 (1753) *E. helleborine* und *E. palustris* gemeinsam mit *Serapias lingua* und *Cephalanthera longifolia*. In diesem Umfang ist von LINNÉ auch der Gattungsname *Serapias* in seinen „Genera plantarum“ (5. Aufl., 1754, S. 406) nomenklatorisch gültig begründet worden. In früheren Schriften (z. B. Hortus Cliffortianus, Amsterdam 1737) führte er jedoch unter *Serapias* nur *S. helleborine* auf, so daß klar ist, daß LINNÉ diese Art als Typus seiner Gattung *Serapias* ansah. Nach diesem Sachverhalt verfuhr später O. KUNTZE, der 1898 in seiner Revisio Generum Plantarum Bd. III/2 (S. 141) LINNÉs *Serapias emendierte* und auf unsere heutige *Epipactis* beschränkte. Das bedeutete gleichzeitig, daß für den anderen Bestandteil des LINNÉschen *Serapias* (nämlich *S. lingua*) ein neuer Name geschaffen werden mußte, und diesen gab KUNTZE gleich anschließend mit *Serapiastrum* O. KUNTZE.

Später (1908) fand, um das sich jetzt schon abzeichnende nomenklatorische Durcheinander noch zu erweitern, der Amerikaner A. A. EATON, daß BOEHMER bereits 1753 (in der 3. Auflage von LUDWIGs „Definitiones Generum Plantarum“, S. 357) den Namen *Epipactis* verwendete, und zwar ganz klar im Sinne von *Satyrium repens* L., das ist unser heutiges Netzblatt, *Goodyera repens*. Nach dieser Entdeckung taufte EATON alle bis dahin bekannten *Goodyera*-Namen in *Epipactis* um. Das ergab die stolze Liste von 51 neuen *Epipactis*-Namen, die nun für immer mit dem Namen EATON verbunden bleiben mußten. Solche nackten Namenslisten, die natürlich nichts mehr mit einem Fortschritt der Erkenntnis zu tun haben, gab es also auch schon damals.

Neben *Serapias* L. taucht aber für unsere (heutige) *Epipactis* noch ein anderer Name auf,

*) Nach dem Typifizierungsprinzip des CODE ist für die Gattung *Epipactis* jedoch schon die kurze Bezeichnung *Epipactis* ZINN eindeutig und korrekt, was mit ihrer Aufnahme in die Liste der nomina generica conservanda (vgl. S. 28) zusammenhängt.

nämlich *Helleborine*. Dieser Name wird neuzeitlich erstmals von TOURNEFORT (Institutiones Rei Herbariae, Parisiis, 1700) benutzt, danach von HALLER (Enumeratio Methodica Stirpium Helvetiae indigenarum, Goettingae, 1742). Nach der für die Nomenklaturregeln festgelegte Jahresgrenze bei Gattungen (1754) stoßen wir erstmals bei Philip MILLER (in Gardeners Dictionary, Abridg., 1754) auf den Namen *Helleborine*. Dieser ist aber illegitim, und er muß deswegen als sog. nomen abortivum betrachtet werden, weil er lediglich als neuer Name für schon vorhandene aufgestellt wurde. Konkret umfaßte er sogar die 3 LINNÉschen Gattungen *Serapias*, *Limodorum* und *Cypripedium*. Auch *Helleborine* HILL ist aus fast gleichem Grunde illegitim und ebenfalls ein nomen abortivum, da John HILL (British Herbal, S. 477, 1756) mit seiner *Helleborine* lediglich LINNÉs *Serapias* ersetzte. Der Name bleibt auch dann noch illegitim, wenn man berücksichtigt, daß HILL nur Arten der heutigen Gattungen von *Epipactis* und *Cephalanthera* einbezog, gegenüber LINNÉ also *Serapias lingua* nicht erwähnte. Dieser Ausschluß trägt insofern, als HILL sich ja nur mit britischen Pflanzen beschäftigte. In seiner 1774 erschienenen Systematik nämlich schloß er *S. lingua* gemäß LINNÉs Vorbild wieder in *Helleborine* ein. Übrigens fand auch der Name *Helleborine* bereits bei THEOPHRAST Erwähnung. Nach v. SOÓ soll diese Namensgebung allerdings nichts mit *Helleborus* zu tun haben, sondern sich vielmehr auf die Ähnlichkeit der Blätter mit *Veratrum*, dem *Helleborus albus* der Apotheken, beziehen.

Nachdem nun auch der Name *Helleborine* berücksichtigt werden mußte, war die Unsicherheit in der Namensgebung einigermaßen komplett, und es wurden in Floren und Monographien späterhin die folgenden Namen verwendet:

- für *Epipactis* (im heutigen Sinn): *Epipactis*, *Serapias*, *Helleborine*,
- für *Serapias* (im heutigen Sinn): *Serapias*, *Serapiastrum*,
- für *Goodyera* (im heutigen Sinn): *Goodyera*, *Epipactis*.

Nun war es SPRAGUE, der 1926 (68) nach intensiven Quellenstudien die Verhältnisse klärte und gemäß den damaligen Internationalen Nomenklaturregeln feststellte, daß der korrekte Name

- für *Epipactis* (im heutigen Sinn): *Serapias* L. emend. O. KTZE.,
- für *Serapias* (im heutigen Sinn): *Serapiastrum* O. KTZE.,
- für *Goodyera* (im heutigen Sinn): *Epipactis* BOEHMER

lauten mußte. Schon damals gab es aber die Möglichkeit, unter bestimmten Voraussetzungen, vor allem des langen und eindeutigen Gebrauchs, bestimmte Gattungsnamen von der Prioritätsregelung auszunehmen und ihre Aufnahme in die Liste der sog. nomina generica conservanda zu beantragen. In diesem Stadium haben wir es also mit der gleichen Situation zu tun, wie sie 1960 für *Dactylorhiza* versus *Dactylorchis* bestand. In der Folgezeit jedoch mit dem Unterschied, daß SPRAGUE seinerzeit die Konsequenzen zog, die Konservierung beantragte (l. c. S. 113), der dann auch 1935 stattgegeben wurde, wodurch uns schließlich die Arten der Gattungen *Epipactis*, *Serapias* und *Goodyera* unter den damals schon geläufigen Namen erhalten blieben (vgl. hierzu auch bei MANSFELD, 139, S. 146—147).

Damit könnte die Geschichte der Nomenklatur der Gattung abgeschlossen werden, doch sollen an dieser Stelle noch diejenigen Gattungsnamen wenigstens erwähnt werden, die neben den schon genannten weitere Synonyma zu *Epipactis* sind:

- Limonias* EHRH., Beiträge IV, 147, 1789
- Epipactum* RITG., Marburger Schriften II, 125, 1831
- Arthrochilum* BECK, Fl. Niederösterr. 212, 1890
- Calliphyllon* BUBANI, Fl. Pyren. 4, 56, 1901
- Amesia* A. NELSON & MACBRIDE, Bot. Gaz. 56, 472, 1913
- Parapactis* W. ZIMMERM. Mitt. Bad. Landesver. Naturk. N. F. 1, 233, 1922.

Von diesen Gattungsnamen wurden die beiden ersteren, *Limnias* und *Epipactum*, ohne Artnamen veröffentlicht, *Calliphylon* nur mit den beiden *Species latifolia* (= *helleborine*) und *palustre*, und BECK gründete seine Gattung *Arthrochilum* auf die Art *palustre*. Über diese wie über die von ZIMMERMANN aufgestellte Gattung *Parapactis*, mit *P. epipactoides*, wird weiter unten noch zu sprechen sein. NELSON & MACBRIDE (50) glaubten 1913, den nomenklatorischen Wirrwarr um unsere *Epipactis* nur dadurch lösen zu können, daß sie für die hierher gehörenden Pflanzen einen neuen Namen schufen, und das wurde (nach dem damals schon berühmten amerikanischen Orchideologen Oakes AMES) dann die Gattung *Amesia*. Zu ihr wurden dann gleichzeitig 14, später nochmals 15 Binomina veröffentlicht.

Systematische Stellung und Gliederung der Gattung

Hinsichtlich der systematischen Stellung ist die Gattung *Epipactis* einzureihen bei der Unterfamilie *Neottioideae* / Tribus *Neottieae* / Subtribus *Cephalantherinae*. Der Gattungsumfang dieses Subtribus ist noch nicht endgültig geklärt. In SCHLECHTERS Handbuch „Die Orchideen“ umfaßte er nur die 3 Genera *Cephalanthera*, *Epipactis* und *Limodorum*, in seinem posthum veröffentlichten System (163) 1926 noch die Gattung *Aphyllorchis* BLUME (ca. 12 Arten von Ceylon bis Formosa und Neu Guinea). Hierzu kommen nunmehr vermutlich noch (SCHLECHTERS Handbuch, 3. Aufl., in Vorbereitung) die seitdem begründeten Gattungen *Chamaegastrodia* MAKINO & MAEKAWA (eine Art; Japan), *Duckeeella* PORTO & BRADE (eine Art; Amazonasgebiet) und *Cephalantheropsis* GUILLAUMIN (eine Art; Anamm). Ergänzend seien *Limodorum* BOEHMER mit einer Art und *Cephalanthera* L. C. RICHARD mit ca. 12 Arten im temperierten Gebiet genannt.

An dieser Stelle müssen noch die Bemühungen v. WETTSTEINs (1889, 82) erwähnt werden, die beiden Gattungen *Epipactis* und *Cephalanthera* zusammen mit *Limodorum* unter dem Namen *Epipactis* zu vereinigen. v. WETTSTEINs Ausgangspunkt war allerdings das Vorkommen einer bigeneren Hybride (*Cephalanthera damasonium* × *Epipactis atrorubens*), deren Existenz seinem allgemeinen Standpunkt über Gattungen, Gattungsgrenzen und Bastarden offensichtlich nicht recht behagte, weshalb er vermutlich — vereinfacht gesprochen — die beste Lösung in der Gattungsvereinigung erblickte. Dem widersprach mit wohlbegründeten Argumenten GODFERY (16), unabhängig hiervon an mehreren Stellen auch SCHLECHTER.

Die nächste Frage gilt der infragenerischen Gliederung von *Epipactis*. Damit befaßte sich erstmals IRMISCH 1842 (24), der die beiden Sektionen *Euepipactis* und *Arthrochilum* (S. 450—452) einander gegenüberstellte:

„1. *Euepipactis*: Lippe durch Eindrücke der beiden Seitenränder in zwei (eine hintere und vordere) Hälften geschieden, von denen die hintere (Hypochilum) concav und rings geschlossen ist.“ — Hierher *E. latifolia* mit den 5 Varietäten *atrорubens*, *microphylla*, *viridiflora*, *platyphylla* (entspricht *helleborine* s. str.) und *brevifolia* (entspr. *purpurata*).

„2. *Arthrochilum*: Lippe durch tiefe Einschnitte in die Seitenränder in zwei (eine hintere, der Columna zunächst stehende, und eine vordere) Hälften geteilt, die Ränder der hinteren in zwei freie Ohrchen auslaufend.“ — Hierher *E. palustris*.

REICHENBACH f. (153) übernahm (1851) diese Einteilung, allerdings mit veränderter Nomenklatur der Artnamen. BECK hingegen sah später (1890) die Unterschiede zwischen beiden Sektionen als schwerwiegend genug an, um die letztere in den Status einer eigenen Gattung zu erheben (s. o. S. 28).

SCHLECHTER begründete 1928 (125a, S. 269 u. 275) eine weitere Sektion, die er *Cymbobchilum* nannte und auf die Leitart *E. veratrifolia* stützte. Danach gliedert sich jetzt die Gattung wie folgt:

A. Epichil nicht gegliedert.

- I. Blüten in der Gattung klein oder kaum mittelgroß; Hypochil halbkugelig oder breit-elliptisch ohne Lappen, Epichil am Grunde mit mehr oder minder deutlichen, verdeckten Warzen oder Schwielen, gewöhnlich fast kreisrund-eiförmig; Säule kurz
..... I. *Euepipactis*
- II. Blüten in der Gattung groß; Hypochil schmal-kahnförmig, am Grunde mit zwei aufrechten, nach *hinten* stehenden Seitenlappen, die die Säule am Grunde umfassen, Epichil eiförmig-lanzettlich, mit zwei Lamellen; Säule mittelhoch II. *Cymbochilium*

B. Epichil gegliedert, Hypochil schwach konkav, die Seitenlappen nach *vorn* gerichtet; Säule mittelhoch III. *Arthrochilium*

Gleichzeitig erwähnt SCHLECHTER eine vierte und letzte Sektion, *Megapactis* SCHLTR. (zit. von SCHLECHTER 125a, S. 269, von v. SOÖ 125b, S. 348 und von NEVSKIJ in der Flora USSR, 146), die er aber nach intensiver Literaturdurchsicht nirgendwo legitim publiziert zu haben scheint. Sie gründet sich auf die amerikanische *E. gigantea* und auf die asiatische *E. royleana* und wird nur kurz skizziert: Blüten innerhalb der Gattung groß; Hypochil kahnförmig; Epichil nicht gegliedert (alles wie bei *Cymbochilium*); Hypochil seitlich mit nach *vorn* gerichteten Lappen (wie bei *Arthrochilium*). Zu den beiden von SCHLECHTER erstbeschriebenen Sektionen gehören vor allem die asiatischen Sippen der Gattung, die ihrerseits größtenteils von SCHLECHTER beschrieben wurden. Da der Autor es aber versäumte, deren Sektionszugehörigkeit jeweils anzugeben, alle Herbar-Typen dieser Arten anno 1943 in Berlin verbrannten, ein vergleichendes Studium derselben aber noch aussteht, möchte ich hier darauf verzichten, den Namen *Megapactis* durch Neubeschreibung zu legitimieren. Erst nach einer neuerlichen Untersuchung wird es sich zeigen, ob die SCHLECHTERSche Sektionsgliederung gut begründet ist oder nicht. Falls ja, so könnte doch — außer bei *Arthrochilium* — der Artenumfang der übrigen 3 Sektionen derzeit noch nicht genauer angegeben werden.

Artenanzahl und Artenübersicht

Nach Kennenlernen der Sektionseinteilung ergibt sich als nächste Frage die der Artenzusammensetzung. Hier zeigt die Literaturdurchsicht zunächst nicht weniger als 218 unter *Epipactis* gültig veröffentlichte Namen, des weiteren insgesamt 69 *Helleborine*-Kombinationen. Außerdem gehören zu unserem Themenkreis 29 *Amesia*-, 17 *Serapias*-, 10 *Limodorum* und 9 sonstige (*Arthrochilium* 1, *Cymbidium* 2, *Cephalanthera* 2, *Calliphyllo* 2, *Peramium* 1, *Parapactis* 1) Kombinationen, alles in allem also vermutlich 352 binäre Namen. So gilt es nun zu sichten, um daraus eine Übersicht des Artenkontingentes von *Epipactis* zu erhalten. Das Quellenstudium zeigt als erstes, daß von den 69 *Helleborine*-Namen nur 50 wirklich zu *Epipactis* und nicht weniger als 121 der genannten 218 *Epipactis*-Namen zu anderen Gattungen gehören. Insgesamt sind es 28 Genera, auf die sich die 19 + 121 = 140 Synonyma unter *Epipactis* + *Helleborine* verteilen (auf *Goodyera* 61, zu *Cephalanthera* 23, *Pogonia* 8, *Listera* und *Serapsis* je 6, *Neottia* 5, *Calopogon* 4, *Acianthus* 3, *Ophrys*, *Epipogium*, *Coralliorhiza* und *Spiranthes* je 2, zu *Limodorum*, *Chamorchis*, *Orcis*, *Spathoglottis*, *Eulophia*, *Eriochilus*, *Bletia*, *Pachystoma*, *Liparis*, *Malaxis*, *Hammarbya*, *Chloraea*, *Herminium*, *Microtis*, *Ponthieva* und *Chiloglottis* je eine Art).

Das vergleichende Namensstudium ergibt nun, daß sämtliche zu *Epipactis* gehörende Binome anderer Gattungsamen (also *Helleborine*, *Amesia*, etc., vgl. oben) ihr Namens- und inhaltliches Äquivalent in wenigstens einem der (nach Ausscheidung aller nicht zu *Epipactis* gehörenden Binome) verbliebenen 97 *Epipactis*-Artnamen hat. Wir können diese

Namen deshalb jetzt außer Betracht lassen. Eine Sichtung der restlichen 97 Namen unter geographischem Aspekt ergibt, daß hiervon sich

- 3 auf amerikanische Sippen,
- 5 auf afrikanische Sippen,
- 26 auf asiatische Sippen,
- 4 auf kleinasiatische Sippen,
- 45 auf eurasiatische Sippen und
- 9 auf Bastarde beziehen.
- 5 Namen sind zweifelhaft (nomina dubiosa).

a) Amerika

Amerika besitzt zwei *Epipactis*-Arten, unsere eurasiatische *E. belleborine* und *E. gigantea*. Der Zweifel am Indigenat der ersteren für Amerika scheint unberechtigt, denn sie wurde bereits 1879 entdeckt und ihr heute bekanntes Verbreitungsgebiet ist doch recht ausgedehnt: es reicht von O-Kanada (Quebec und Ontario) über eine Reihe der NO-Staaten der USA (New Hampshire, Vermont, Massachusetts, Connecticut, New York, Pennsylvania) stellenweise weiter nach Westen (Indiana, Missouri; unsichere Angaben für Montana).

Eine viel interessantere Art stellt *E. gigantea* DOUGL. ex HOOK. 1839 (*E. americana* LINDL. 1840; = *E. springlei* GAND. 1920) dar (Abb. 5). In taxonomischer Hinsicht ist sie der Typus der Sektion *Megapactis* und nächstverwandt mit der in Asien weitverbreiteten *E. royleana*, mit der sie im übrigen gelegentlich vereinigt wurde. Pflanzen dieser Art erreichen eine Höhe bis zu 1,5 m, ihre Blüten gehören zu den größten der Gattung. Nur wenig setzen sich die Brakteen von den Laubblättern ab, die Infloreszenzen sind daher „durchblättert“, außerdem nur locker- und bis 12blütig. Bis zu 15 cm Länge erreichen die untersten Brakteen. Die Art ist kalkliebend, bevorzugt quellige, frische Orte, moorige und sumpfige, feuchtnasse, aber nicht stagnierend nasse Stellen, kommt aber auch in Salzwiesen, in der Nähe von Salz- und heißen Quellen vor, außerdem von fast Meereshöhe bis auf nahezu 3000 m (Colorado), womit sie den Höhenrekord der Gattung hält. Ökologisch verhält sie sich also außerordentlich variabel. In Europa ist die Art schon lange bekannt, und sie wurde in England schon vor 1900 als die am leichtesten zu haltende *Epipactis* kultiviert. In der Natur erstreckt sich je nach geographischer und Höhenlage ihre Blütezeit auf März bis August. *E. gigantea* hat ein ausgedehntes und recht zusammenhängendes Areal, das von Brit. Columbien und den westlichen Küstenstaaten östlich bis zur Linie Montana/S-Dakota/Wyomin/Colorado/Oklahoma/Texas reicht und noch auf die beiden mexikanischen Provinzen Niederkalifornien und Hidalgo übergreift.

b) Afrika

Bislang sind 5 afrikanische Sippen beschrieben worden: *E. africana* RENDLE 1895, *E. abyssinica* PAX 1907, *E. excelsa* KRZL. 1909, *E. somaliensis* ROLFE 1897 und *E. ulugurica* MANSF. 1934. Bezüglich der Namen hat sich herausgestellt, daß *E. excelsa* ein Synonym zu *E. africana* (nach V. S. SUMMERHAYES) ist und *E. somaliensis* zu *E. veratrifolia* (nach HUNT, 122) gehört. Damit verbleiben 3 rein afrikanische Arten, zu denen sich (als *E. somaliensis*) noch *E. veratrifolia* aus N-Somali und evtl. (sehr zweifelhaft) Algerien gesellt. *E. africana* ist bisher aus dem Kongo, Äthiopien und südlich bis Malawi (früher Nyassaland), *E. abyssinica* nur aus Äthiopien, *E. ulugurica* nur aus Tanzania bekannt. Vergleichend sind diese Arten und ihre Verwandtschaft zu nicht afrikanischen Species noch nicht untersucht worden.

c) Asien

Aus diesem Erdteil sind insgesamt 25 *Epipactis* beschrieben worden. Nach meinen Erfahrungen und Erhebungen sind jedoch weitaus die meisten von ihnen nur ein oder ganz wenige Male gesammelt worden, und es existieren entsprechend wenige Belege von ihnen.

Eine speziellere Studie steht ebenfalls noch über diese Artengruppe aus, die damit insgesamt — taxonomisch wie floristisch — noch sehr lückenhaft bekannt ist, so daß damit zu rechnen sein dürfte, daß noch eine ganze Reihe der weiter unten angeführten Namen eines Tages nur als Synonyme weiterzuführen sind. Diese Vermutung wird überdies noch durch die Tatsache gestützt, daß 12 der 21 asiatischen Arten von SCHLECHTER beschrieben wurden, der bekanntlich die Artgrenzen recht eng zu ziehen pflegte. Selbst die Sektionszugehörigkeit wurde von diesem Autor bei seinen Neubeschreibungen nicht angegeben, und bei der bekannten relativen Einheitlichkeit aller *Epipactis*-Arten in ihrer Tracht und im Blütenbau ist es praktisch unmöglich, nach den Beschreibungen allein sich auch nur annähernd richtige Vorstellungen über diese Arten zu machen. Trotz allem kann man sich des Eindrucks nicht erwehren, daß das Entwicklungszentrum der Gattung hier in Asien, und zwar offenbar im südwestchinesischen Raum liegt.

Zusammenstellung der asiatischen Sippen nach geographischen Gesichtspunkten:

- E. veratrifolia* BOISS. 1853 (Syn.: *E. amoena* BUCH.-HAM. ex WALL. 1832, nom. nud.; = *E. consimilis* WALL. ex HOOK. f. 1890, non D. DON 1825; = *E. somaliensis* ROLFE 1897; = *E. wallichii* SCHLTR. 1920): (Algerien?), Zypern, Türkei, Syrien, Libanon, Irak, Iran, Afghanistan, Beluchistan, W-Pakistan, Nepal, Indien, N-Somaliland (vgl. auch unter d), S. 33).
- E. thunbergii* A. GRAY 1856 (Syn.: *E. longifolia* BL. 1858; = *E. manshurica* MAXIM ex NEVSKIJ 1934): UdSSR, Korea, Japan
- E. papillosa* FRANCH. & SAV. 1879 [Hierher *E. sayekiana* MAK. 1918 als var. *sayekiana* (MAK.) KOYAMA & ASAI]: UdSSR, Japan
- E. royleana* LINDL. 1839: UdSSR, China, Korea
- E. tangutica* SCHLTR. 1919: Tibet
- E. xanthophaea* SCHLTR. 1922: China (Chihili)
- E. schensiana* SCHLTR. 1922: China (Shensi)
- E. micrantha* PETER 1937: China (Kansu)
- E. longibracteata* (C. SCHWEINF. 1929) (C. SCHWEINF. 1937): China (Kansu)
- E. wilsonii* SCHLTR. 1924: China (Hupeh)
- E. setschuanica* AMES & SCHLTR. 1919: China (Szechuan)
- E. monticola* SCHLTR. 1924: China (Szechuan)
- E. squamellosa* SCHLTR. 1919: China (Kweichau)
- E. lingulata* HAND.-MAZ. 1936: China (Szechuan, Yunnan)
- E. handelii* SCHLTR. 1920: China (Yunnan)
- E. mairei* SCHLTR. 1919: China (Yunnan)
- E. yunnanensis* SCHLTR. 1919: China (Yunnan)
- E. discolor* KRZL. 1921: China (Yunnan)
- E. nephrocordia* SCHLTR. 1924: China (Yunnan)
- E. tenii* SCHLTR. 1921: China (Yunnan)
- E. obvii* FUKUYAMA 1934: Formosa

Die ersten vier genannten und auch „ältesten“ Arten sind zugleich die am weitesten verbreiteten. In Kultur befindet sich außer *E. royleana* (s. S. 69) keine der asiatischen Arten.

d) Kleinasien

An Asien schließt sich das orientalische Florengebiet an, das die Verbindung zu den eurasiatischen Sippen herstellt. Die 4 aus diesem Raum beschriebenen Arten sind:

- E. veratrifolia* BOISS. 1853: vgl. oben unter Asien!
E. condensata BOISS. 1859 ex YOUNG 1969: Türkei, Libanon, Zypern
E. troodei LINDB. 1942: Zypern
E. persica (SOÓ 1927) NANNF. 1946: Türkei, Iran, Afghanistan

Über die 3 letztgenannten Arten findet sich in diesem Heft eine gesonderte Studie von YOUNG, sie seien deswegen hier nur zur Vervollständigung erwähnt, gleichzeitig sei aber darauf hingewiesen, daß eben diese Arten erst durch YOUNG klarer erfäßbar geworden sind.

E. veratrifolia hingegen ist eine schon lange gut bekannte Art. Ihre oftmals umstrittene Identität mit der asiatischen *E. consimilis* WALL. ex HOOK. f. (non D. DON) ist erst kürzlich von HUNT (122) nachgewiesen worden, der gleichzeitig auch noch die Übereinstimmung dieser mit *E. somaliensis* (s. o.) klären konnte. *E. veratrifolia* ist der Typus der Sektion *Cymbochilium*, für die ein schmal-kahnförmiges Hypochil charakteristisch ist, das am Grund 2 aufrechte, nach hinten stehende Seitenlappen besitzt, die die Säule an deren Basis umfassen. Ähnlich wie bei *E. gigantea* ist auch hier die Infloreszenz deutlich durchblättert, besitzt also zumindest basal auffällig lange Brakteen. Recht groß sind die Blüten, deren Grundfarbe purpurn ist und die ± grün überlaufen sind.

e) Eurasien

Hierher gehören nach S. 31 45 verschiedene Namen, die sich auf unsere 5 „Grundarten“ *E. helleborine*, *purpurata*, *atrorubens*, *microphylla* und *palustris* beziehen. Sie sollen deshalb auch auf diese aufgeteilt besprochen werden. Auf Verbreitungsangaben wird hierbei verzichtet, da diese von WIEFELSPÜTZ S. 38 in diesem Heft mit Arealkarten für die allogamen Arten zusammengestellt worden sind. Über die entsprechenden Angaben für die autogamen vergleiche man bei YOUNG, ebenfalls in diesem Heft (S. 43 ff.). Auch soziologische und synökologische Angaben können unter Verweis auf die Aufsätze von v. SOÓ (S. 75), POTŮČEK (S. 83) und REICHLING (S. 88) hier unterbleiben, weil die dort für Ungarn bzw. die ČSSR und Luxemburg gegebenen Hinweise weitgehend auch für deutsche Verhältnisse Gültigkeit haben.

Eine Bemerkung sei aber vorweg beigefügt, welche gleichzeitig verhindern soll, diese Dinge bei jeder der nachfolgenden Taxa zu wiederholen. Für alle der nun zu besprechenden Arten gilt nämlich, daß von ihnen eine geringe (*microphylla*) bis sehr große (*helleborine*) Anzahl von Abweichungen beschrieben und benannt worden sind. Solche betreffen einerseits morphologische Differenzen, wie Blattform, -stellung und -folge, Auffälligkeit und Größe der Brakteen, den Blütenabstand, die Größe der Blüten, Strukturverschiedenheiten im Blütenbau, insbesondere der Lippe, andererseits Farbänderungen und Monstrositäten. Alle diese nicht dem Typus entsprechenden Varianten wurden entweder als Varietät, meist aber als formae oder (bei den Farbspielarten) als lusus eingestuft. v. SOÓ hält praktisch alle von ihnen nach wie vor aufrecht (vgl. S. 75 ff.), m. E. aber kommt kaum einer von ihnen eine taxonomische Bedeutung zu. Ob es sich bei ihnen insgesamt um individuelle Abweichungen, um Standortmodifikationen oder um ausgeprägtere Ökotypen handelt, läßt sich derzeit praktisch für keine dieser Abweichungen entscheiden, weil diese Frage leider niemals die gebührende Betrachtung gefunden hat. Im folgenden soll deshalb lediglich auf einige auffälligere Varietäten hingewiesen werden.

α. *E. palustris* (L.) CR. 1769

Basionym: *Serapias belleborine* η *palustris* L. 1753.

Syn.: *E. longifolia* ALL. 1785; *E. salina* SCHUR 1866.

Einzige Art — und damit recht isoliert stehend — der durch den Besitz eines frei beweglichen Epichils ausgezeichneten Sektion *Arthrochilium*. Diese wurde von BECK 1890 zur eigenen Gattung erhoben.

β. *E. atrorubens* SCHULT. 1814

Basionym: *Serapias latifolia atrorubens* HOFFM. 1804.

Syn.: *E. rubiginosa* GAUD. ex KOCH 1844;

E. atropurpurea RAF. 1810;

E. latifolia LESS. 1834;

E. media FR. 1839;

E. macropodia PETERM. 1841;

E. microphylla SIEB. ex NYM. 1882;

E. tremolsii PAU 1914.

So vielseitig sich diese Art in ökologischer Hinsicht verhält, so einheitlich ist sie in ihrem Habitus und in morphologischen Details. Vor höherem taxonomischen Wert ist wohl nur die von v. SOÓ und GRABER als Ökotyp der ungarischen Sandpuszta auftretende ssp. *borbasii* (SOÓ 1927 pro var. sub *Helleborine*) SOÓ 1968 [= var. *dilatata* (GRABER 1924 sub *Helleborine*) VERM. 1949]. Sie zeichnet sich vor allem durch kleinen Wuchs und besonders kurze und breite Blätter aus. Unklar ist bis heute die nur aus Katalonien beschriebene var. *tremolsii* (PAU 1914 pro sec.) SCHLTR. 1928, die von SCHLECHTER wie folgt beschrieben wird: Vom Typus unterschieden durch breitere und bis fast kreisrunde, ziemlich dicht gestellte Blätter, durch meist etwas größere Blüten, durch eine breitere Lippe, deren Hypochil innen mit 5 deutlicher verdickten und etwas gezähnelten Kielen versehen ist, mit einem sehr breiten, nierenförmigen Epichil, das stumpflich zugespitzt, am Rande leicht gewellt und an der Basis fast herzförmig abgestutzt ist. — Es wäre wünschenswert, wenn auf solche Formen — wobei über eine andere Blütenfärbung nichts ausgesagt wird — insbesondere in Spanien geachtet würde.

γ. *E. microphylla* SW. 1800.

Syn.: *E. atrorubens* ROSTK. ex SPR. 1826; *E. intermedia* SCHUR 1866.

Noch einheitlicher als die vorige Art verhält sich *E. microphylla*, unklar ist hier allenfalls die 1846 von IRMISCH aus Thüringen beschriebene var. *nuda* als kahlstengelige Form, sowie die Bewertung der Neigung zur Autogamie, insofern die Art als fakultativ autogam bezeichnet werden kann.

δ. *E. purpurata* SM. 1828.

Syn.: *E. sessilifolia* PETERM. 1844;

E. violacea (DUR. 1846) BOR. 1857;

E. varians (CR. 1769) FLEISCHM. & RECH. 1905

E. graeca HAL. ex SOÓ 1929.

ε. *E. belleborine* (L 1753) CR. s. l.

Nicht nur ist die Fülle der hierher gehörenden Namen ein Ausdruck der wechselhaften und vielfältigen Gestalt unserer häufigsten *Epipactis*, sondern sie geht auch auf eine unterschiedliche Anwendung und Deutung vor allem der Frühbeschreibungen zurück. Soweit ging schließlich die Namensverwirrung sowohl in typologischer als auch in nomenklatorischer Hinsicht, daß vor 15 Jahren niemand wirklich überzeugend darlegen konnte, welcher Name welchen Inhalt hatte, wohin er gehörte und wie die nomenklatorische Frage nach ihrer Gültigkeit zu beantworten wäre. Erst VERMEULEN vermochte 1955 (78) diese typologisch-nomenklatorisch-literarische Puzzleaufgabe zu lösen und erbrachte uns damit klare und endlich stabilisierte Namensverhältnisse.

Vor allem durch Beobachtungen der Bestäubungsbiologie war schon seit langem klar, daß sich innerhalb unserer weitgefaßten *E. belleborine* fremdbestäubende (allogame) und selbst-

bestäubende (autogame) Sippen unterscheiden lassen. Insbesondere durch die englischen Autoren GODFERY und später YOUNG gelang es, die autogamen Typen zu erkennen und auch taxonomisch zu gliedern. Das evtl. bereits endgültige Ergebnis dieser außerordentlich schwierigen Arbeit — man vergleiche vor allem die reiche Originalliteratur! — liegt nunmehr in diesem Heft durch YOUNG vor (S. 43). Danach lassen sich aus dem Kollektivaggregat *Epipactis helleborine*, also sensu latissimo — die folgenden 5 autogamen Kleinarten aussondern:

- ε 1. *E. phyllanthes* G. E. SM. 1852 (Fig. 26)
Syn.: *E. phyllanthus* LINDL. 1852
E. vectensis (T. & T. A. STEPH. 1918) BROOKE & ROSE 1940;
E. pendula C. THOMAS 1942; *E. cambrensis* C. THOMAS 1950.
- ε 2. *E. leptochila* (GODF.) GODF. 1921 (Abb. 10, Fig. 22, 23, 66, 67)
Syn.: *E. cleistogama* C. THOMAS 1948 (Fig. 24, 68)
- ε 3. *E. muelleri* GODF. 1921 (Fig. 25, 69)
- ε 4. *E. dunensis* (T. & T. A. STEPH. 1918) GODF. 1926
- ε 5. *E. confusa* YOUNG 1953 (Fig. 27—29, 70).

Schon die genannten Jahreszahlen zeigen an, wie relativ lange man doch schon diese Sippen kannte, und um so mehr wird man sich fragen müssen, weshalb sie bei uns so lange unbeachtet blieben und erst durch REICHLING in ROTHMALER und dann durch SENGHAS in SCHMEIL-FITSCHEN in unsere neuere floristische Literatur Eingang fanden. Hierauf ist zuerst die Verbreitung zu nennen, denn in allen Fällen handelt es sich um Pflanzen von ± atlantischer Verbreitung (vgl. Karten Fig. 30—33). Ein zweiter Grund ist der, daß sich in Deutschland praktisch nur KRÖSCHE (von 1928—1937, s. Literaturverzeichnis) mit diesen autogamen Formen beschäftigte. Dieser Autor unterschied und benannte eine ganze Reihe gesonderter Formen nach seinen minutiösen Detailuntersuchungen. Wenn seine diesbezüglichen Ergebnisse dennoch kaum einem größeren Kreis und schon gar nicht dauerhaft bekanntgegeben worden sind, so lag das daran, daß KRÖSCHE des öfteren seine Ansichten über die von ihm untersuchten und unterschiedenen Formen änderte, daß seine Arbeiten nicht eben leicht zu verstehen und seine beigegebenen Zeichnungen wenig instruktiv sind. Außer KRÖSCHE befaßte sich nur ZIMMERMANN mit der *Epipactis*-Autogamie (99, 100). Seine Betonung der Besonderheit der Säulenstruktur ging sogar so weit, daß er für die von ihm studierten autogamen Formen eine neue Gattung prägte (*Parapactis* ZIMM. 1922) und dazu sagte: „Es handelt sich bei *Parapactis* nicht um Aufspaltung der Gattung *Epipactis*, sondern um Richtigstellung einer falschen Unterbringung von Formen, die in keinem Abhängigkeitsverhältnis zu *Epipactis* stehen, besonders nicht zu *Epipactis latifolia* ALL.“ (Sperrung im Original!) Von dieser extremen Einstellung sind wir heute weit entfernt, obwohl sie für den Bereich der europäischen Orchideen noch verständlich wäre. Unter den tropischen Orchideen jedoch kommen Fälle von obligater Autogamie des öfteren vor, und solche Sippen sind in allen bekannten Fällen ganz zweifellos entweder mit anderen allogamen Arten nächstverwandt, oder es finden sich innerhalb der gleichen Art je eine allo- und eine autogame Sippe. — Nachdem nun nicht weniger als 10 *Epipactis*-Binome auf die autogamen Arten entfallen sind, verbleiben jetzt noch 14 Namen, die sich insgesamt beziehen auf

- ε 6. *E. helleborine* (L.) CR. 1769
Basionym: *Serapias helleborine* L. 1753
Syn.: *E. latifolia* (L. 1753) ALL. 1785
E. vividans (CR. 1769) BECK 1790
E. consimilis D. DON 1825
E. macrostachya LINDL. 1825
- E. uliginosa* VEST 1825
E. herbacea LINDL. 1839
E. pycnostachya C. KOCH 1849

E. dalbousiae WIGHT 1852
E. intrusa LINDL. 1857
E. orbicularis C. RICHT. 1887

E. atroviridis LINTON 1903
E. crowtheri DRUCE 1919

Nur 7 dieser früheren Neubeschreibungen erfolgten nach europäischen Pflanzen, 5 aus Asien (*consimilis*, *macrostachya*, *herbacea*, *dalbousiae*, *intrusa*) und *E. pycnostachys* aus Kleinasien.

Eine monographische Behandlung dieses Formenkreises ist zwar mehrfach versucht, aber niemals mit befriedigendem Erfolg durchgeführt worden (vgl. ASCHERSON & GRAEBNER [102], GRABER [21], SOÓ [125b]). Lassen wir die von allen Autoren nur nieder (als forma oder subvarietas) bewerteten Abweichungen, Farbspielarten und Monstrositäten ganz außer acht, da ihnen mit Sicherheit auch kein taxonomisches Gewicht zukommt, dann verbleiben immer noch im wesentlichen 5 Namen, denen von den meisten Autoren doch eine höhere Wertigkeit, als Varietät oder Unterart, zugesprochen wurde: *dilatata*, *neerlandica*, *orbicularis*, *platyphylla*, *purpurea*. Diese Taxa lassen sich der Literatur zufolge etwa so charakterisieren (die folgenden Namen sind unter Weglassung der originalen oder späteren Rangstufe nur mit dem Erstautor und der entsprechenden Jahreszahl genannt):

purpurea CEL. 1881: Blätter eiförmig-lanzettlich; Blüte schmutziggelblich; Hypochil schwarzpurpurn.

neerlandica VERM. 1949: Habitus steif-gedrunge; Blätter kurz; unterste Braktee meist kurz; Infloreszenz dicht; Stengel oft büschelweise (= var. *dumensis* bei SCHLECHTER); typische Dünenform der Meeresküsten.

orbicularis C. RICHT. 1887: Blätter kurz oder kaum so lang wie die Internodien, lanzettlich bis kreisrund.

dilatata A. & GR. 1907: Pflanzen kurz-gedrunge; Blätter breit-eiförmig. Oft an Küsten, seltener im Binnenland.

platyphylla IRM. 1842: Oberbegriff für *orbicularis* plus *dilatata*.

Alles, was sich in der Literatur mehr über diese Namen findet, ist vergleichsweise nichtsagend. Wer *Epipactis* kennt, wird darüber hinaus feststellen, daß auch den oben angeführten Merkmalen keine sonderlich hohe Aussagekraft zukommt. Allenfalls ist der Ökotypus *neerlandica* einigermaßen eindeutig charakterisiert. Für die übrigen drei bis vier „Varietäten“ muß — eine vergleichsweise ähnliche Situation wie bei *Dactylophiza* — an die Leser und Floristen appelliert werden, künftig auf eben diese Formen besonders zu achten.

Es geht auch hier erneut darum, zu erfahren, ob die fraglichen Abweichungen einzeln, häufiger oder populationsweise auftreten, und ob irgendwelche geographischen oder ökologischen Schwerpunkte hinsichtlich ihrer Verbreitung existieren. Was nämlich Vorkommen und Verbreitung anbetrifft, so besitzen sie insgesamt kein bestimmtes Areal, alle bisherigen Einzelangaben liegen vielmehr in unterschiedlicher Weise im Gebiet der Art.

f) Bastarde

An natürlichen Hybriden ist die Gattung *Epipactis* nicht eben reich, dies sowohl, was die in der Natur realisierten Kombinationsmöglichkeiten als auch deren Häufigkeit anbetrifft. Folgende Hybridennamen sind bislang veröffentlicht worden (in Klammern die Kreuzungspartner in der heutigen Nomenklatur):

- × *Cephalopactis speciosa* (WETTST. 1889) A. & GR. 1907
(*Cephalanthera damasonium* × *Ep. atrovirens*)
- × *Cephalopactis hybrida* (HOL. ex SOÓ 1928) DOM. 1928
(*Cephalanthera damasonium* × *Ep. helleborine*)

- Ep.* × *schmalhauseni* C. RICHT. 1890 (*belleborine* × *atrorubens*)
Ep. × *fleischmannii* HEIMERL 1911 (*belleborine* var. *orbicularis* × *atrorubens*)
Ep. × *schulzei* FOURN. 1927 (*belleborine* × *purpurata*)
Ep. × *stephensonii* GODF. 1933 (*belleborine* × *leptochila*)
Ep. × *barlae* A. CAMUS 1929 (*belleborine* × *microphylla*)
Ep. × *lestaliensis* A. CAMUS 1929 („*viridiflora*“ × *purpurata*)
Ep. × *graberi* A. CAMUS 1929 (*microphylla* × *atrorubens*)
Ep. × *pupplingensis* BELL 1969 (*palustris* × *atrorubens*)

Es soll hier davon Abstand genommen werden, die bisherigen Fundorte dieser Hybriden zusammenzustellen, dies wird an anderer Stelle geschehen (119). Erwähnt sei hier lediglich, daß beide bigenerischen Bastarde zumindest sehr zweifelhaft sind (vgl. hierzu in 125b, S. 358—359).

g) nomina dubia

Eine Zuordnung der folgenden Namen zu distinkten Sippen erscheint derzeit nicht mit absoluter Sicherheit möglich:

- E. viridiflora* (HOFFM.) RCHB. 1830 *E. varians* D. T. & SARNTH. 1906
E. guttata-sanguinis ARV.-TOUV. 1871 *E. cruenta* BERT. ex VIGN. 1932
E. dubia E. H. L. KRAUSE 1905 *E. todari* TEN.

Chromosomenuntersuchungen

bestätigen die Auffassung, daß es sich bei *Epipactis* um eine von *Limodorum* (2n = 64) und *Cephalanthera* (2n = 32—36) getrennte Gattung handelt. Bisher wurden folgende Chromosomenzahlen ermittelt:

Art	n	2n	Autor
<i>palustris</i>	20	40	HAGERUP 1944, 1947; LOVE & LOVE 1944; KLIPHUIS 1962; MEILI-FREI 1965
<i>atrorubens</i>	20	40	HAGERUP 1944, 1947; LOVE & LOVE 1944; POGAN & WCISLO 1957; KLIPHUIS 1962
<i>belleborine</i>		38	BARBER 1942; HAGERUP 1947; POGAN & WCISLO 1957; KLIPHUIS 1962; MEILI-FREI 1965
	20	40	BARBER 1942; POGAN & WCISLO 1957; WEIJER 1952; MEILI-FREI 1965
<i>confusa</i>		40	HAGERUP 1945, 1947
<i>phyllanthes</i>		36	HAGERUP 1947
<i>purpurata</i>		40	MEILI-FREI 1965
<i>microphylla</i>		40	HAGERUP 1947; MEILI-FREI 1965
<i>persica</i>	20	40	HAGERUP 1947
<i>papillosa</i>	20		MATSUURU & SATO 1935
<i>sayekiana</i>		40	MIDUNO 1938
<i>thunbergii</i>	20		MIDUNO 1938

Anmerkung: Die ursprünglich von HAGERUP unter falschen Namen (aus dem Formenkreis der autogamen Arten) publizierten Zahlen sind in unserer Tabelle durch YOUNG bereits richtiggestellt.

Ergänzende Untersuchungen sind insbesondere über die autogamen und ostmediterranean Arten sehr erwünscht.

Dr. K. Senghas, Botanischer Garten der Universität, 69 Heidelberg, Hofmeisterweg 4

Zur Verbreitung der europäischen allogamen *Epipactis*-Arten

Vorbemerkung: Die Angaben über die Verbreitungsgebiete von *Epipactis helleborine*, *E. purpurata*, *E. atrorubens*, *E. palustris* und *E. microphylla*, sowie die Verbreitungskarten wurden nach der Literatur (vgl. S. 125 ff.) und nach eigenen Beobachtungen erstellt. Der Verf. ist sich darüber im klaren, daß diese Karten keine endgültigen sein können; denn durch neue Funde, die besonders durch das in letzter Zeit ständig anwachsende Interesse an unseren Orchideen möglich sind, werden in Zukunft Korrekturen notwendig sein.*)

E. helleborine (Fig. 17)

Von allen *Epipactis*-Arten hat *E. helleborine* das größte Verbreitungsgebiet. Nach v. SOÓ reicht sie bis Mittelasien. CAMUS gibt sie selbst für Japan an. Im Norden Europas erreicht sie am 71. Breitengrad fast das Nordkap, Lappland wird aber ausgeschlossen. Ganz Europa sowie Marokko und Algerien gehören zum Verbreitungsgebiet. Einzig auf Kreta wurde sie bisher nicht nachgewiesen. *Epipactis helleborine* ist demnach ein eurasiatisches Florenelement und wächst von der Küstenregion bis in die Voralpenstufe. Die höchsten Höhen werden in Tirol mit 1550 m, in den Alpes Maritimes mit 1600 m, in Marokko mit 1700 m und in Graubünden mit 1750 m erreicht.

E. purpurata (Fig. 18)

In *Epipactis purpurata* haben wir ein ausgesprochen mitteleuropäisches Florenelement vor uns. Ihre westliche Verbreitung umschließt den Ost- und Südteil Englands, mit Ausnahme von Norfolk und Suffolk, sowie Cornwall, erfaßt dann in Frankreich die Departements Calvados, Cher usw. bis südlich zur Dordogne. Im Süden verläuft die Grenze über die Walliser Alpen und Tirol bis nach Kroatien, Bulgarien und Rumänien, dann nordwestlich über Polen, nach SCHLECHTER über Ost- und Westpreußen weiter nach Thüringen und über Hannover, Ostwestfalen zur Eifel und Luxemburg bis in den Südosten von Belgien. Außerhalb des geschlossenen Verbreitungsgebietes ist auch ein Wuchsort an der Ostküste von Jütland und ihr Vorkommen in Schleswig-Holstein. v. SOÓ meldet sie auch von Portugal. Die Verbreitung in Rußland und Westsibirien steht noch nicht fest.

Die Kreuze auf der Karte geben die bisher bekanntgewordenen Wuchsorte des chlorophylllosen *lusus erdneri* an. Sein locus *classicus* befindet sich bei Ried in der Nähe von Neuburg/Donau. Weitere Fundorte liegen in England in Worcestershire (1807), in East Sussex, Surrey und Oxfordshire, in Österreich bei Purkersdorf bei Wien, in Deutschland bei Salzgitter, Rhoden, Göttingen und noch an fünf weiteren Stellen in Baden-Württemberg.

Die subatlantische *E. purpurata* wächst in Deutschland vornehmlich in der Bergstufe mit bevorzugten Höhenlagen von etwa 300 m (z. B. in der Eifel), bis 700 m (in der Baar) und 800 m (Jura). In Dänemark und Schleswig-Holstein wächst sie in Höhenlagen um 50 m.

E. atrorubens (Fig. 19)

E. atrorubens erreicht als eurasiatisches Florenelement im Norden in Karelien den 63. Breitengrad und geht in Skandinavien bis an das Ende des Porsanger-Fjordes zum 70. Breitengrad hinauf. Ebenso wie von *E. helleborine* wird Lappland ausgeschlossen. In Groß-

*) Anm. d. Hrsg.: Von MEUSEL et al. (143) wurden in jüngerer Zeit 2 Verbreitungskarten (von *E. palustris* und *E. atrorubens*) veröffentlicht, die weitgehend mit den hier vorgelegten übereinstimmen.

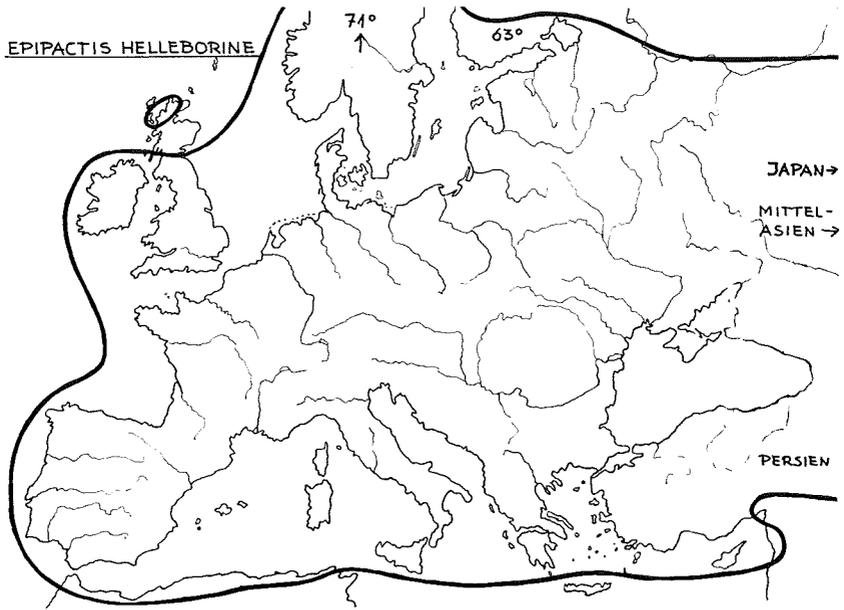
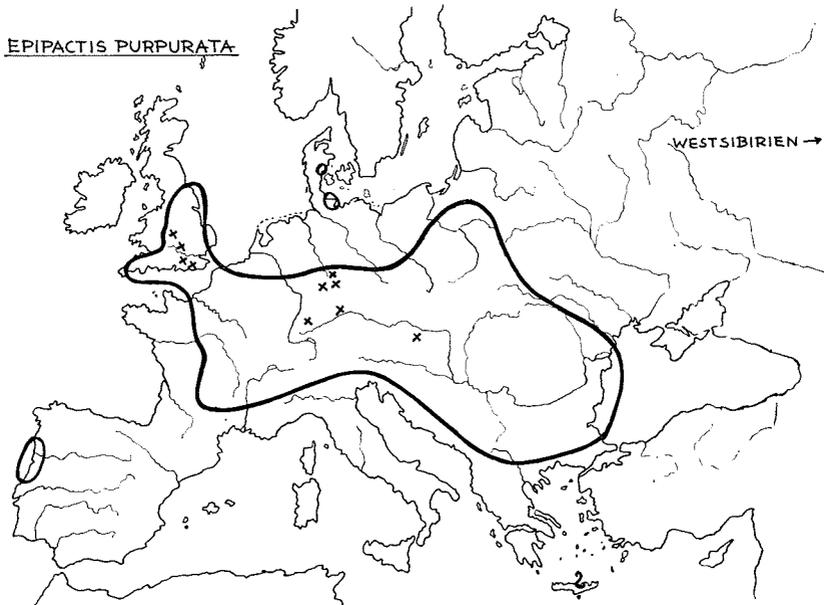


Fig. 17: Verbreitungskarte von *Epipactis helleborine*.

Fig. 18: Verbreitungskarte von *Epipactis purpurata*; X = *lus. erdneri*



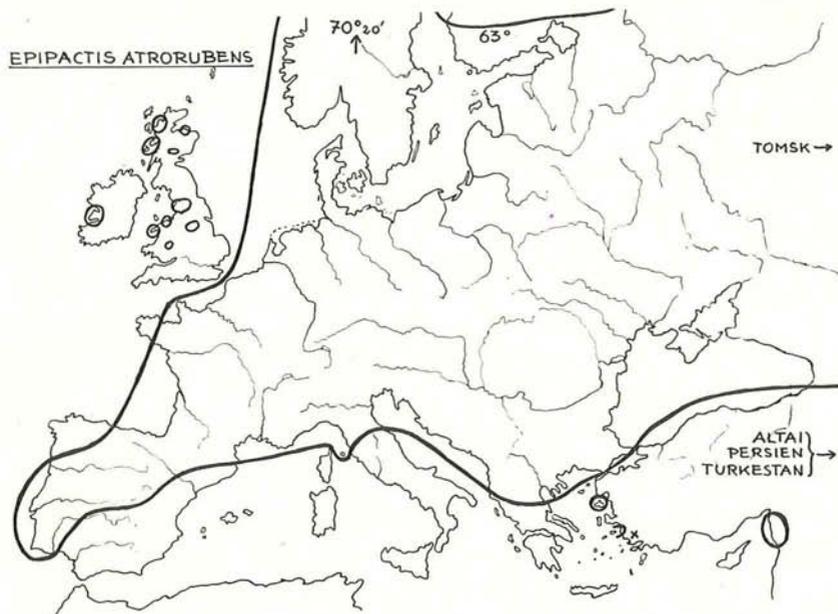
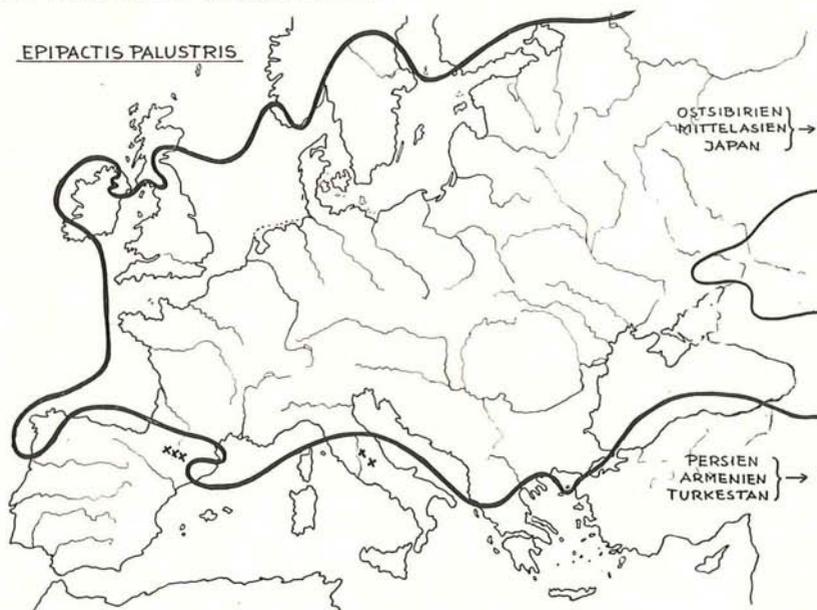


Fig. 19: Verbreitungskarte von *Epipactis atrorubens*.

Fig. 20: Verbreitungskarte von *Epipactis palustris*.



britannien und Irland kommt sie nur zerstreut vor. In Frankreich wird die Bretagne und in Spanien der Nordwestteil ausgeschlossen. Ganz Portugal, Neu- und Altkastilien, Arragonien und Catalonien gehören wieder zum Verbreitungsgebiet. Die weitere Grenze verläuft über Elba und den nördlichen Teil des Appenin und schließt Dalmatien, Albanien, Thessalien und den europäischen Teil der Türkei ein. *E. atrorubens* ist dann wieder im Kaukasus vorhanden und geht weiter zum Altai, nach Persien und Turkestan. In Sibirien wird Tomsk erreicht. RENZ gibt sie auch für Lesbos, die Halbinsel Mykale und zwischen Ephesos und Milet an. Außerhalb des geschlossenen Gebietes kommt sie in Syrien vor.

Epipactis atrorubens wächst von den Sanddünen der Küsten (Belgien, Rügen, Frische und Kurische Nehrung, daher ihr Name Strandvanille) bis in die Alpen und schließt dort im allgemeinen mit der Baumgrenze ab. Sie kommt aber auch noch in der Krummholzstufe vor und steigt vereinzelt in Tirol bis auf 2000 m und im Val Clouza in Italien bis 2200 m. *E. atrorubens* erreicht somit von allen europäischen *Epipactis*-Arten die höchsten Höhen, im Pamirgebirge sogar 2700 m.

E. palustris (Fig. 20)

Hauptsächlich ist *E. palustris* in Ostsibirien und Mittelasien verbreitet. In Europa finden wir ihre nördliche Begrenzung in Kareliden und Nyland unter Einschluß der Åland-Inseln und in Schweden nördlich bis Jämtland, wo sie auf die südliche Grenze von *Calypso borealis* stößt. In Norwegen finden wir *E. palustris* in der Landschaft Rinkerige und zwischen dem Kap Lindesne und dem Stavanger-Fjord. Die Grenze durchzieht dann Schottland und Irland, schließt ganz Frankreich ein und geht dann über Galizien in Spanien und die Provinzen Beira und Alemtejo in Portugal wieder nach Norden, schließt die Pyrenäen aus und umkreist Catalonien. In Arragonien ist *E. palustris* nur an drei Stellen bekannt. Die immergrüne Region des Mittelmeers wird weitgehend gemieden. Die Grenze durchläuft dann Norditalien; in den Gebirgen Mittelitaliens ist *E. palustris* nur an wenigen Stellen vorhanden. Weiter wird Südslavien, Albanien, Bulgarien und Thessalien eingeschlossen. Bei dem Charakter der Insel Samothrake ist es nicht verwunderlich, sie auch dort zu finden, sie wächst hier in schattigen Platanenhainen an der Nordküste. Im weiteren Verlauf wird Gallipoli und der westliche Teil der Türkei umschlossen. In Kleinasien kommt *E. palustris* in der Provinz Lasistan vor. Dann verläuft die Verbreitungsgrenze südlich des Kaukasus bis nach Nordpersien, Armenien und Turkestan. CAMUS gibt sie auch für Japan und den Himalaya an. Unter den zahlreichen terrestrischen Orchideen von Hongkong ist sie aber unbekannt (briefl. Mitteilung).

Epipactis palustris wächst in niedrigen Lagen ebenso wie in den Alpen, steigt aber dort, entsprechend ihrem Fehlen in den nördlichsten Breiten, nur bis um 1500 m: Walliser Alpen 1250 m, Tirol 1500 m, Graubünden 1600 m.

E. microphylla (Fig. 21)

E. microphylla bewohnt als mitteleuropäisch-kaukasisches Florenelement ein mehr südliches Areal. Sie erreicht im Osten das Kaspische Meer. Ihre Nordgrenze verläuft unter Einschluß der Krim, von ganz Rumänien, Ungarn, Schlesien, Brandenburg und Hannover bis nach Westfalen. Dann durchzieht ihre Grenze in südwestlicher Richtung den Westen von Luxemburg und den Süden von Belgien. Das Departement Aisne, die Ile de France, das Zentralmassiv und Südwestfrankreich werden eingeschlossen. In Spanien ist *E. microphylla* in Arragonien, Katalonien und auf Mallorca verbreitet. Auf den Inseln Ibiza und Menorca scheint sie zu fehlen. Auf Korsika, Sardinien, Elba, Sizilien und Ischia ist sie aber ebenso vorhanden wie an der Südwestküste Italiens und im westlichen Appenin. In der Dauphiné, in Tirol und Salzburg fehlt sie. Dalmatien, Albanien, der Epirus und Thessalien gehören

EPIPACTIS MICROPHYLLA

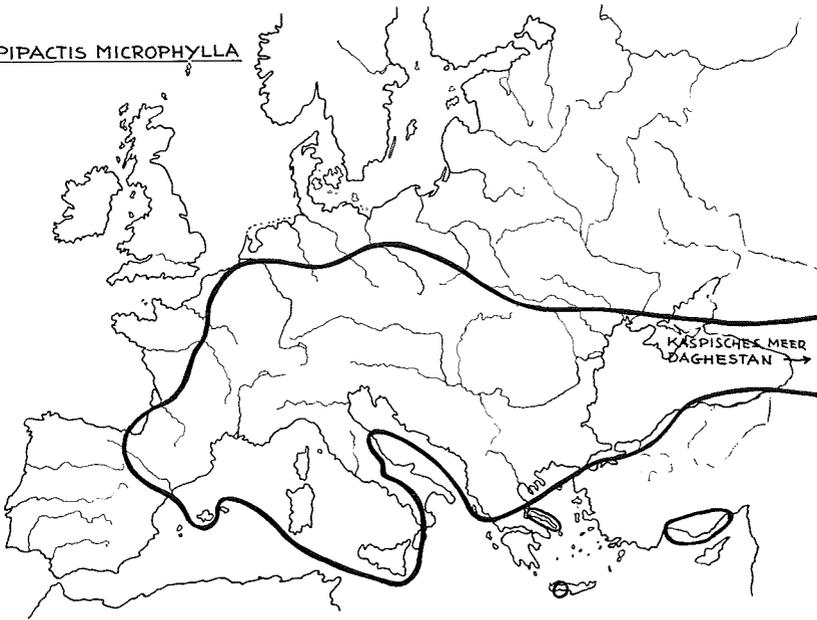


Fig. 21: Verbreitungskarte von *Epipactis microphylla*.

zum Verbreitungsgebiet. RENZ wies sie auch für die Inseln Euböa und Sphakia vor der Südküste im Westen von Kreta nach. Außerhalb liegt auch das Vorkommen in Cilicien.

In Kleinasien ist *E. microphylla* nur noch in Bithynien vorhanden. Unter Einschluß des Kaukasus verläuft dann die Grenze wieder nach Daghestan zum Kaspischen Meer.

Als subatlantische bis submediterrane Pflanze bewohnt *E. microphylla* ein mehr südliches Areal und erreicht nur in Südlagen größere Höhen wie in den Alpes Maritimes 1250 m, in Graubünden 1220 m und in Nordspanien um 1000 m. In Ungarn kommt sie bis 700 m und auf Mallorca bis 900 m vor.

Dr. W. Wiefelspütz, 586 Iserlohn, Hansaallee 26

Bestimmung und Verbreitung der autogamen *Epipactis*-Arten

Einleitung

Vor genau 100 Jahren hat Hermann MÜLLER in einem Bericht über den Bestäubungsmechanismus bei einigen westfälischen Orchideen (48) eine *Epipactis* beschrieben und abgebildet, welcher der Insektbestäubungsmechanismus fehlt, und wo somit jede Blüte vom eigenen Pollen befruchtet werden muß. Nach heutiger Ausdrucksweise ist diese also obligat autogam. MÜLLER wußte, daß die gewöhnliche *E. helleborine* von Wespen kreuzbestäubt wird, wie es DARWIN nur einige Jahre vorher beschrieben hatte. Daher hatte er eine andere Art in der Hand, und er identifizierte seine Pflanze als *E. viridiflora* (HOFFM.) RCHB. Von da an wird die Ansicht in der Literatur allgemein verbreitet, daß *E. viridiflora* selbstbestäubend sei.

Im Jahre 1914 gaben WHELDON und TRAVIS (83) in England den Fund einer selbstbefruchtenden *Epipactis* auf Dünen nördlich von Liverpool bekannt. Auf Grund ihrer Autogamie wurde diese als *E. viridiflora* identifiziert. Innerhalb der nächsten 12 Jahre hatten englische Botaniker klar gesehen, daß mehr als eine autogame *Epipactis*-Art existiert, und GODFERY hatte erkannt, daß der Name *E. viridiflora* zu keiner selbstbestäubenden Pflanze, sondern zu einer Form von *E. helleborine* gehört. Daher benannte er MÜLLER zu Ehren als *E. muelleri* die von ihm in den Seealpen neugefundene MÜLLERsche Pflanze (17); die Liverpooler Pflanze wurde *E. dumensis* (T. & T. A. STEPH.) GODF. (20), und eine dritte autogame Art aus Südeuropa wurde *E. leptochila* (GODF.) GODF. benannt (18).

Diese Ergebnisse wurden von europäischen Botanikern zum großen Teil unbeachtet gelassen, ausgenommen in Deutschland, wo auch ZIMMERMANN (99, 100) *E. muelleri* studierte. Er hielt sie für genügend abgesondert, um sie als neue Gattung abzutrennen und beschrieb sie als *Parapactis epipactoides*. Ebenfalls in Deutschland schrieb Ernst KRÖSCHE eine Reihe von Berichten (29—39) über minutiöse Abweichungen im Blütenbau bei den von ihm um Braunschweig und Hannover studierten *E. leptochila* und *E. muelleri*.

Später richtete man die Aufmerksamkeit auf einige merkwürdige *Epipactis*-Pflanzen, die durch ihren kahlen Stengel und durch hängende, mitunter sehr mißgestaltete, grüne Blüten gekennzeichnet waren. Schon 1852 hatten John LINDLEY und Gerard SMITH (67) solche Pflanzen aus Südeuropa klar beschrieben, und zwar hatten SMITH dafür den Namen *E. phyllanthos* aufgestellt. Jedoch wurde diese frühe Veröffentlichung ganz vernachlässigt. Auch GODFERY und seine Zeitgenossen kannten solche Pflanzen, aber sie hielten sie für „entartete“ Formen von *E. leptochila*. Vor 20—30 Jahren erkannte BROOKE und ROSE (5) und auch Charles THOMAS (74) in England erstmals klar, daß diese in der Tat ganz verschieden von *E. leptochila* sind, und man gab ihnen die Namen *E. vectensis* (T. & T. A. STEPH.) BROOKE & ROSE, *E. pendula* C. THOMAS und *E. cambrensis* C. THOMAS (75). Kurz danach machte NANNFELDT (49) in Schweden auf eine kahlstengelige *Epipactis* aufmerksam, die in Skandinavien lange bekannt war, aber für *E. microphylla* gehalten wurde. Er schlug vor, alle kahlstengeligen *Epipactis* als eine Art zusammenzufassen, und er nahm dafür den ursprünglich aus Persien beschriebenen Artnamen *E. persica* HAUSSKN. an. Darin schloß er *E. vectensis* aus England und *E. troodi* LINDB. f. aus Zypern ein, außerdem die skandinavische „*E. microphylla*“, und er zitierte Angaben aus anderen Orten Europas.

Der Verfasser (89) hat NANNFELDTs Bearbeitung verworfen, weil sein Aggregat *E. persica* zu heterogen ist. Er machte auch auf Gerard SMITHs gültig veröffentlichten Art-

namen *E. phyllanthes* aufmerksam (86), die er als eine ziemlich variable Art ansieht, die *E. vectensis*, *E. pendula* und *E. cambrensis* einschließt, aber nicht die asiatischen oder skandinavischen Pflanzen. Letzteren wurde der neue Name *E. confusa* D. P. YOUNG gegeben. Man darf bemerken, daß, während *E. phyllanthes* und *E. confusa* obligat autogam sind, *E. troodi* insektenbestäubungsfähig ist, und daß die Pollinationsbiologie von *E. persica* sensu stricto bisher unbekannt ist.

Man kann nun einsehen, daß trotz der langen botanischen Geschichte der autogamen *Epipactis* ihre Taxonomie lange unklar geblieben ist. Obgleich sie durch Mittel- und Westeuropa weit verbreitet sind, hat man bis in die jüngste Zeit nur in Deutschland und in England ihre Morphologie, Biologie und Taxonomie studiert. In den übrigen Ländern wurden sie nicht beachtet oder sie sind mißverstanden bzw. übersehen worden. Eine Ausnahme ist die hervorragende Erforschung (56) der luxemburgischen Arten. In bisherigen Monographien der europäischen Orchideen erscheint keine praktikable Bearbeitung dieser Pflanzen.

Die folgende Darstellung ist auch für den Nichtfachmann verständlich gemacht, um ihm eine brauchbare Klassifikation zu ermöglichen. Es ist hervorzuheben, daß man diese Arten in der Natur erkennen lernen sollte, bevor man irgendeine taxonomische Aussage macht. Auch ist zu betonen, daß sich der Anfänger zuerst nur starken, ausgewachsenen Pflanzen zuwenden sollte. Kleine, schwache Pflanzen sind erst dann bestimmbar, wenn man die verschiedenen Arten gut kennt.

Erkennung der autogamen Arten

Wie soll man vor allen Dingen eine autogame *Epipactis* erkennen? Diese Frage läßt sich am besten durch Betrachtung der entomogamen (= insektenbestäubten) Arten beantworten. Diese sind an einem wirksamen Kreuzbestäubungsmechanismus zu erkennen, d. h. die frisch geöffneten Blüten besitzen ein deutlich sichtbares kugeldrüsiges Rostellum, und man sollte Blüten finden, die nicht nur dieses aufweisen, sondern — was wichtiger ist — bei denen man auf die bekannte Weise die Pollinien mit einer Bleistiftspitze herausziehen kann. Bei älteren Blüten mag nach Vertrocknung des Rostellums Selbstbestäubung stattfinden, und natürlich wird eine von Wespen besuchte Blüte weder Rostellum noch Pollinien aufweisen. Umgekehrt ist bei der großen Mehrzahl der autogamen *Epipactis* ein drüsiges Rostellum überhaupt nicht vorhanden. Viel seltener ist ein Rostellum bei ganz frisch geöffneten Blüten vorhanden, aber dann ist es nur rudimentär und gar nicht wirksam. Bei den autogamen Arten springen außerdem die Pollenhäutchen auf, noch bevor sich die Knospe geöffnet hat. Daher wird sich stäubender Pollen in diesem frühen Stadium in der Blüte finden lassen. Manchmal sind die Blüten jedoch vollständig kleistogam, ohne daß das Perigon sich öffnet.

E. microphylla (EHRH.) SW., die bekannterweise dimorph und fakultativ autogam ist, ist von dieser Darstellung ausgeschlossen, und nur die obligat autogamen Arten sind in Betracht gezogen. In Kleinasien und Zypern kommen ferner fakultativ autogame Arten vor, die den Ursprung einiger unserer Arten aufzeigen können (siehe S. 106).

Die europäischen autogamen Arten gliedern sich in zwei Gruppen:

1. Pflanzen mit behaartem Stengel (des Blütenstands, d. h. der Ährenspindel), die zweifellos Abkömmlinge von *E. helleborine* (oder vielmehr von einer „Ur-helleborine“) sind
E. leptochila (GODF.) GODF. [= *E. cleistogama* C. THOMAS]
E. muelleri GODF. [= *Parapactis epipactoides* W. ZIMM.]
E. dunensis (T. & T. A. STEPH.) GODF.
2. Jene mit kahlem Stengel, die anscheinend weit entfernt von *E. helleborine* und ebenso auch von irgendeiner anderen europäischen *Epipactis*-Art sind

E. phyllanthos G. E. SM. [= *E. vectensis* (T. & T. A. STEPH.) BROOKE & ROSE;
= *E. pendula* C. THOMAS, non A. A. EATON; = *E. cambrensis* C. THOMAS]
E. confusa D. P. YOUNG [= *E. persica* (SOÓ) HAUSSKN. ex NANNF. p. p.]

Es ist zu bemerken, daß „kahl“ relativ zu verstehen ist: bei diesen beiden Arten ist der Stengel zwar mit einer sehr dünnen, winzigen Behaarung versehen, die nur aus zerstreuten, anliegenden Papillen besteht. Aber man kann diese klar unterscheiden von der ganz deutlichen, etwas gekrümmten Behaarung der ersten drei Arten und ebenfalls unserer entomogamen Arten.

Die Helleborine-Verwandten

Zuerst wenden wir uns **E. leptochila** (Fig. 22, 23, 66, 67) zu. Ihr Laub ist ohne auffallende Merkmale und kaum von demjenigen der *E. helleborine* zu unterscheiden. Die Laubblätter sind zwar ein wenig kleiner, etwa $6 \times 2,5$ — $10 \times 4,5$ cm. Das Rhizom ist kräftig und mehr oder weniger senkrecht, wie bei *E. purpurata* (aber kaum ebenso kräftig), daher wachsen die Stengel häufig mehrfach büschelweise aus einem Rhizomstück. Die Blüten sind ziemlich groß, die Perigonblätter 12—15 mm lang, stets hellgrün, nur an der Lippe violett oder rosa gefärbt. Die am besten definierbaren Merkmale sind die Form der Lippe und der Säule. Das Epichil ist zugespitzt und mindestens so lang wie breit. Oft ist es deutlich länger als breit und an der Basis auf beiden Seiten zu breiten, am Hypochil herablaufenden Flügeln verlängert, um so das Epichil mehr oder weniger spieß- oder pfeilförmig erscheinen zu lassen. Die Säule besitzt ein sehr deutliches Klinandrium, obwohl die Pollinien mitunter

Fig. 22: *Epipactis leptochila*
(Nordhessen) (Foto: Wiefelspütz)



Fig. 23: *Epipactis leptochila* (Weserbergland)
(Foto: Sundermann)



so weit vorn stehen, daß sie nicht in ihm liegen. Die die Anthere tragende Protuberanz ist in der Regel nach vorn verlängert, zuweilen so viel, daß ein Stiel oder Filament gebildet wird. Die Kapseln sind birnenförmig und deutlich größer als diejenigen von *E. helleborine*. An bestimmten Orten blüht sie um Ende Juli, etwa 3 Wochen vor *E. helleborine*. Es scheint aber, daß dies nicht für ganz Europa gilt.

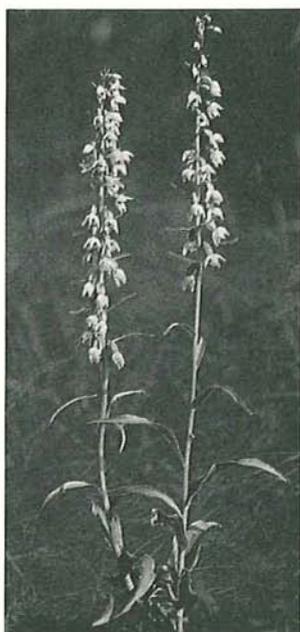
In Deutschland, Luxemburg und England hat man Pflanzen gefunden, die *E. leptochila* ähneln, aber stets kleistogame, etwas entstellte Blüten tragen (57). Solche Pflanzen wurden von Ch. THOMAS (178, S. 447—448) als eigene Art, *E. cleistogama* (Fig. 24, 68) beschrieben, aber sie scheinen nicht von *E. leptochila* spezifisch trennbar zu sein. Vielmehr stellen sie Parallelförmigkeiten im Formenkreis *E. leptochila* zu den kleistogamen Formen der *E. phyllanthes* (siehe unten) dar.

E. muelleri (Fig. 25, 69) ist dagegen eine sehr schlanke Pflanze mit schmalen Laubblättern, etwa 6×2 — 8×3 cm. Diese sind charakteristisch etwas konkav, zurückgebogen und wellig. Die Blüten sind deutlich kleiner als bei *E. leptochila*, mit Perigonblättern von nur ungefähr 10 mm Länge. Letztere sind hellgrün gefärbt, und sie sind zuweilen mehr als bei *E. leptochila* rosa überlaufen. Das Innere des Hypochils ist tiefrot, das Epichil stumpf, etwa so breit wie lang oder etwas breiter, dreieckig oder herzförmig. Die Säule hat eine sehr charakteristische Form, wie von Hermann MÜLLER beschrieben: das Klinandrium fehlt nahezu oder völlig, deshalb stehen die Pollinien über die Narbe hervor. Die Anthere ist sitzend und besitzt oft eine charakteristische Form mit einer gekrümmten leeren Spitze, die bei aufgekochten Herbarexemplaren leicht nachzuweisen ist. Der Wurzelstock ist klein, und die Stengel sind seltener zu mehreren beieinander.

Fig. 24: *Epipactis cleistogama* (Luxemburg)
(Foto: Reichling)



Fig. 25: *Epipactis muelleri*
(Münstereifel) (Foto: Wiefelspütz)



E. dunensis ist einer *E. muelleri* sehr ähnlich. Da die beiden geographisch und ökologisch scharf getrennt sind — *E. dunensis* wächst nur an Seeküsten von Nordengland, wo *E. muelleri* unbekannt ist — entsteht hier nicht das Problem einer Abgrenzung. Entgegen *E. muelleri* hat die Säule von *E. dunensis* die gleiche Gestalt wie bei *E. helleborine*, jedoch ist kein Rostellum vorhanden. Die Anthere ist sitzend, die Pollinien liegen im Klinandrium. Die wenigen Wurzeln sind außerordentlich dünn, drahtartig und haben nur 1,5 mm Durchmesser.

Es ist hier zu betonen, daß *E. dunensis* keine Dünenform der *E. helleborine* ist, noch ist die Dünenform von *E. helleborine*, die sehr häufig an den Kanal- und Nordseeküsten ist, *E. dunensis*! Man sollte sich merken, daß bei den trocknen Verhältnissen der Dünen das Rostellum von *E. helleborine* sehr schnell verschwindet.

Die kahlstengeligen Arten

E. phyllanthes (Fig. 26) und **E. confusa** (Fig. 27—29, 70) sind durch eine Anzahl von Merkmalen voneinander abgeordnet. Dennoch sind die Unterschiede stets klein, und da beide Arten einen gewissen Abweichungskreis zeigen, sind die spezifischen Anhaltspunkte schwierig zu begrenzen, oder sogar bei vereinzelt Exemplaren und bei schwach entwickelten Pflanzen kaum feststellbar. LUNDQUIST (44) glaubt, daß ein ununterbrochener Variationsbereich zwischen den beiden Arten existiert. Jedoch stimmen alle die von ihm beschriebenen Pflanzen gut mit *E. confusa* überein, und ihre Fundorte stehen weit außerhalb des bekannten geographischen Verbreitungsgebiets von *E. phyllanthes*. Seine These ist demgemäß kaum gesichert.

Hier werden nur die wichtigsten Merkmale beider Arten verglichen; es würde zu weit führen, alle Einzelheiten aufzuzeigen.

E. phyllanthes ist eine westliche oder atlantische Art, *E. confusa* ist dagegen hauptsächlich skandinavisch. Die Verbreitungsgebiete beider überlappen sich nur in Dänemark. Eine gut entwickelte *E. phyllanthes*-Pflanze hat einen ziemlich kräftigen Habitus. *E. confusa* ist dagegen schlank. Neben dem wichtigen Kriterium ihrer beinahe kahlen Stengel weisen beide Arten noch ein deutliches Merkmal auf, daß manchmal sehr ausschlaggebend ist: sie haben mehr oder weniger hängende Blüten. Dies ist bei *E. phyllanthes* mehr ausgeprägt, wobei — besonders in den späteren Stadien — die Blüten senkrecht hängen. Bei *E. confusa* sind sie stärker abstehend, und erst bei der Reife der Kapsel senkrecht hängend. Beide Arten besitzen kleinere Laubblätter. *E. phyllanthes* trägt breitere, eiförmige Blätter von 4×2 — $6,5 \times 3,5$ cm, die häufig ausgeprägt zugespitzt sind, was noch ein weiteres wichtiges Bestimmungsmerkmal ist. Bei *E. confusa* sind sie schmaler, lanzettlich, von $4,5 \times 1,5$ — $6,5 \times 3$ cm, kaum deutlich zugespitzt. Die Blüten beider Arten sind immer grün gefärbt, mit einer weißen Lippe, die selten hellrosa überlaufen ist. Es ist hier zu bemerken, daß in Südengland die Lippen der *E. phyllanthes* eine merkwürdige Reihe von atavistischen Formen aufweisen, bei denen die Differenzierung in Hypochil und Epichil nach und nach verlorengegangen ist. Tatsächlich beschrieb Gerard SMITH, daß seine Originalpflanze *E. phyllanthes* eine mit den übrigen Perigonblättern genau übereinstimmende Lippe besitzt. Auch *E. confusa* weist manchmal eine mißgebildete Lippe auf, aber anscheinend nur selten. Die Säulen haben kein beständiges Unterscheidungsmerkmal. Bei *E. confusa* ist die Säule derjenigen von *E. helleborine* ähnlich, aber entweder hat sie kein Rostellum, oder sie ist (was möglicherweise ganz häufig ist) mit einer rudimentären, schnell verschwindenden Drüse versehen. Bei den Formen der *E. phyllanthes* mit entarteter Lippe ist das Perigon oft sehr klein, und die Säule etwas durch Zusammendrücken entstellt. Ein weiterer bemerkenswerter Charakter von *E. phyllanthes*, den *E. confusa* nicht zeigt, ist die Erhaltung des Perigons. Letzteres bleibt, mit Ausnahme der rasch welkenden Lippe, frisch und grün,

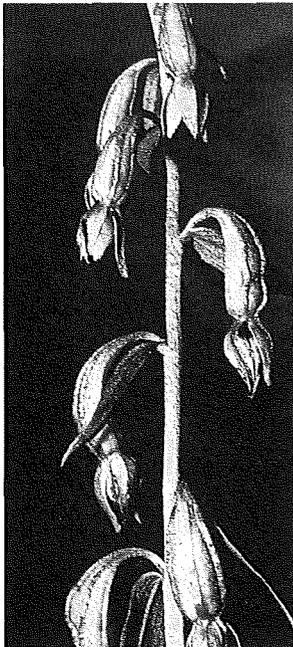


Fig. 26: *Epipactis phyllanthoides*
(England) (Foto: Wiefelspütz)



Fig. 28: *Epipactis confusa* (Falster/Østerskov)
(Foto: Wiefelspütz)

Fig. 27: *Epipactis confusa*
(Falster/Østerskov)
(Foto: Wiefelspütz)

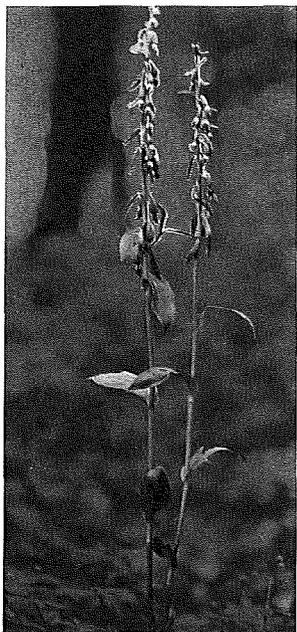


Fig. 29: *Epipactis confusa* (Falster/Østerskov)
(Foto: Wiefelspütz)



und erzeugt bis zur Samenreife den Anschein des Aufblühens. *E. phyllanthes* ist oftmals kleistogam und befruchtet sich in einem sehr frühen Entwicklungsstadium selbst. In der Tat zeigt diese Pflanze keine bestimmte Anthese mehr, denn sobald die scheinbare Knospe sich öffnet, findet man, daß Säule und Lippe verschwunden und die Samen nahezu reif sind. Die reifenden Kapseln der *E. phyllanthes* sind etwas umgekehrt-konisch, diejenigen der *E. confusa* eher birnenförmig. Es soll noch erwähnt werden, daß die Wurzeln von *E. phyllanthes* sehr dick sind, etwa 3 mm im Durchmesser, was ungefähr dasselbe Maß wie bei *E. purpurata* ist.

Verbreitung und Ökologie

Unsere Kenntnisse über die geographische Verbreitung dieser autogamen Arten sind noch lückenhaft, und weitere Beobachtungen sind nötig, um die Kenntnis ihrer Grenzen zu vervollkommen.

E. leptochila: Ihre bekannte Verbreitung ist in Fig. 30 dargestellt. Man kann sagen, daß sie mittel- und westeuropäisch ist. Von allen *Epipactis*-Arten ist sie diejenige, welche am meisten den Kalk liebt, anscheinend gedeiht sie nur auf stark kalkreichen Böden. Sie wächst an ziemlich tiefschattigen Orten und ist charakteristisch für die hohen Buchenwälder. In Deutschland kommt sie besonders auf Kalkbergen vom Harz bis an das Sauerland, ferner auf der Schwäbischen Alb vor. Auch in Südengland ist sie häufig.

E. muelleri ist zum Teil sympatrisch mit *E. leptochila*, aber ihre Verbreitung ist mehr mittel- und südeuropäisch (Fig. 31). Im Gegensatz zu *E. leptochila* ist sie eine wärmeliebende Pflanze (thermophil), die den offenen Wald bevorzugt. Oftmals ist sie in einer Rasenschicht, z. B. mit *Koeleria*, vergesellschaftet. In Deutschland kommt sie zerstreut in der Eifel, in Nordhessen, in Westfalen, in Hannover, in Südwürttemberg und zweifellos auch an anderen Orten vor. Stellenweise ist sie nicht selten in Frankreich.

E. dunensis: Wie bereits gesagt wurde, scheint diese Art endemisch für England zu sein (Fig. 32). Sie ist auch eigenartig dadurch, daß sie ausschließlich an der Küste vorkommt. Ihre natürlichen Fundorte sind die halbtrocknen Dünen, wo sie zwischen *Salix repens* wächst. Besonders gern gedeiht *E. dunensis* im Schatten von auf den Dünen gepflanzten Kiefernforsten, und zweifellos stellt sie das Überbleibsel einer Waldpflanze dar. Es gibt viele Angaben für das Vorkommen von *E. dunensis* an den deutschen, auch französischen, belgischen und dänischen Küsten. Ich habe jedoch kein Exemplar von echter *E. dunensis* aus irgendeinem dieser Länder gesehen, in denen die sog. „*E. dunensis*“ tatsächlich meistens *E. helleborine* ist.

E. phyllanthes stellt durch ihre Verbreitung anscheinend einen atlantischen Typ dar (Fig. 33). Sie ist in England, wenn auch fast nie häufig, weit verbreitet, und sie kommt auch stellenweise in Irland vor. Sie ist auch in den Dünen und Kiefernwäldern entlang der biskayischen Küste verbreitet, ferner kommt sie an der Nordseite der Pyrenäen vor. Überraschenderweise hat sie in Dänemark mindestens zwei Wuchsorte. In Deutschland ist sie unbekannt, aber es ist erstaunlich, daß sie nicht aus Nordfrankreich oder den Niederlanden gemeldet worden ist.

Ihre Ökologie ist schwierig zu verstehen. Wie *E. dunensis* bewohnt sie Küstendünen zwischen Kriechweiden oder Nadelhölzern. Binnenländisch ist sie möglicherweise als marginal zu beschreiben, denn selten wächst sie inmitten großer Wälder, sondern ist vielmehr an ihren Rändern, auch in kleinen Dickichten, in angepflanzten Baumgürteln und sogar in Hecken zu finden. Ferner kommt sie im Schatten von Weiden usw. an den Rändern kalkreicher Flüsse vor.

Verbreitungskarten der autogamen *Epipactis*-Arten

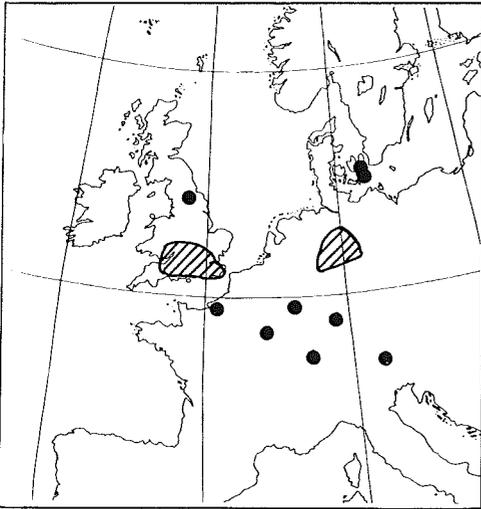


Fig. 30: *E. leptochila*

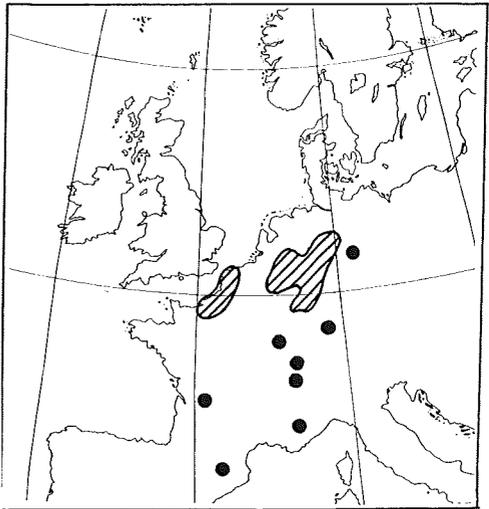


Fig. 31: *E. muelleri*

Fig. 32: *E. dunensis* (▲) und *E. confusa*

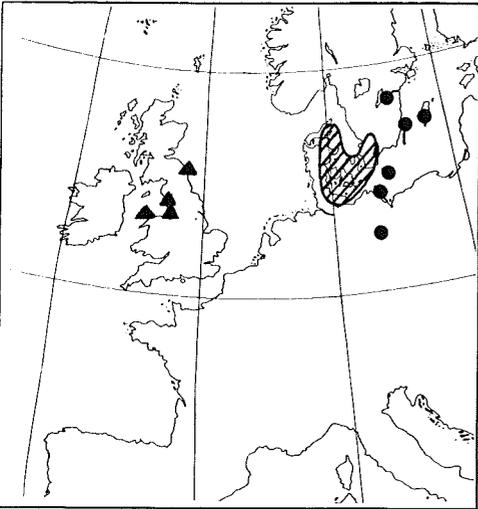


Fig. 33: *E. phyllanthos*



E. confusa: Ihr Verbreitungsareal in Skandinavien ist von Nannfeldt (49) recht gut kartiert. Es umfaßt in Deutschland wahrscheinlich Schleswig-Holstein, sicher aber Rügen und die Nähe von Berlin (Fig. 32). Es scheint sicher, daß es nicht weiter südwestwärts reicht; es wäre interessant zu wissen, ob es sich weiter ost- oder südostwärts ausdehnt. Auch *E. confusa* ist eine Pflanze der Buchen- bzw. mitunter Nadelholzwälder.

Schluß

Mit dieser Ausführung ist das letzte Wort kaum gesagt worden. Es bedarf noch vieler Beobachtungen über die Biologie, die Variation und die Verbreitung dieser interessanten Pflanzen. Was die Taxonomie betrifft, so muß man bedenken, daß diese Pflanzen autogam sind und oftmals in sehr isolierten Kolonien vorkommen. Jede dieser Populationen entwickelt also in ihrer Isolierung eigene Charakterzüge. Schließlich könnte man ebenso viele Sippen darstellen wie es Fundorte gibt. Gewiß kann man erst Trennungen nach den hier aufgestellten Grundsätzen vornehmen. Es würde von großem Vorteil sein, wenn zuverlässige Chromosomzählungen aller fünf autogamen Arten vorgelegt werden könnten. Bisher sind keine mit identifizierbaren Exemplaren verbundenen Zählungen vorhanden. Ferner würde eine durchgreifende Untersuchung der *Epipactis*-Arten von Kleinasien und Persien, besonders ihrer Blütenbiologie, sehr lohnend sein.

Nachtrag: Was ist *Epipactis viridiflora*?

Man wird bemerkt haben, daß *E. viridiflora* nicht auf der obigen Liste autogamer Arten steht. Dieser Name ist in der Tat von verschiedenen Verfassern in unterschiedlicher Bedeutung angewandt worden. Es hat auch viele, manchmal unangebrachte Diskussionen hinsichtlich der genauen Anwendung dieses Namens gegeben. Vielleicht identifizierte Hermann MÜLLER seine selbstbestäubende Pflanze als *E. viridiflora* durch Nachschauen in REICHENBACHs Flora Germanica Excursoria (152, S. 134). Später, wie gesagt, verwandte man den Namen zur Beschreibung aller autogamen *Epipactis*. Andererseits glaubte GODFREY (17), daß die CAMUSsche *E. latifolia* ssp. *viridiflora* nur eine grünblütige Form von *E. helleborine* darstelle.

Um aber die Frage, was in der Tat *E. viridiflora* ist, beantworten zu können, muß man die Richtlinien der Nomenklatur anwenden. Man muß das Basionym finden und dann fragen, ob es sich erkennen und typisieren läßt.

Das Basionym ist zwar *Serapias viridiflora*, von G. F. HOFFMANN in seiner „Deutschlands Flora“ 1804 veröffentlicht, als eine aus zwei von der Hauptart *S. latifolia* unterschiedenen Arten (121, S. 182). Seine Beschreibung lautet: „Foliis elliptico-lanceolatis sessilibus inferne vaginantibus, floribus pendulis externe cum germine purpurascensibus, interne viridantibus, nectarium labio obcordato, pallide roseo, bracteis flore longioribus. Ad margines sylvarum; fl. Aug. Fl. danica, t. 811?“ Kann man eine solche Pflanze erkennen?

Diese Beschreibung läßt nicht unmittelbar eine bestimmte Art erkennen. Es fehlt eine Erwähnung der zwei wichtigen, heutzutage angewandten Anhaltspunkte: 1. der Bestäubungsmechanismus, der vor DARWIN nicht verstanden wurde, und der deshalb hier nicht zu erwarten ist; 2. die Stengelbehaarung. Hätte HOFFMANN *E. confusa* vor sich gehabt, so würde man erwarten, daß er den kahlen Stengel bemerkt hätte, aber darüber sagt er nichts aus.

Läßt sich ein Ausscheidungsverfahren durchführen? HOFFMANN behandelt nur Pflanzen aus Deutschland, so könnte man wählen zwischen: *E. helleborine* (grünblütige Formen), *E. purpurata*, *E. leptochila*, *E. muelleri* und *E. confusa* (die in Deutschland selten ist, aber doch vorkommt); *E. atrorubens* hingegen ist als nächste Art getrennt.

HOFFMANN sagt: „labio obcordato“, was der Lippe „integro acuminato“ von *Serapias latifolia* gegenübersteht. Das scheint anzudeuten, daß die HOFFMANNsche *viridiflora* ein weniger zugespitztes Epichil als seine *latifolia* besitzt. Das würde *E. leptochila* ausschließen. Aber auf die vier übrigen Arten kann man HOFFMANNs Beschreibung in gleichem Maße anwenden. Man kann darüber nichts weiter aussagen.

Kann man sie typisieren? HOFFMANN nimmt mit einem „?“ Bezug auf Tafel 811 in OEDER und O. F. MÜLLERS „Icones Plantarum Florae Danicae“ (147, T. 811), die übrigens mit „*Serapias latifolia* L.“ betitelt ist. NANNFELDT glaubt (49), daß diese Tafel *E. confusa* (von ihm *E. persica* genannt) darstelle. Ich selbst glaubte es auch einmal, aber nun bin ich nicht mehr sicher. Die Blüten sind etwas zu groß für *E. confusa*, auch möglicherweise die Laubblätter. Eine Blütenanalyse ist vorhanden. Deutlich ist ein Klinandrium zu sehen, daher ist sie auf keinen Fall *E. muelleri*. Teilweise erinnert sie allerdings an *E. leptochila*. Wie verstand HOFFMANN dieses Bild? Wie es auch immer war, er war ebenso wenig überzeugt wie ich.

So endet die Fährte in Unsicherheit. Das ist jedoch nicht der Schluß. Wenn man in einem Herbar ein Exemplar finden würde, das als Typus der HOFFMANNschen *Serapias viridiflora* glaubwürdig angenommen werden könnte, so ließe sich schließlich bestimmen, zu welchem Taxon es gehört und man könnte sagen, ob der Name verwendbar ist. Es ist aber so lange zwecklos, *S. viridiflora* auf Grund der bestehenden Beweise zu identifizieren zu versuchen, bis ein solches Typusexemplar gefunden ist. Deshalb sollte man hier ein *nomen dubium* annehmen, und damit alle auf diesem Namen basierenden Verbindungen, z. B. *Epipactis viridiflora* und *E. helleborine* (oder *latifolia*) ssp. oder var. *viridiflora* verwerfen.

Ich möchte Herrn Dr. L. ELLINGER und Herrn Dr. W. WIEFELSPÜTZ für ihre unschätzbare Hilfe bei der Formulierung des deutschen Textes danken.

Dr. Donald P. Young, 3 Essenden Rd., S. Croydon, CR2 0BW, England

Einleitung

Blütenbiologisch lassen sich die *Epipactis*-Arten in zwei Gruppen zusammenfassen: die allogamen, welche bei der Bestäubung auf die Hilfe von Insekten angewiesen sind und die autogamen, bei welchen regelmäßig Selbstbefruchtung eintritt. Eine scharfe Trennung ist aber nicht möglich, da in morphologischer und physiologischer Hinsicht, besonders durch den Bau der Säulen einzelner Arten, beide Bestäubungsarten möglich sind.

Zur Befruchtung durch Insekten seien einige Bemerkungen vorausgeschickt: Etwa 60 % aller Orchideenarten werden durch Bienen befruchtet, wir sagen sie sind melittophil, wobei wir unter diesem Begriff auch diejenigen Arten einreihen, welche durch Wespen besucht werden. Mit nur 5 % treten letztere aber weit in den Hintergrund. Einige *Epipactis*-Arten gehören hierher.

Es ist bekannt, daß Bienen einen hochentwickelten Geruchssinn besitzen, sowie auf die Farben violett, blau, grün und gelb, besonders aber auf den ultravioletten Teil des Spektrums reagieren. Hierdurch erklärt sich die relative Seltenheit roter Bienenblumen; werden diese aber dennoch aufgesucht, wie etwa *Epipactis atrorubens*, so reflektieren sie auch ultraviolettes Licht.

Reine Augentiere scheinen dagegen Wespen zu sein, sie werden durch trübbraune, schmutzigrote bis zu verwaschen gelbgrünliche Farben angezogen. Sie können wegen ihrer kurzen Mundwerkzeuge nur frei zu Tage liegenden oder leicht zugänglichen Nektar aufnehmen.

Nicht alle immenblütigen Orchideen werden aber wegen des Nektars aufgesucht, denn ein Drittel aller, das sind etwa 8000 Arten, haben nur sehr wenig oder gar keinen Nektar. Der Nektar aber kann an den verschiedensten Stellen der Orchideenblüte gebildet werden. Sporne von sehr unterschiedlicher Länge wurden dazu am Grunde der Lippen, aber auch an Sepalen (*Disa*) entwickelt. Doch müssen sie nicht in jedem Fall Nektar enthalten (*Dactylorhiza majalis*), er kann auch primitiver in oberflächlichen Rinnen (*Listera*), an der Säule (*Stelis*) oder am Grunde der Sepalen (*Serapias*) vorhanden sein.

Mit Duft und Farbe werden die Insekten, die in der Lippe einen bequemen Landeplatz vorfinden, angelockt und durch intensiver gefärbte Zone, Flecken und Punkte zum Nektar geführt.

Wesentliche Erweiterungen unserer Kenntnisse über die Beziehungen zwischen den Orchideen-Blüten, besonders derjenigen, welche keinen Nektar bilden, und den besuchenden Insekten haben wir durch die Beobachtungen von POYANNE und GODFERY, sowie vor allem durch die Arbeiten von COLEMAN (108), KULLENBERG (131), VOGEL (184, 185) und SCHREMMER (165—167) gewonnen.

KULLENBERG konnte die engen Bindungen der schon von LINNÉ erwähnten Insektenähnlichkeit der *Ophrys*-Blüten und den Männchen einiger bestimmter Stechimmen aufdecken: Nach Anlockung durch einen imitierten Sexualduft der Blüten und der weibchenähnlichen Gestalt ihrer Lippen drehen sich die Insektenmännchen nach ihrer Landung, gereizt durch die Lippenbehaarung, und führen nach ererbten Verhaltensmustern eine Pseudokopula durch, wobei mitgebrachte Pollinien auf die Narbe gelangen. Dieser Sexualpheromon-Parasitismus auf Grund olfaktorischer, optischer und taktiler Reize, VOGEL (184) nannte ihn Gamokinese, ist aber nicht nur auf die Gattung *Ophrys* beschränkt.

VOGEL (184) konnte in eingehenden Studien feststellen, daß es sich bei den Epithelien, Zotten und Schwielen gewisser nektarloser Orchideen nicht, wie DARWIN vermutete, um Futtergewebe, sondern um kompliziert gebaute Drüsen, Osmophoren genannt, handelt,

welche Duftstoffe in Form feinsten Tröpfchen ausscheiden. Durch weitere Beobachtungen in Brasilien konnte VOGEL (185) erkennen, daß die Duftstoffe bestimmter Orchideen Insekten nicht nur anlocken, sondern von Prachtbienen-Männchen mittels ihrer Tarsalquasten an den Vorderbeinen aufgesaugt, durch die Mittelbeine über Pfannen an den Hinterschienen in einem besonderen Tibialorgan gesammelt und gespeichert werden. VOGEL vermutet, daß diese pflanzlichen Duftöle von den Prachtbienen-Männchen zur Markierung von Balzflug-Territorien verwendet werden. Damit entdeckte der Autor „ein ganz neuartiges blütenbiologisches Phänomen“, durch welches eine neue eigene Blumenklasse, die der „Parfümblumen“, begründet wird.

Bei jeder Orchideen-Gattung, ja fast bei jeder Art, hat sich eine Vielfalt von Eigentümlichkeiten im Bau ihrer Blüten, deren Organe und in der Färbung entwickelt, die wir als ein direktes Ergebnis des Verhaltens und der Charakteristika der Bestäuber verstehen. Unterschiedliche Schwellenreize verschiedener Insekten schließen dabei illegitime Besucher aus. Dieses Pollinationssyndrom ist aber nicht in jedem Fall fest umgrenzt, dann nämlich nicht, wenn gleiche Schwellenreize und gleiche anatomische Verhältnisse bei verschiedenen Pflanzen und Insekten vorhanden sind. Innerhalb der Arten und Gattungen kann es dann zu Überschneidungen, zur Bildung von Bastarden kommen.

Aber nicht nur die Blüten allein haben sich angepaßt, auch die Insekten entwickelten, um nur ein Beispiel zu nennen, den zu besuchenden Blüten entsprechende längere oder kürzere Mundwerkzeuge.

Die Gattung *Epipactis* hat ihre Blütenlippe in einen vorderen (Epichil) und einen hinteren Teil (Hypochil) gegliedert. Letzterer ist stets napfförmig geformt, fleischig und sezerniert Nektar aus drüsigem Gewebe in kleinen Tröpfchen, die bei stärkerer Sekretion zu einer spiegelnden Fläche zusammenfließen. Obwohl der Nektar in der offenen Schale frei zugänglich ist, meiden Schmetterlinge und meist auch Hummeln die Blüten von *Epipactis*. Mit großem Erfolg werden sie aber von Honigbienen und verschiedenen Wespenarten befruchtet.

Durch die Reduktion aller Stamina bis auf eine Anthere, sowie durch deren Verschmelzung mit der zusammengesetzten Narbe ist in der Orchideenblüte eine Zentralisation erfolgt, welche beide Organe bei einem einzigen Insektenbesuch in Funktion treten lassen. Da die androcealen und die gynocealen Teile räumlich übereinander stehen, kann Polliniaufnahme und -abgabe nur selten einmal gleichzeitig erfolgen. Eine voll wirksame Insektenbestäubung ist aber nur dann möglich, wenn Narbe und Anthere durch einen wohlausgebildeten Rostellarapparat voneinander getrennt sind, d. h. wenn sich auf einem vorgezogenen schnabelartigen Teil des mittleren Narbenlappens eine kugelige Rostellrüse befindet. Eine solche Rostellrüse, welche durch Umwandlung eines Teils des mittleren Narbenlappens entstanden, bzw. nach VERMEULEN ein neugebildetes Organ ist, haben *Epipactis helleborine*, *E. purpurata*, *E. atrorubens* und *E. palustris*.

Die Rostellrüse kann aber sehr reduziert, unter den Pollinienspitzen nicht sichtbar sein oder ganz fehlen, auch kann sie in der Knospe noch vorhanden, in der geöffneten Blüte aber schon verschwunden sein. Zu dieser autogamen Gruppe, deren Perigone weit offen, ± glockig oder ganz geschlossen sein können, gehören *Epipactis leptochila*, *E. muelleri*, *E. dunensis*, sowie *Epipactis phyllanthos* und *E. confusa*.

Eine dritte Möglichkeit finden wir bei *Epipactis microphylla*. Hier ist die Drüse lediglich in der frisch geöffneten Blüte vorhanden, dann trocknet sie allmählich ein und ist späterhin nur noch als dunkler Fleck nachweisbar. *Epipactis microphylla* nimmt somit eine Mittelstellung zwischen den allogamen und autogamen Arten ein.

Die Beziehungen zwischen Narbe und Pollinien sind von sehr einfacher Natur: Bei den allogamen Arten sind die Spitzen beider Pollinien — wir haben es ja mit acrotonen Blüten zu tun — durch sporogene Zellen, ohne Ausbildung eines Frenikels mit der Drüse verklebt,

oder liegen ihr nur locker auf. Beide Organe können auch noch getrennt sein. Ein Beutelchen, welches erst von einem Insekt herabgedrückt werden muß um die Pollinien mittels der so freigelegten Klebmasse anzuheften, fehlt, d. h. ein so komplizierter Rostellapparat, wie er uns z. B. bei *Orchis* durch sekundäre Verwachsung androecealer Tapetenelemente mit mehrfach zusammengesetzten gynoecialen Teilen entgegnetritt, ist bei *Epipactis* nicht vorhanden. Noch viel einfacher ist die Narben-Pollinienrelation bei den autogamen Arten, da bei ihnen die Rostellbarriere fehlt. Gemeinsam ist *Orchis* und *Epipactis* aber die Resupination der Blüten, was bei beiden zur Folge hat, daß den besuchenden Insekten die Pollinien dem Kopfe angeheftet werden.

Spezieller Teil

Es ist bekannt, daß **E. helleborine** eine große ökologische Toleranz aufweist und beachtliche morphologische Unterschiede festgestellt werden können. Das betrifft besonders die Blätter, die Rostellapparate, die Beschaffenheit der Pollinien und die Höckerbildung auf den Epichilien. Nach den Blättern, der Länge ihrer Internodien und den unterschiedlichen Epichilien sind die verschiedensten Formen und Varianten benannt. Merkwürdig ist aber, daß in der großen Zahl der Veröffentlichungen über *Epipactis helleborine* den unterschiedlichen Größen der Rostellapparate und den nicht selten anzutreffenden lockeren Pollinien nur WEBSTER 1886 und MARTENS 1926 Beachtung schenkten. Weit bekannt ist aber durch GODFERY das völlige Fehlen eines Rostellums, von Hermann MÜLLER in seinen „Beobachtungen an westfälischen Orchideen“ vor genau hundert Jahren erstmalig als *Epipactis viridiflora* beschrieben und später als Varietät (SCHLECHTER), bzw. als Unterart (v. SOO) angesehen. Aber bei den Pflanzen MÜLLERS handelt es sich, nachdem heute eine Gesamtart *Epipactis helleborine* nicht aufrecht erhalten werden kann, um eine andere Art, um *Epipactis muelleri* Godf.

Im allgemeinen besitzt *Epipactis helleborine* eine Rostelldrüse, welche wie eine große opalhaft schimmernde Perle dem in der Mitte etwas vorgezogenem oberen Narbenrand vorn aufgesetzt ist (Abb. 9). Die Drüse kann aber auch sehr klein sein und bisweilen seitlich im oberen Narbenrand verlaufen. Die einzelnen Pollentetraden können eng zusammengefügt sein, so daß sich die Pollinien wie eine feste kompakte Masse darstellen oder sie können in ihrem Gefüge nur sehr locker verbunden sein. Sowohl bei den Rostelldrüsen wie bei den Pollinien kommen alle Zwischenstadien vor, dabei sind meistens den größeren Drüsen die festen, den kleineren Drüsen die lockeren Pollinien zugeordnet, eine feste Regel ist das aber nicht. Blütenbiologisch sind diese Unterschiede von wesentlicher Bedeutung, denn nur bei den ersteren ist ausgesprochene Fremdbestäubung möglich. Diese Verhältnisse mögen der Grund sein, warum in der Literatur, so von WEBSTER, berichtet wird, daß bei *Epipactis helleborine* nur selten Kreuzbestäubung stattfindet.

Epipactis helleborine wird ausnahmslos von Faltenwespen befruchtet (Abb. 1), und kann wegen der Blütenfärbung und des leicht zugänglichen Nektars als typische Wespenblume bezeichnet werden. Schon DARWIN beobachtete nur *Vespa sylvestris* auf den Blüten, „obwohl Stockbienen und Hummeln vieler Arten fortwährend über die Pflanzen flogen“. Es wurden weiter *Vespa austriaca*, *V. rufa* und *V. vulgaris* beobachtet. Wir konnten noch *Vespa germanica* bei Nektaraufnahme und Pollenübertragung beobachten.

Sehr viel einheitlicher als bei *Epipactis helleborine* sind die Blüten von **E. purpurata** ausgebildet (Abb. 12). Wesentliche Unterschiede konnten wir in Größe und Form der Rostelldrüsen nicht feststellen, und soweit es sich bei *Epipactis helleborine* um Formen mit gut entwickelter Drüse handelt, können beide Arten in entomogamer Hinsicht gemeinsam behandelt werden.

Blütenbiologisch ist *Epipactis purpurata* bisher sehr vernachlässigt worden, denn Mitteilungen über beobachteten Wespenbesuch suchen wir vergebens. Exakte Ergebnisse liegen nur

von HAGERUP (118) vor, jedoch beziehen sie sich nicht auf die Entomogamie. Da morphologisch nur geringfügige Unterschiede zu den Blüten von *Epipactis helleborine* bestehen, ist es wahrscheinlich, daß alle für diese genannten Wespen auch *Epipactis purpurata* besuchen, jedoch konnten wir bisher nur *Vespa germanica*, *V. sylvestris* und *V. vulgaris* feststellen. Wir sahen sie aber nur jeweils auf Pflanzen, welche aus dem Waldesinneren auf lichtere Stellen, bzw. an den Waldrand vorgedrungen waren.

Der Hypochilnapf einer frisch geöffneten Blüte ist nahezu voll mit Nektar angefüllt, so daß eine auf dem Epichil gelandete Wespe mit ihren kurzen Mundwerkzeugen schon am vorderen Rand des Hypochils mit der Nahrungsaufnahme beginnen kann (Abb. 2). Sie senkt dann weitersaugend den Kopf in den Boden des Napfes. Um auch den hinteren Teil des Nektars am aufsteigenden Teil des Hypochils zu erreichen, muß die Wespe ihren Kopf wieder anheben, wobei dieser zwangsläufig von unten gegen die Drüse stößt. Deren dünne Epidermis reißt dabei ein, und der frei werdende Klebstoff heftet sich der Wespe oberhalb ihrer Augen an. Beim Verlassen der Blüte werden die schon primär mit der Klebdrüse verbundenen Pollinien aus Anthere und Klinandrium gezogen. Etwa bereits mitgebrachte, etwas abstehende Pollinien gelangen auf die Narbe, wenn der Wespenkopf den tiefsten Boden des Hypochilnapfes erreicht hat. Dadurch, daß zunächst Pollinienabgabe, dann erst Pollinienaufnahme erfolgt, wird zweifellos die Kreuzbestäubung begünstigt. Andererseits ist aber die Klebfähigkeit des Narbenschleims weit weniger stark als die der Rostellmasse, so daß meist nur Teile der Pollinien auf der Narbe festgehalten werden (Fig. 34). So kann es kommen, daß sich die Wespen mit ganzen Bündeln von Pollinien beladen. Offenbar erfahren sie dadurch keine Behinderung. Lediglich wird ihre Fluggeschwindigkeit durch die Last verringert.

Das Verhalten der Wespen auf den lockeren Blütenähren von *Epipactis helleborine* ist häufig anders als auf den typisch dichten Ähren von *Epipactis purpurata*. Während bei *Epipactis helleborine* mehr echte Fremdbestäubung (Xenogamie) vorkommt, die Wespen also die Pflanzen schon nach dem Besuch einer Blüte wechseln, können sie in dem gedrängten Blütenstand von *Epipactis purpurata* von Blüte zu Blüte klettern. Hier findet mehr Nachbarbestäubung (Geitonogamie) statt.

Bei der „zügellosen Wildheit der Wespen“, wie ihr Benehmen von BREHM (2. Aufl., 1877) so schön bezeichnet wird, konnten wir bei *Epipactis purpurata* beobachten, wie der Nektar auch von oben über das mittlere Sepalum erreicht wurde. In diesem Falle heften sich die Pollinien der Brust der Wespe an. Bei dieser sternotrib genannten Pollinienanheftung erfolgt eine ebenso wirksame Bestäubung wie bei der normalen Fixierung auf der Stirn, welche wir nototrib nennen. Da die Wespen meist den gesamten Nektar eines Hypochils aufnehmen, bleiben sie verhältnismäßig lange auf einer Blüte. Blüten mit gerade ausgeschlecktem Nektar werden nur kurz inspiziert und älteren keine Beachtung mehr geschenkt, denn nach erfolgter Belegung der Narbe wird durch die von den Pollentetraden miteingebrachten Hemmstoffe die Produktion von Nektar sofort eingestellt. Pollenschlauchbildung und Verschwellen der Narbe als erste Postflorationserscheinung folgen. Zufällig noch nachträglich eingebrachte Tetraden bilden keine Pollenschläuche mehr aus, sie könnten auch wohl kaum eine angeschwollene Narbenfläche durchdringen. Bei Blüten, welche wir vor Wespenbesuch schützten, erfolgte als erste Postflorationserscheinung eine Bräunung der Drüse, sowie desjenigen Teils des mittleren Narbenlappens, der unterhalb des oberen Narbenrandes nicht zum Rostellum umgewandelt wurde und als keilförmiger Rest zwischen den beiden seitlichen Narbenlappen verblieben ist (Fig. 35). In einem noch späteren Stadium, während die Blüten schon Desorganisationserscheinungen aufweisen, hat eine gut entwickelte Drüse ein Herausgleiten der Pollinien aus Anthere und Klinandrium immer noch verhindert.

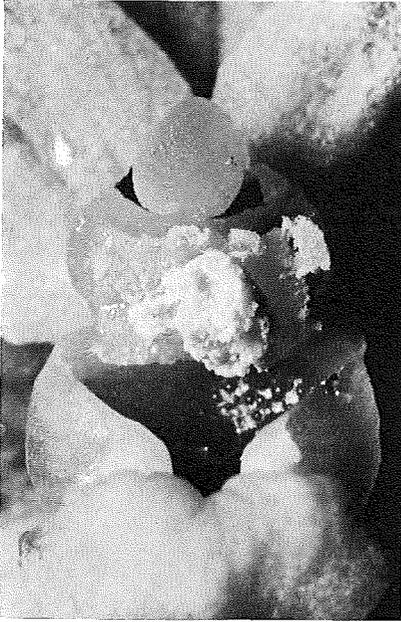


Fig. 34: *Epipactis purpurata*: Mit Pollen belegte Narbe.

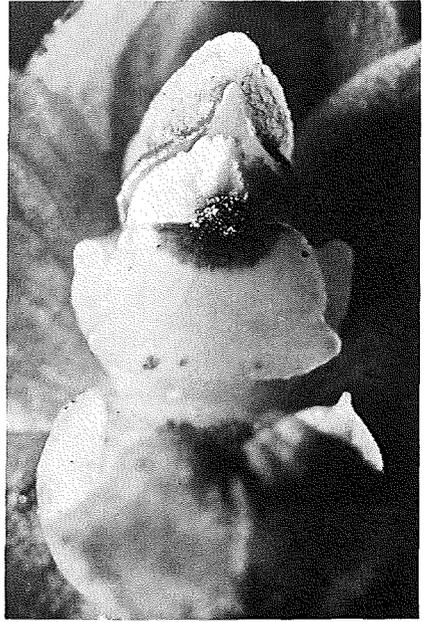


Fig. 35: *Epipactis purpurata*: Säulenbau mit Rostellum.

Wenn WEBSTER auch häufiger Hummelbesuch (*Bombus pomorum*?) auf Blüten von *Epipactis helleborine* beobachtete, so wurden aber in keinem Fall Pollinien davongetragen. Nach Hummelnatur wird es sich um zufällige Anflüge gehandelt haben, regelmäßige Besucher sind Hummeln jedenfalls nicht. Auch können sie keine Bestäubungsfunktion ausführen, da ihr dicker Kopf nicht so tief in das Hypochil eindringen kann, um mit der Drüse in Berührung zu kommen. Auch Schwebfliegen, die man gelegentlich beobachtet, kommt keine blütenbiologische Bedeutung zu. Ebenso hat der Besuch der Riesenschlupfwespe *Ophion luteus*, die wir einmal sahen, keine Bestäubung zur Folge, ihr Kopf ist viel zu klein, um an die Drüse zu stoßen. Hin und wieder kann man auch Ameisen in den Blüten antreffen, sie können aber nur zufällig einmal Pollentetraden ablösen und auf die Narbe bringen. Die Spezialisierung von *Epipactis helleborine* schien DARWIN so groß, daß er sagte: „Wenn die Wespen in irgendeinem Distrikt ausstürben, würde dies wahrscheinlich auch mit *Epipactis latifolia* eintreten“. Uningeschränkt können wir diesem Satz heute aber nicht mehr zustimmen, denn wenn wir sagten, daß *Epipactis*blüten mit entwickelter Drüse zur Befruchtung auf die Hilfe von Insekten angewiesen sind, so ist das *cum grano salis* zu verstehen, und zwar liegt die Einschränkung darin, daß wie HAGERUP (117) an dänischen *Epipactis helleborine* und *E. purpurata* nachgewiesen hat, eine Selbstbefruchtung auch bei Vorhandensein einer Drüse stattfinden kann. HAGERUP fand, daß in der Knospe aus ihrem Verband gelöste Pollentetraden in den Hohlraum vor dem nach oben entwickelten Hypochil fallen und auf die Narbe gelangen können. Dieser streng autogame Vorgang findet kurz vor oder bei Beginn der Anthese statt. In der frisch geöffneten Blüte ist auch noch Fremdbestäubung möglich, aber, obwohl Wespen reichlich flogen, sah HAGERUP sie nur gelegentlich beim Besuch solcher Blüten. Da nur wenig Pollenmaterial im Klinandrium liegenbleibt, kann hier Entomogamie nur von geringem Wert sein.



Fig. 36: *Epipactis helleborine*: Autogamie nach Verhinderung des Insektenbesuches.

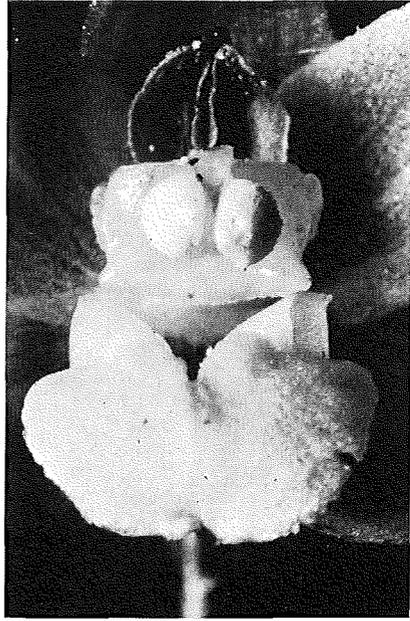


Fig. 37: *Epipactis helleborine*: Belegung der Narbe mit ganzen Pollinien (Autogamie).

Der von HAGERUP nur spärlich beobachtete Wespenbesuch wird dadurch verständlich, daß das Hypochil nach erfolgter Belegung der Narbe die Nektarsekretion einstellt; die Blüte hat ihre Attraktion für die Wespen verloren. Diesen quasi kleistogamen Vorgang konnten wir in Dänemark bestätigen, aber auch in Westfalen beobachten. Die mehr einseitwendig blühenden Pflanzen waren verhältnismäßig schwachwüchsig, die Rosteldrüsen sehr reduziert und die Pollentetraden nur locker miteinander verbunden.

Darüber hinaus sahen wir einen autogamen Vorgang bei spät blühenden *Epipactis helleborine*, wie ihn MARTENS (141) experimentell herbeiführte (Fig. 36): Die sehr kurz gestielte Anthere schon länger geöffneter Blüten ist nach oben geklappt, so daß die Pollinien, deren Spitzen mit der Drüse verklebt sind, frei im Klinandrium liegen. Dann rotieren sie, mit ihren kolbigen Enden divergierend, als Ganzes in einem Dreiviertelkreis in die Narbe (Fig. 37). Das sieht so aus, als ob die Drüse wie eine Drehangel funktioniert, doch liegt der Drehbewegung in Wirklichkeit ein Schrumpfungsprozeß der welkenden Drüse zugrunde.

Die Zahl der übrigen Wespenorchideen unserer Heimat ist gering: es werden noch *Listera ovata*, *Coeloglossum viride* besonders von Schlupfwespen aufgesucht. Auch *Chamorchis* gehört in diese ökologische Klasse. Ferner muß noch *Ophrys insectifera* mit einer Grabwespe erwähnt werden, da sonst der Eindruck entstehen kann, als ob nur ausschließlich primitive Orchideen mit wenig kompliziertem Befruchtungsmechanismus Wespenorchideen sind.

E. atrorubens (Abb. 8) wird von Hummeln und Bienen besucht, welche durch einen starken Vanillegeruch von weither angelockt werden und erst in der Nähe wie auf einem Leitstrahl durch den Ultraviolettanteil des Rot auf die einzelnen Blüten geführt.

Auf der Suche nach einer Duftlokalisation fanden wir unterhalb der Narbe in der Medianen eine runde, karminrot angelaufene Vorwölbung der Säule, welche erst deutlich sichtbar wird, wenn man das Hypochil abtrennt. Ob hier eine Drüse vom Typ eines Osmophors im

Sinne VOGELS (184) vorliegt, muß noch ergründet werden. Dazu wäre es wünschenswert, weitere Untersuchungen an den lusus *lutescens* und *pallens* vorzunehmen. Sollte sich die Proliferation als Duftdrüse herausstellen, dann hätten wir bei *Epipactis atrorubens* einen analogen Fall zu *Oncidium macranthum*, bei der eine Säulendrüse die Blüten für eine Hummel attraktiv macht. Andererseits ist es aber auch möglich, daß in der starken Kräuselung des Epichils und der damit verbundenen Vergrößerung seiner Oberfläche ein Duftfeld für den intensiven Geruch anzutreffen ist.

Einzelne, in verschiedenen Landschaften untersuchte Populationen zeigen Unterschiede in den Größendimensionen der Blüten. Auch kann das Perigon mehr geöffnet oder glockig zusammengeneigt sein. Wir fanden, daß offenere Blüten mehr von Bienen, geschlossenere mehr von Hummeln bevorzugt werden. Blüten mit ausgebreitetem Perigon wurden zwar auch von Hummeln umflogen, doch konnte nur einmal eine Landung, der eine sofortige Abkehr folgte, beobachtet werden. Hier kann es sich um ein junges Tier gehandelt haben, das erst Erfahrungen sammelte, oder der Anflug ist auf die Art der Hummeln zurückzuführen, vagabundierend alle möglichen Blüten anzufliegen, ohne unbedingt auf Nahrungssuche zu sein. Auch *Gymnadenia* wird ja von Hummeln angefliegen, obwohl sie als Bestäuber keinesfalls in Betracht kommen.

GODFERY (113) beobachtete im Engadin auch zweimal eine Wespe, doch sagt er nicht, ob sie auch Pollinien davontrug. Wir beobachteten Wespen auf *Epipactis atrorubens* nie.

Bienen wie Hummeln finden in den stark gekräuselten Epichilhöckern guten Halt. Wirksame Bestäubung hängt jedoch, wie bei allen auf Fremdbestäubung angewiesene Orchideen, von einer genauen Plazierung des Insektes auf der Blüte ab. Diese wird bei *Epipactis atrorubens* für Bienen dadurch erreicht, daß sich die beiderseitigen Ränder des Hypochils nach vorn wulstartig verbreitern (Abb. 8), sich in der Mitte fast berühren und so nahezu ein Loch freilassen, wodurch die Bienen ihren Rüssel in den Hypochilnapf senken. Meist ist dazu eine kleine Stellungskorrektur nötig. Damit ist aber der Kopf so weit in die Blüte gelangt, daß die Entfernung von der Stirn zur Narbe genau der Länge der schon mitgebrachten Pollinien entspricht: die Verbindung der breiten Pollinienbasis mit der Narbe ist unausweichlich (Abb. 3). Da der Klebstoff des Narbenschleims wesentlich stärker als der der Rostellmasse ist und die Pollinien festgefügt sind, werden im Gegensatz zu *Epipactis helleborine* die gesamten Pollenmassen vom Kopf abgezogen. Die Aufgabe der Drüse, eine Verbindung zwischen Insekt und Pollinien herbeizuführen, wird beim Abflug der Bienen erfüllt. Kennzeichnend ist der sehr kurze Aufenthalt auf einer Blüte, Pollinienabgabe und Pollinienaufnahme erfolgen daher fast gleichzeitig. In der kurzen Besuchszeit kann natürlich nicht der gesamte Nektar aufgeschleckt sein, andere Bienen können deshalb dieselbe Blüte erneut aufsuchen. Das Pollinationssyndrom ist derart genau, daß dann mitgebrachte Pollinien durch die bereits vorhandene Belegung der Narbe nicht mehr abgeladen werden können. Nur in seltenen Fällen werden zwei oder auch drei Blüten einer Ähre angefliegen, in der Regel wenden sich die Bienen nach dem Besuch einer Blüte einer anderen Pflanze zu. Fremdbestäubung herrscht also vor. Reichhaltiger Nektar im Verein mit schnellem Blütenwechsel vergrößern so den Erfolg einer wirkungsvollen Bestäubung.

Hummeln erreichen den Nektar mit ihren längeren Rüsseln durch die große Öffnung des Hypochils und dringen mit dem Kopf nur selten so weit in die Blüte ein, daß eine Berührung mit der Drüse zustande kommt. Obwohl sie als häufige Besucher beobachtet werden können, ist daher in Gegenden, wo Honigbienen fehlen, nur ein geringer Fruchtansatz zu verzeichnen.

Aufgeblüht hat **E. palustris** (Abb. 6) eine Lippe, deren Epichil gelenkig inseriert ist und aufwärts gestellt das Innere der Blüte verschließt. Das sackartig geformte Hypochil wird von seiner Verwachsung mit der Säule durch den Boden bis zur Ansatzstelle des Epichilgelenks von einem drüsigen, orangerot und gelb gefärbten Streifen durchzogen. Nur diese



Fig. 38: *Epipactis palustris*: Seitenansicht der Blüte, besonders deutlich ist die Grenze zwischen Epichil und Hypochil.



Fig. 39: *Epipactis palustris*: Pollinienübertragung durch eine Biene.

Zone allein produziert Nektar. Die verhältnismäßig hohe Säule trägt oben eine rhombische Narbe, die an ihren unteren Ecken mit einem kürzeren oder auch längerem Schleimfortsatz versehen ist (Fig. 38). Die Anthere ist protrahiert und überragt mit ihrem vorderen Teil mitsamt der in ihr liegenden Pollinienspitze die Rostelldrüse. Die Pollinien sind der Anthere entsprechend lang und schmal, sie sind im vorderen Teil fester gefügt und werden zur Basis hin allmählich sehr locker. Stets treffen wir die Knospen in hängendem Zustand an, die geöffneten Blüten stehen waagrecht ab, um sich nach der Befruchtung wieder zu senken.

Regelmäßige Besucher sind Honigbienen, Nektaraufnahme und Pollination verlaufen jedoch anders als bei *Epipactis atrorubens*, sie gleichen mehr dem Verhalten der Wespen auf den Blüten von *Epipactis helleborine*. Die Bienen landen auf dem Epichil, welches durch die Belastung, seine Verschlussfunktion aufgebend, nach unten wippt. Wollen die Bienen den Nektar am Grunde und am hinteren, aufsteigenden Teil des länglich kahnförmigen Hypochils erreichen, müssen sie, da ihr Rüssel dazu nicht lang genug ist, den Kopf tiefer senken und wieder aufrichten. Dabei zerbrechen sie nicht nur die Rostelldrüse, sondern heben gleichzeitig die Anthere von unten an, wodurch allein die Pollinien in toto entfernt werden können. DARWIN hatte das schon experimentell erkannt. Die schürfende Kopfbewegung findet ihre Entsprechung in den längeren Pollinien, welche der Biene nicht wie bei *Epipactis helleborine* und *E. atrorubens* wie Hörner abstehen, sondern dem Kopf eng anliegen (Fig. 39). Bei der Nektaraufnahme werden sie an der Narbe entlanggestreift, wo aber nur ein kleiner Teil von ihnen haften bleibt. Das im Gelenk herabgedrückte Epichil hat das Bestreben, in seine alte Lage zurückzugehen und reizt vermöge dieser Elastizität die Bauch-

haare der Biene, wodurch diese veranlaßt wird, nach oben abzufliegen. Sollte die Anthere zur vollständigen Pollinienentfernung auch bei kürzerem Besuch noch nicht angehoben sein, so geschieht das jetzt.

Bienenbesuch ist aber nur sehr selten, daher kommt der Selbstbefruchtung eine größere Bedeutung zu. Sie ist möglich durch die protrahierte Stellung der Anthere und die sehr lockere Pollinienbasis. Bei Pflanzen, welche wir vor Insektenbesuch schützten, waren sämtliche Narben der Aufblühfolge entsprechend mit Teilen eigener Pollinien belegt. Eine dabei bewegungsfrei gehaltene Ähre zeigte aber keine Selbstbefruchtung. Windbewegungen und die Erschütterung fallender Regentropfen mögen die lockeren Pollinienteile auf die Narben gebracht haben. Fremdbestäubung ist aber auch noch nach Selbstbefruchtung möglich, da die festere sterile Pollinienspitze mit noch genügend Pollenmaterial in der Anthere erhalten bleibt. Umgekehrt kann auch nach erfolgtem Bienenbesuch noch Selbstbefruchtung eintreten, da stets einzelne Pollentetraden im Klinandrium liegen bleiben.

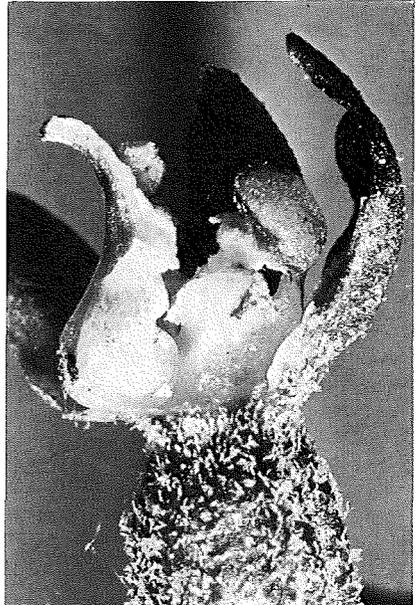
Mehrfache Beobachtungen haben uns gezeigt, daß auch Fliegen, angelockt durch die rötliche, Fleisch vortäuschende Farbe im Perigon als Co-Pollinatoren eine sichere Fremdbestäubung vermitteln können. Möglicherweise war *Epipactis palustris* früher sogar ausschließlich eine Fliegenblume; denn es ist nicht auszuschließen, daß sich die Insertion des Epichils durch das typische regellose Verhalten der Fliegen bei der Bestäubung adaptiv gelenkig entwickelt hat. Es ist reizvoll, zuzusehen, wie eine gelandete Fliege vom Epichil förmlich ins Innere der Blüte geschwungen wird. *Epipactis palustris* erinnert somit z. B. an die australischen *Pterostylidinae*, deren Lippen ein angeflogenes Insekt durch Hochschlagen an die Säulen drücken. Außer Honigbienen und Fliegen (*Sarcophaga carnaria* und *Coelopa frigida*) wurde noch eine Grabwespe (*Crabro brevis*) auf den Blüten von *Epipactis palustris* festgestellt, welche selbst ausschließlich von Blütennektar lebt, ihre Larven aber mit tierischer Nahrung großzieht.

Bei **E. microphylla** (Fig. 40) können wir, selbst innerhalb einer Population, großblütige und kleinblütige Formen unterscheiden. Beiden gemeinsam ist eine kurze Säule, ein hochgezogener Rostellapparat mit kleiner Drüse und stark abfallende obere Narbenränder. In blütenbiologischer Hinsicht bestehen zwischen ihnen jedoch beachtenswerte Unterschiede. Bei den kleinblütigen Formen vollzieht sich die Befruchtung ausschließlich durch Autogamie, die

Fig. 40: *Epipactis microphylla* (Westfalen)



Fig. 41 *Epipactis microphylla*: Blütenbau in Seitenansicht, vorderes Sepalum und Petalum entfernt.



dadurch gekennzeichnet ist, daß die Anthere über einem etwas reduzierten Klinandrium schon in der Knospe geöffnet ist, daß die Pollinien, schon zerfallen in ihre Pollentetraden, nach vorn und unten gerückt mit dem oberen Narbenrand in Verbindung stehen, und daß auch schon lebhaftere Pollenschlauchausbreitung erfolgt. Durch diese kleistogame Befruchtung ist dann auch schon der Fruchtknoten, für *Epipactis microphylla* charakteristisch, mächtig angeschwollen. Die Anthese beschränkt sich bei noch hochgeklapptem Epichil auf ein leichtes Auseinanderspreizen des Perigons. Nur bei sehr warmem Wetter öffnet sich die Blüte für sehr kurze Zeit leicht glockig, und da der Schrumpfungsprozeß der Drüse schon in der Knospe nahezu beendet ist, kann Fremdbestäubung nicht mehr möglich sein.

Die großblütigen Formen haben ein etwas weiter geöffnetes Perigon, ihr Klinandrium ist besser entwickelt, die Pollinien zerfallen nicht schon in der Knospe und die Drüse bleibt länger erhalten (Fig. 41). Eine Fremdbestäubung durch Insekten wäre demnach möglich. Darauf weisen auch ein schwacher Nelkenduft und eine geringfügige Produktion von Nektar hin, welche beide den kleinblütigen Formen fehlen. Es liegen aber bisher keine Beobachtung hierüber vor. Selbstbestäubung ist, selbst bei erhaltener Drüse, jedoch auch bei den großblütigen Formen die Regel, sie erfolgt eben nur später. Sie beginnt in der eben geöffneten Blüte mit Auflockerung der Pollinien als Folge einer Aufquellung ihrer Viscinfäden und einem damit verbundenen Anheben der Anthere. Dann treten die ganzen Pollinien, erleichtert durch den abfallenden oberen Narbenrand seitlich aus Anthere und Klinandrium, drehen sich nach vorn und bleiben, die Narbe überragend, über der Narbe liegen. Durch starke Narbenschleimbildung wird der gegenseitige Kontakt gesichert. Ein von der Narbe fortgeleiteter Reiz läßt alle Pollentetraden Schläuche austreiben, wodurch die Pollinien sehr voluminös werden und ihre Farbe nach weißlich verändern. Niemals aber gelangen die ganzen Pollinien in die Narbengrube.

Außer *Epipactis microphylla* sind, wie eingangs erwähnt, *Epipactis leptochila*, *E. muelleri*, *E. dunensis*, *E. phyllanthos* und *E. confusa* durch völlige Autogamie gekennzeichnet.

Bevor wir uns mit den autogamen Vorgängen der genannten Arten im einzelnen beschäftigen, sei daran erinnert, daß es DARWIN in seinem berühmten Buch über „Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen von Insekten befruchtet werden“ (111) in besonderem Maße darauf ankam, aufzuzeigen, daß gerade die Orchideen durch einen spezifischen Blütenbau geeignet sind, nachzuweisen, wie die Natur beständige Selbstbefruchtung zu vermeiden sucht. Wenn er mit den Worten schließt: „Es ist kaum eine Übertreibung, wenn wir sagen, daß die Natur hier uns mitteilt, und zwar in der emphatischen Weise, daß sie beständige Selbstbefruchtung perhorrescirt“, so waren doch schon KING und PANTLING 1898 durch ihre Studien überzeugt, „daß die Befruchtung der Orchideen durch Mitwirkung der Insekten auf keinen Fall so allgemein ist, wie man manchmal vorausgesetzt“. DARWIN selbst kannte aber schon unter den europäischen Orchideen sechs Arten mit regelmässiger und drei Arten mit gelegentlicher Selbstbestäubung, dazu noch 13 tropische Orchideen, wenn wir einen Fall von Pelorienbildung ausnehmen. Durch die vielen blütenbiologischen Untersuchungen und Beobachtungen der späteren Jahre, besonders durch REICHE (151), KRANZLIN (130) und SCHLECHTER (161), für die DARWINs Buch wohl erst die Anregung gab, kennen wir heute etwa 200 tropische und fast 30 europäische Arten, welche sich durch 10, bzw. fünf unterschiedliche Vorgänge selbst befruchten. Viele von ihnen gehen, um nur zwei Möglichkeiten zu nennen, erst am Ende ihrer Blütezeit zur Autogamie über, wenn nach längerer Schlechtwetterperiode Insekten nicht geflogen sind oder wenn sie in Gegenden wachsen, in denen die bestimmten Bestäuber ausgestorben sind. Unter günstigeren Bedingungen wären sie allogam. Letzteres mag vor allem auch für nördlichere Breiten zutreffen. So ist also die Selbstbefruchtung unter den Orchideen sehr viel weiter verbreitet als DARWIN vor über 90 Jahren vermuten konnte, und sicher werden wir hier noch weitere Entdeckungen machen können, wenn erst einmal

das Heer der Kleinorchideen blütenbiologisch untersucht sein wird. Unserer heutigen Auffassung gibt KIRCHNER Ausdruck: „Jedenfalls wird sich die Ansicht, daß die Familie der Orchideen in besonders eindrucksvoller Weise das Gesetz der vermiedenen Selbstbefruchtung bestätige, nicht aufrechterhalten lassen.“ Auch der Vorstellung, daß Autogamie stets nur ein primitiver Vorgang sei, kann kaum noch zugestimmt werden. Sicher ist aber, daß sie für die Evolution, speziell für die Selektion, von größter Bedeutung ist.

Eine andere Frage, die hier nicht weiter diskutiert werden kann, ist die, ob die Autogamie ein primärer oder sekundärer Vorgang ist. Es gibt Gründe anzunehmen, daß sie nicht für alle Arten gleich beurteilt werden kann.

Die autogamen *Epipactis*-Arten werden an anderer Stelle dieses Heftes ausführlich behandelt, so daß wir uns insoweit auf die Merkmale ihrer Blüten beschränken können, als sie im Hinblick auf die Autogamie von besonderer Bedeutung sind.

Mit Ausnahme des Epichils und der drüsigen Auskleidung des Hypochilnapfes haben alle Blüten ein \pm grünes bis gelbgrünes Kolorit und sind nach vorn heruntergeneigt oder hängen senkrecht nach unten.

Die großen, weit geöffneten Blüten von ***E. leptochila*** mit ihren längeren, spitzen Perigonblättern und dem Pfeilförmig nach vorn gerichteten Epichil haben eine Säule, welche sich wesentlich von der anderer Arten unterscheidet (Abb. 10, Fig. 22—23, 66—67). Sie ist gegenüber *Epipactis belleborine* leicht nach vorn geneigt, schmaler, etwas kürzer und verjüngt sich zur Basis hin. Dadurch flieht die viereckige Narbe stark nach hinten zurück. Nach oben schließt die Säule mit einem deutlichen Klinandrium ab, welches an seinem hinteren Rand stielartig verlängert als Filament in die Anthere übergeht (Fig. 42). Damit ist letztere so weit nach vorn gerückt, daß sie mitsamt ihren Pollinien nahezu vor dem oberen Narbenrand steht. Eine Rostelldrüse fehlt normalerweise; ist sie aber gelegentlich doch vorhanden, so ist sie äußerst klein oder zurückgegangen und in der offenen Blüte nur noch als kleiner brauner Fleck zu erkennen. Das nicht mehr halbkugelige Hypochil hat seine tiefste Einsenkung nach vorn verlagert; in ihm wird nur geringfügig Nektar produziert.

Es ist mehrfach darauf hingewiesen worden, daß bei Pflanzen verschiedener Landschaften Strukturabweichungen in der Form des Epichils und der Säule, in der Lage der Narbe und im Sitz der Anthere vorhanden sind. Wir konnten aber auch bei den Pollinien feststellen, daß sie, zwar locker gefügt, entweder ihre Form als Ganzes behalten, oder daß die Pollentetraden ihren Zusammenhalt verloren haben. Bei erhalten gebliebener Form sind die Spitzen

Fig. 42: *Epipactis leptochila*: Blütenbau, fehlendes Rostellum und zugespitztes, schmales Epichil.



Fig. 43: *Epipactis leptochila*: Blüte in Seitenansicht, Narbe belegt (Autogamie).



der Pollinien miteinander verbunden, so daß die beiden Pollenmassen in ihrer Gesamtheit ohne Anheben der Anthere, mit ihrer Basis leicht divergierend, vor dem oberen Narbenrand auf die Narbe gelangen (Fig. 43). Es gibt Formen, bei denen das dorsale Filament weniger ausgeprägt ist, dann müssen die Pollinien mehr seitlich aus ihren Lagen nach vorn treten, eine Einkerbung im lateralen Klinandriumrand erleichtert dabei ihre Bewegung in die Narbe. Da die Pollinien mit dem oberen Narbenrand in Verbindung stehen, kann sich infolge eines lytischen Einflusses durch den reichlich produzierten Narbenschleim das die Pollentetraden zusammenhaltende Viscin auflösen. Nun können die einzelnen der so bröckelig gewordenen Pollinien einfach auf die Narbe herunterfallen.

Insektenbesuch wurde bei *Epipactis leptochila* bisher nicht beachtet, darum sei mitgeteilt, daß wir auf der Insel Møn beobachteten, wie eine Wespe eine Blüte anflug. Da wir Wespenbesuch eigentlich nicht erwartet hatten, konnten wir in aller Eile nur eine Farbaufnahme in verkleinertem Maßstab machen. Leider war es uns nicht möglich, die Wespenart zu bestimmen, da der Besuch nur kurz war. Wir sahen aber, daß sie, um den Nektar in der nach vorn verlagerten Vertiefung des Hypochils zu erreichen, gezwungen war, ihren Kopf tief nach unten zu senken. Zweifellos würde sie aber durch mitgebrachte Pollinien von in der Nähe wachsenden *Epipactis helleborine* eine Fremdbestäubung vermittelt haben. Wie vorauszusehen, trug sie beim Abflug wegen der veränderten Form des Hypochils und wegen der hier sehr bröckeligen Pollenmassen keine Pollinien mit fort. Bastarde zwischen *Epipactis helleborine* und *E. leptochila* sind schon bekannt geworden, sie dürften aber sehr selten sein, da *Epipactis leptochila* als Waldpflanze oft im tiefen Schatten wächst und daher wohl kaum häufig von Wespen angefliegen wird.

Fünfzig Jahre mußten nach Hermann MÜLLERs „Beobachtung an westfälischen Orchideen“ (48) vergehen, bis sich fast gleichzeitig GODFERY und ZIMMERMANN wieder mit „*Epipactis vividiflora* RCHB.“ beschäftigten, einer Pflanze, welche wir auf GODFERYs Vorschlag **Epipactis muelleri** zu Ehren des Entdeckers ihrer autogamen Befruchtungsverhältnisse nennen (Fig. 25, 69). Auch hier können wir uns im Rahmen unserer Darstellung auf die Besonderheiten der Blüten beschränken.

Bei sonst nahezu gleichen Merkmalen mit der Blüte von *Epipactis helleborine*, wozu besonders das zurückgeschlagene Epichil gehört, ist auch bei *Epipactis muelleri* die Säule durchgreifend anders gestaltet (Fig. 44). Kennzeichnend sind

1. das Fehlen eines Klinandriums, welches sich rudimentär nur noch als kleine Rille hinter dem oberen Narbenrand nachweisen läßt,

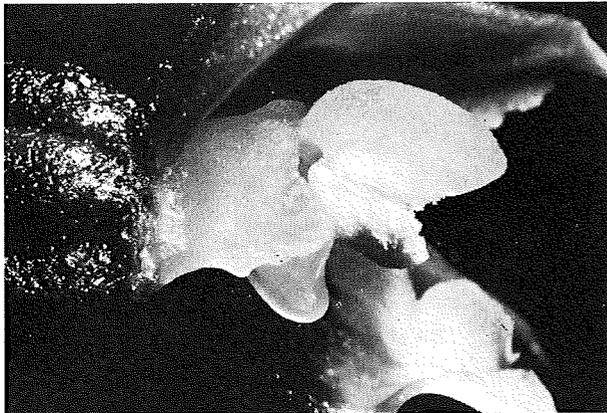


Fig. 44:
Epipactis muelleri:
Bau der Säule.

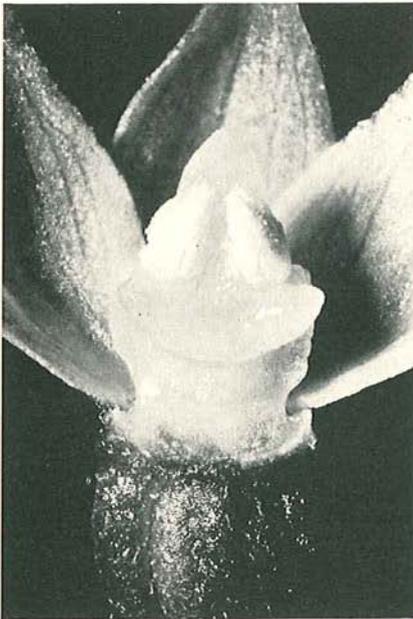


Fig. 45: *Epipactis muelleri*: beginnende Anthese
Anthere hochgehoben, Pollinien frei liegend.

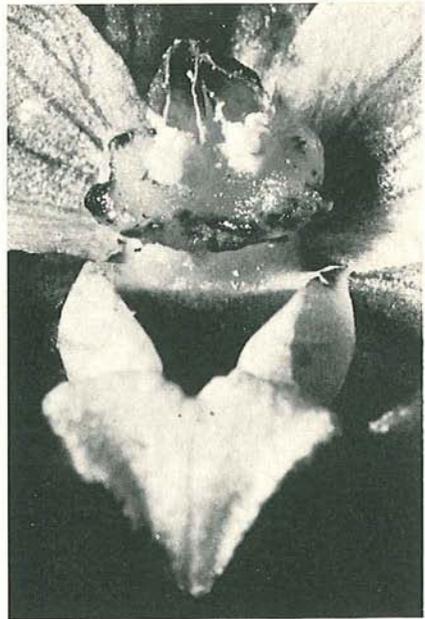


Fig. 46: *Epipactis muelleri*: späteres Stadium, die
Anthere drückt die Pollinien auf die Narbe (Auto-
gamie).

2. eine rechtwinklig abgeknickte Narbe, deren untere wulstige, nach vorn rundlich gebogene Hälfte senkrecht auf die Säule stößt und deren oberer Teil eingewölbt nach hinten bis fast zum Säulenrücken reicht und, da ja ein Klinandrium fehlt, unter die Anthere gerückt ist,
3. das im allgemeinen Nichtvorhandensein eines Rostellapparates,
4. die auf oder geringfügig hinter dem oberen Narbenrand breit aufsitzende konische Anthere, die vorn häufig schnabelförmig gebogen ist und deren Theken nur im mittleren Teil geöffnet sind. Der Antherenform entsprechend sind die Pollinien an ihrer Basis am breitesten.

Diese spezifische Säulenstruktur schien ZIMMERMANN so schwerwiegend zu sein, daß er in *Epipactis muelleri* den Typ einer neuen Gattung *Parapactis* sah (99, 100). Hierzu zieht KIRCHNER zum Vergleich die sehr weitgehenden Veränderungen im Bau tropischer Blüten heran, welche sich als Begleiterscheinung eines Überganges zu habitueller Selbstbefruchtung ausgeprägt haben und lehnt — heute allgemein anerkannt — eine lediglich auf Säulenumwandlung begründete neue Gattung ab (vgl. auch S. 35).

Der autogame Vorgang beginnt im späten Knospenstadium, indem sich die Pollinien, aus der Mitte der Anthere lösend, diese anheben und in der frisch geöffneten Blüte wie zwei Pyramiden auf dem oberen Narbenrand stehen (Fig. 45). Von den Pollinien befreit, federt die Anthere in ihre alte Lage zurück und drückt diese in die Narbe, wo sie von der unteren, abstehenden Hälfte aufgefangen und vom Narbenschleim festgehalten werden (Fig. 46). Auflösen der Viscinfäden und Pollenschlauchbildung folgen. MÜLLER sah allerdings das „Hervorwachsen von Pollenschläuchen durch die ganze Pollenmasse —, während die Blüte

noch in der Knospe ist“. Eine kalte Witterung, während der die Blüte länger geschlossen bleibt, kann bei MÜLLERs Beobachtungen an nur sieben Exemplaren geherrscht haben oder aber es gibt unterschiedliche Rassen bezüglich des Zeitpunktes des Austreibens der Pollenschläuche.

Nun finden wir aber in den Blüten innerhalb einer Population, deren Pflanzen sonst völlig gleichgestaltet sind, gelegentlich eine rudimentäre Drüse, ja hin und wieder Exemplare, deren Blüten alle oder nur zum Teil ein voll entwickeltes Rostellum mit der dazugehörenden Drüse besitzen. Hier ein Beispiel für diese von RUPPERT als „systematischen Schönheitsfehler“ bezeichneten Verhältnisse.

Unter den 65 Pflanzen eines Vorkommens von *Epipactis muelleri* fanden wir bei vier Exemplaren Rostelldrüsen vor:

die erste Pflanze hatte von 34 Blüten 18 geöffnet, wovon die 3. und 5., die 9. bis 12. und die 15. bis 18. eine Drüse besaßen;

die zweite Pflanze hatte von 14 Blüten 11 geöffnet, alle mit Drüse;

die dritte Pflanze hatte von 37 Blüten 24 geöffnet, alle mit Drüse;

die vierte Pflanze hatte von 16 Blüten 14 geöffnet, wovon nur die 3 untersten eine Drüse aufwiesen.

Wir konnten aber feststellen, daß bei kleineren Populationen der Prozentsatz dieser „Schönheitsfehler“ größer war.

Bei den Blüten mit Rostelldrüse gelingt es, Teile der Pollinien, nicht aber die ganzen Massen künstlich zu entfernen. Nur einmal sahen wir, wie eine Wespe von einer Blüte abflog, konnten aber nicht erkennen, ob sie die Pollinienteile davontrug. Da in den Hypochilien Nektar vorhanden ist, kann mit dem Besuch von Wespen ja gerechnet werden, wengleich auch ihr Wert als Pollinator durch die nur wenigen Blüten mit Rostelldrüse nur äußerst gering ist. Auch bei Vorhandensein einer Drüse tritt in der späten Blüte noch Selbstbefruchtung ein, da diese allmählich eintrocknet und die Pollinien am Herabgleiten nicht mehr hindert.

Auf einzeln gefundene Erhöhungen am oberen Narbenrand weist KROSCHE (37, S. 359) hin, deutet sie aber nicht als rudimentäre Rostellen, sondern will sie durch eine „Neigung zum Aufwärtsstreben“ des Teils der Stigmafläche, die sich unter der Anthere befindet, im Verein mit einer „erweiterungsfähigen Querrinne zwischen Stigma und Anheftungsstelle der Anthere“ erklärt wissen. Bei der Querrinne, die bei Blüten mit Rostelldrüsen deutlicher erkennbar ist und die ZIMMERMANN in seiner Arbeit „*Parapactis* W. Zimm. nov. genus Orchidacearum“ abgebildet hat (99), handelt es sich aber wohl zweifellos um das zurückgebildete Klinandrium.

Es mag noch hinzugefügt werden, daß teilweise Blüten mit schiefstehender Anthere vorhanden sind. Einen Vorteil für die Selbstbefruchtung, wie ihn MÜLLER sah, konnten wir darin nicht erblicken.

Über die autogamen Arten *Epipactis dunensis* und *E. phyllanthes* können wir nicht berichten, da wir *Epipactis dunensis*, auf einen kleinen Raum an der englischen Westküste beschränkt, nicht gesehen haben und das uns freundlicherweise von Herrn Dr. YOUNG zugeschickte Material von *E. phyllanthes* für eingehende Studien nicht ausreichte.

E. confusa (Fig. 27—29, 70) sahen wir in Buchenwäldern auf den Inseln Seeland und Falster in ca. 20 Exemplaren, wovon aber schon 6 soweit verblüht waren, daß blütenbiologische Untersuchungen nicht mehr möglich waren. So kann als sicher gelten, daß wir in den übrigen Pflanzen auch nur eine Form vor uns hatten:

Die grünen, frisch geöffneten Blüten hängen fast senkrecht nach unten. Das lang zugespitzte Perigon ist nur wenig glockig geöffnet. Die Säule ist kurz und dick, das Klinandrium ziemlich flach. Dafür ist aber die kurzgestielte, olivfarbene Anthere besonders vorn in ihren vertikalen Dimensionen erhöht und schließt vor einer auch vorhandenen kleinen,

rudimentären Rostelldrüse mit nur geringer Klebkraft ab. Aus den schon in der Knospe aufgelockerten Pollinien kann aber geschlossen werden, daß *Epipactis confusa* normalerweise keine Drüse besitzt. Die Narbe ist in ihrem unteren Teil abstehend und innen leicht ausgehöhlt. Das Hypochil verjüngt sich an seiner Basis, ist innen rosa gefärbt und produziert keinen Nektar. Das weiße, herzförmige Epichil ist stark zurückgeschlagen und trägt auf seinem unteren Drittel zwei lichtrosafarbene gekerbte Leisten. Der autogame Vorgang ist sehr einfach: Bei Beginn der Anthese hebt sich die Anthere vorn an, wodurch die Pollenmassen auseinandergerissen werden, so daß ein Teil in der Anthere verbleibt und auch in der welkenden Blüte noch vorhanden ist. Der andere im Klinandrium liegende Teil gelangt in der ja hängenden Blüte durch Überquellen nach oben allmählich auf die Narbe. Das Viscin der Pollenmassen hat sich demnach nicht völlig aufgelöst, denn pulverig aufgelöste Pollinien würden einfach aus der Blüte herausfallen und die Narbe nicht erreichen.

Dem Entgegenkommen von Fräulein v. RAMIN, die uns Pflanzen von **E. gigantea** aus dem Berggarten in Hannover zur Verfügung stellte, verdanken wir das Studium dieser *Epipactis*-Art (Abb. 5, 47). Sie wächst im mittleren und westlichen Teil Nordamerikas bis nach Mexiko in alkalischem Substrat an schattigen und sehr nassen Stellen. Ihren wissenschaftlichen Namen hat sie nach den großen Blüten, in Amerika nennt man sie Stream Orchid.

Die Blüte von *Epipactis gigantea* ist geöffnet, ihre dunkelrot genervten, grünlich bis rosa gefärbten Sepalen werden bis zu 2 cm lang und 8 mm breit, sie spreizen auffallend seitlich ab; die ebenfalls rotnerbigen Petalen haben eine Länge bis 1,7 cm, sind so breit wie die Sepalen und stehen nahe aneinandergerückt ziemlich aufrecht in der Blüte (Fig. 48). Das 9 mm lange Hypochil der Lippe bildet keinen runden Napf, sondern besteht aus zwei stumpflich dreieckigen bis abgerundet viereckigen rot gefärbten Lappen, welche lateral

Fig. 47: *Epipactis gigantea* (Bot. Garten Hannover).



Fig. 48: *Epipactis gigantea*: Blütenbau, sehr deutlich ist wiederum die Grenze Hypochil/Epichil.





Fig. 49 u. 50: *Epipactis gigantea*: Bau der Säule mit Säulenfortsätzen.

flügelartig auseinanderweichen und an ihrer Verwachsungsnaht eine sackartige, den Cephalantheren nicht unähnliche Mulde bilden. Letztere weist zahlreiche karminrote Papillen mit nur sehr geringer Sekretion von Nektar auf. Das bis 11 mm lange gelbe, mit dem Hypochil gelenkig verbundene Epichil trägt an den Seiten zwei gelbe, fleischige Kallusleisten und läuft nach vorn in eine weiße Spitze aus. Mit 1 cm ist die Säule, auch wenn hier größere Dimensionen vorliegen, im Verhältnis zu den übrigen *Epipactis*-Arten doch sehr lang (Fig. 49). Sie ist schlank und wird vorderseitig mit einer hochtrapezförmigen Narbe bedeckt. An den unteren Ecken der Narbe befinden sich armartige, nach vorn abstehende Fortsätze, welche durch eine viscinöse Masse von zäherer Konsistenz als die des Narbenschleims noch verlängert erscheinen (Fig. 50). VERMEULEN (180) hat die Narbe studiert und fand, daß auch ihre lateralen Teile eine Neigung zur Rostellumbildung besitzen. Eine Rostelldrüse ist vorhanden, queroval gleicht sie einer gewölbten Scheibe, ist leicht geriffelt und geht seitlich in den oberen Narbenrand über. Die gelblichgrüne Anthere überragt die Drüse und ist mit dem hinteren Rand des Klinandriums sehr gelenkig verbunden. Die Pollinien sind locker gefügt, zerfallen in der späten Blüte, so daß die Pollentetraden ähnlich wie bei *Epipactis palustris* aus der nach vorn verlängerten Anthere auf die Narbe fallen. Aus der frischen Blüte lassen sich die Pollinien leicht entfernen. In der Tat wird *Epipactis gigantea* in Amerika von Schwebfliegen aus der Gruppe der *Syrphidae* besucht und befruchtet, welche Dr. ROSS, Curator of Entomology an der California Academy of Sciences in San Francisco, beobachtete und in zwei hervorragenden Bildern in „National Geographic“ (Vol. 130, Nr. 6, Dez. 1966) dokumentierte. Die Pollinien hatten sich auf dem Rücken der Schwebfliege angeheftet. Färbung und charakteristische Aderung des Perigons und des Hypochils weisen die Blüten von *Epipactis gigantea* ja auch als Schwebfliegenblumen aus.

Durch eine sehr einfache, aber doch wirkungsvolle Rostelldrüse, durch die Neigung der lateralen Narbenlappen zur Rostellum-Umbildung und durch die Möglichkeit zur Autogamie infolge Pollinienzerfall haben wir in *Epipactis gigantea* eine sehr ursprüngliche Art vor uns, unterstrichen noch durch die hohe schlanke Säule, deren Narbe wie aufgesetzt erscheint, und teilweise aufrecht stehende Fruchtknoten, was ebenfalls bei den noch primitiveren Cephalantheren vorhanden ist. Beiden gemeinsam ist auch die kinnartige Aus-sackung des Hypochils, welche kennzeichnend für *Cephalanthera* ist. Auch die Schattenliebe ist beiden gemeinsam. Mit einigem Recht können wir daher *Epipactis gigantea* als Bindeglied zwischen den Gattungen *Epipactis* und *Cephalanthera* betrachten.

Seit Jahren kultivieren wir die aus Zentralasien stammende **E. royleana** im Garten und können sie natürlich auch nur nach diesen Pflanzen beurteilen. In ihrem Habitus gleichen sie am ehesten *Epipactis helleborine*, mit der sie hier auch zur gleichen Zeit blühen.

Die weit geöffneten Blüten haben eine schmutzig-violette Farbe. Sepalen und Petalen sind annähernd von gleich eiförmiger Gestalt und enden in eine stumpfe Spitze, welche nur beim mittleren Petalum kapuzenartig ist. Die Säule ist kurz und dick mit etwas knolligem Ansatz nach vorn. Darüber ist die Narbe mit ihrem unteren Teil konsolenartig aufgesetzt, ihre Ränder sind ein wenig überragend und nach außen gebogen. Der obere Narbenrand trägt hochgezogen eine kleine Rostelldrüse, welche sehr bald braun wird, aber nicht einschrumpft. Nur bei Beginn der Anthese haben die Pollinien ihre gewohnte Gestalt, werden bald locker, um dann völlig zu zerfallen. Die kurzgestielte Anthere schließt vorn mit der Drüse ab. Das Hypochil ist länger als breit, wie bei *Epipactis gigantea* sackartig vertieft, jedoch ohne seitliche Flügel. Außen ziehen sich, durch Rillen getrennt, mehrere wulstige Streifen von hinten nach vorn. Innen wird Nektar produziert. Das sehr kleine Epichil hat nur eine schmale Ansatzstelle zum Hypochil, ist stark gebogen, spitz und besitzt nur sehr schwach geprägte Höcker. An ihrem Grunde geht sie seitlich mit einer Falte ins Hypochil über.

Aus den Merkmalen der Blüte geht schon hervor, daß *Epipactis royleana* trotz Vorhandenseins einer Drüse auf Selbstbefruchtung eingerichtet ist. Der hochgezogene mittlere obere Narbenrand, eine schnell braun werdende Rostelldrüse, deren Inhalt die Klebfähigkeit verloren hat, die zu Pollentetraden aufgelösten Pollinien und eine Narbe, deren untere Hälfte angehoben die herunterfallenden Tetraden auffangen kann, weisen darauf hin. Auch hebt sich noch die leergewordene Anthere, um die nun im Klinandrium lose liegenden Pollen nicht am Herabfallen zu hindern. Eine weitere Eigentümlichkeit ist, daß sich das Hypochil nach erfolgter Belegung der Narbe an seiner Ansatzstelle zum Säulengrund nach oben bewegt und die Blüte vorn verschließt. Der basale Teil des Epichils hat nun Kontakt mit der Drüse bekommen. Vielleicht war *Epipactis royleana* früher — oder ist es in ihrer Heimat noch heute — bei Beginn der Anthese eine Fliegenblume, die Verschlusfunktion der Lippe wäre dann ein Mittel, um wiederholte Belegung zu verhindern. In vielen Jahren haben wir auch nie Wespenbesuch beobachten können, obwohl in allernächster Nähe die Blüten von *Epipactis helleborine* eifrig angefliegen wurden.

Wenn es gelungen sein sollte, die verschiedenen allogamen und autogamen Befruchtungsvorgänge unserer *Epipactis*-Arten deutlich werden zu lassen, so möchten wir abschließend zum Ausdruck bringen, daß für diese Vielfalt ökologische Gründe als Erklärung allein nicht mehr ausreichen und meinen, daß hier als Gestaltungstendenz ein Umwandlungsprozeß in Richtung Autogamie sichtbar wird, der, da er sich in großen Zeiträumen abspielt, unserem beobachtenden Auge nur selten so klar abzeichnet wie bei der Gattung *Epipactis*.

Dr. W. Wiefelspütz, 586 Iserlohn, Hansaallee 26

In einem Aufsatz über das System der Orchideen (S. 14 und 181) hoffe ich gezeigt zu haben, daß es zwei Typen gibt, die man beim Rostellum unterscheiden kann:

1. Das im Prinzip bandförmige Rostellum mit zwei Klebscheiben oder retinacula an den beiden Enden des Bandes, welche Scheiben sich ursprünglich oberhalb der lateralen Narbenlappen entwickelt haben und an welchen die Caudiculae schon in der Knospe befestigt sind. Es ist der Typus der *Orchidoideae* (= *Orchideae* oder *Ophrydeae*) (Fig. 51).

2. Das im Prinzip unkomplizierte Rostellum, das sich als ein Teil des medianen Narbenlappens entwickelt oder sich in der Nähe dieses Lappens entwickelt hat, deutlich davon getrennt, und noch nicht mit den Pollinien verbunden (Fig. 52). Es ist der Typus der *Epidendroideae* (= *Operculatae*). Die *Neottianthae* (= *Neottieae*) gehören zum letzten Typus. RICHARD spricht von einer Proscolla als Klebscheibe.

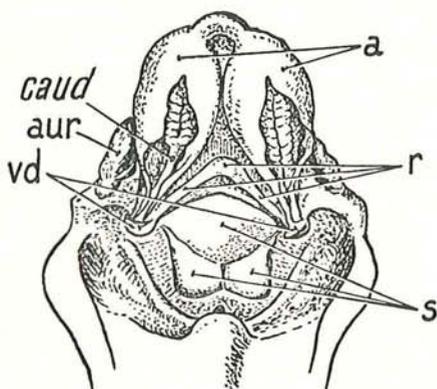


Fig. 51: Säule (Gynostemium) von *Coeloglossum viride*, mit bandförmigem Rostellum und zwei Retinacula (Klebscheiben). a: Anthere A_1 ; aur: Aurikel (Ohrchen); caud: Caudiculae (Stiel des Polliniums; zu sehen im Staubbeutel Fach); s: die drei Narbenlappen; r: bandförmiges Rostellum mit vd, den Klebscheiben am Ende.

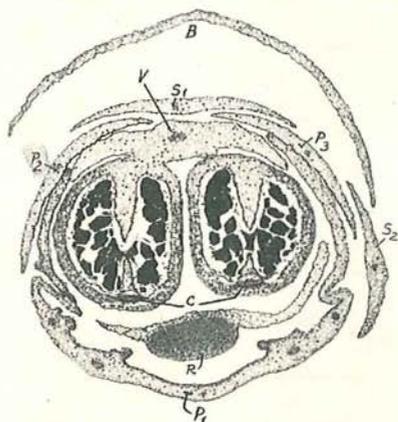


Fig. 52: Querschnitt durch eine Knospe von *Epipogium aphyllum* mit einfachem Rostellum. B: Braktee (Tragblatt der Blüte); s_1 , s_2 (s_3 fehlt hier): Sepala (Keldblätter); P_1 : Labellum (Lippe); P_2 , P_3 : seitliche Petala (Kronblätter); v: Leitbündel der Anthere A_1 ; c: Caudiculae; R: Rostellum.

Es gibt eine große Variabilität in der Proscolla dieser Gruppe. Merkwürdigerweise findet man bei der Gattung *Stereosandra* aus Südostasien eine Proscolla, die sich als ein Teil der Anthere entwickelt hat (Fig. 53). Damit ist gezeigt, daß die Proscolla nicht die mediane Narbenlapp ist und nicht ein Teil des dritten Narbenlappens zu sein braucht.

Bei *Listera* (Zweiblatt) und *Neottia* (Nestwurz) gibt es keine Proscolla im eigentlichen Sinne, weil das Rostellum sich hier in eine Reihe von Fächern differenziert hat, die mit Klebstoff gefüllt sind (Fig. 54). Wenn man das Rostellum berührt, wird der Klebstoff herausgepreßt. „Das Rostellum ist so außerordentlich empfindlich, daß eine Berührung mit dem dünnsten menschlichen Haar genügt, die Explosion zu verursachen“ schreibt DAR-

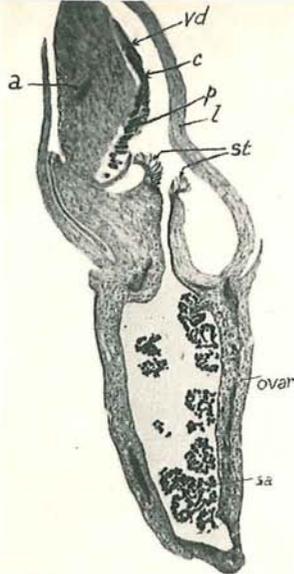


Fig. 53:
Längsschnitt durch eine Blüte von *Stereosandra javanica* (aus Java) mit Klebscheibe (vd) als Teil der Anthere A_1 . a: Anthere A_1 ; vd: Klebscheibe; c: Caudicula; p: Pollinium, aus Massulae gebildet; l: Lippe (Labellum); st: Stigma (Narbe); ovar: Ovarium (Fruchtknoten) mit Samenanlagen.

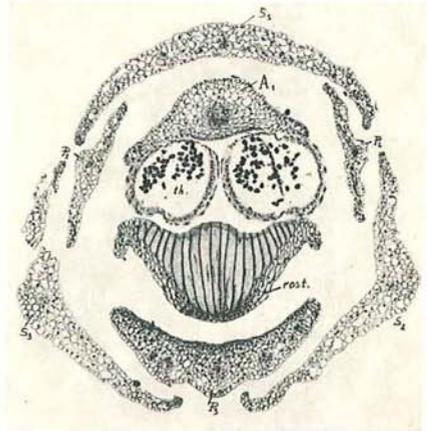


Fig. 54: Querschnitt durch eine Knospe von *Listera ovata*. S_1, S_2, S_3 : Sepala; P_1, P_2 : seitliche Petala; P_3 : Labellum; A_1 : Anthere; th: Theka mit Pollenkörnern; rost: Rostellum mit Fächern voll Klebstoff.

WIN (111). Die ziemlich lockeren Pollinien werden mit dem Klebstoff der Besucher angeklebt.

LINNAEUS (136) hat *Cephalanthera* und *Epipactis* als eine einzige Gattung unter *Serapias* beschrieben, und RICHARD hat *Cephalanthera* als Genus zuerst unterschieden. *Epipactis* gleicht *Cephalanthera* habituell, und es braucht auch nicht zu wundern, daß man zunächst beide vereinigte, bis man den Blütenbau genauer studierte. Das hat RICHARD zuerst getan. Es bestehen ziemlich große Unterschiede, besonders im Bau des Gynostemiums; denn

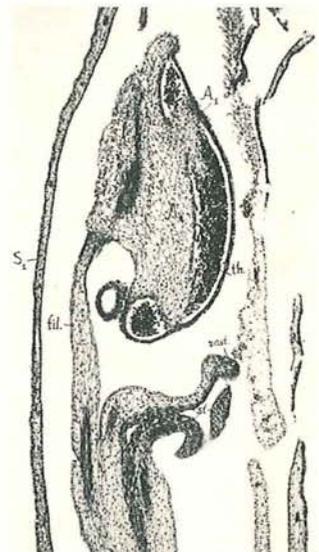


Fig. 55: Längsschnitt durch eine Knospe von *Cephalanthera longifolia*. S_1 : medianes Sepalum; fil: Filament (Staubfaden); A_1 : Anthere; th: Theka (Pollensack) mit Pollen; rost: Rostellum am Ende der Narbe (st).

Cephalanthera hat eine aufrechte Anthere. Man sagt immer, *Cephalanthera* habe kein Rostellum. Ist das aber richtig? Fig. 55 zeigt, daß sich am Ende der Narbe ein Gewebe entwickelt hat, das als Rostellum fungiert. 1799, also mehr als 60 Jahre vor DARWIN, schrieb J. K. WÄCHTER aus Klausthal (186):

„Bey allen Arten der angeführten Geslechter nämlich haben die männlichen und weiblichen Befruchtungswerkzeuge eine solche Lage gegeneinander, daß es den ersteren durchaus unmöglich ist, die Befruchtung der letzteren zu verrichten, wenn sie nicht aus ihrem natürlichen Standorte heraus, und in die Sphäre der weiblichen Theile gebracht (translucirt) werden. Die Natur bedient sich zu diesem Ende zweyer Hülfsmittel: *erstlich*, einer klebrigen Feuchtigkeit, welche sie entweder mit den Antheren selbst verbunden, oder in deren Nachbarschaft an anderen Theilen der Blumen (zum Teil auf bewundernswürdige Weise) angebracht hat, und *zweytens* der Insecten, oder anderer äußerer Zufälle, um sowohl die Verbindung der Antheren mit der klebrigen Feuchtigkeit zu befördern, als auch, wenn dieses bereits geschehen ist, jene (die Antheren) nach einem andren, der Befruchtung günstigen Ort zu bringen. Die klebrige Feuchtigkeit ist auf eine dreyfache Weise bei den bemerkten Geslechtern angebracht:

1. In einem besondern, von andern Blumentheilen unterschiedenen merkwürdigen kleinen Blättchen (Saftblättchen) — *Neottia* und *Listera* —
2. Auf einem über die weibliche Narbe hervorragenden Rande — *Cephalanthera* — und
3. An dem Fusse der Antheren selbst — *Satyrium* (d. h. jetzt *Coeloglossum* und andere; Verf.), *Orchis* —“

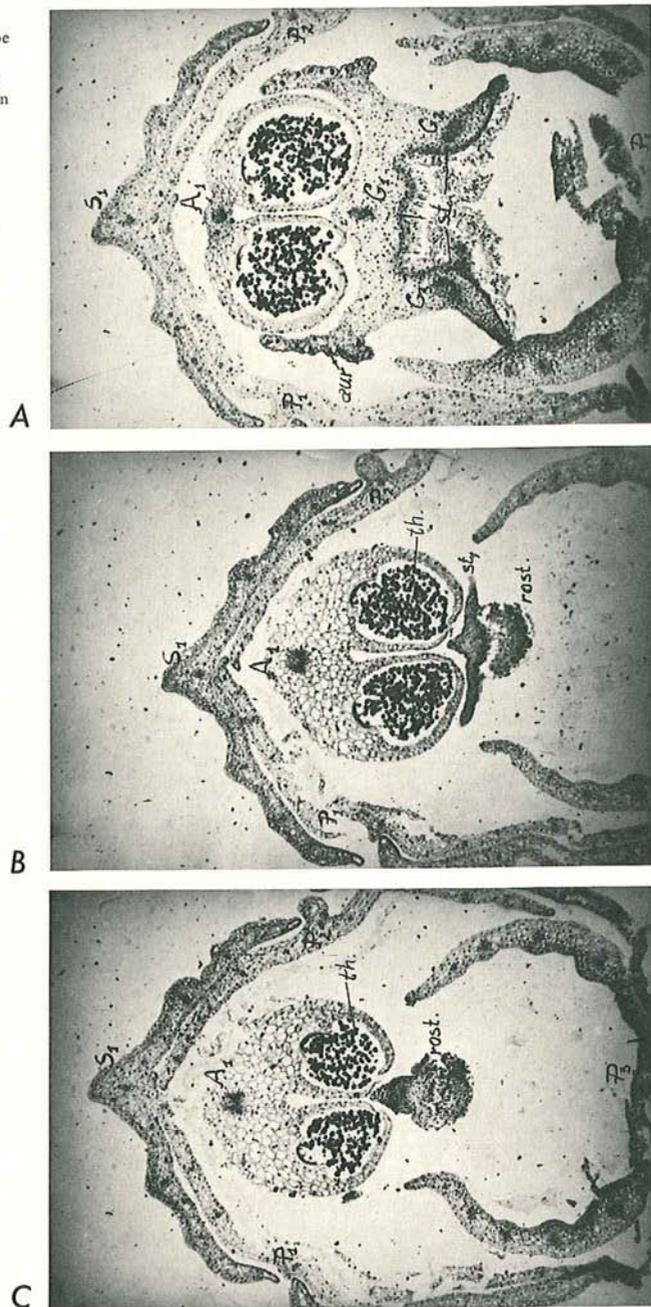
Ich glaube, daß WÄCHTER recht hatte, das Bild von *Cephalanthera* mit dem Rande zeigt es (Fig. 55).

Epipactis hat oben auf dem Gynostemium ein Pollenbett (Klinandrium, Androclinium), in welches die Pollinien deponiert werden, wenn die Anthere reif ist. Die Proscolla befindet sich vor den Pollinien. Fragen wir uns jetzt, woher die Proscolla oder das Rostellum kommt. Ich denke an eine abnorme *Epipactis belleborine* (damals *E. latifolia* genannt), die von Thilo IRMISCH, dem hervorragenden Botaniker und Morphologen des vorigen Jahrhunderts, in seinem Aufsatz „Bemerkungen über die *Epipactis*arten der deutschen Flora“ (24) beschrieben ist. Bei dieser Pflanze fand er einen Staubfaden dem mittleren Kelchblatt opponiert und von den Staminoiden nicht einmal ein Rudiment. Das Staubblatt war völlig frei und auch nicht auf die kleinste Strecke mit dem Griffel verwachsen. Der Griffel hatte keine Spur von einer Narbe, sondern er bestand aus drei ganz kleinen Blütenblättern. Er fand aber auch Zwischenformen zwischen der monströsen und der normalen Blüte. Bei diesen Formen konnte man das Verwachsen und Verschmelzen deutlich verfolgen, und das zeigte, daß auch in der gewöhnlichen Orchideenblüte der Griffel aus drei Blättern gebildet ist. Sehr häufig fand er bei *Epipactis* an den entsprechenden Stellen 3 Rostella, wenn auch immer das mittlere am besten entwickelt war, und er meinte, sie seien wohl nichts anderes als die erweichten Spitzen der Fruchtblätter.

IRMISCH unterschied im Genus *Epipactis* zwei Gruppen: *Euepipactis* mit *E. belleborine* und ihre Formen und als 2. Gruppe *Arthrochilium* mit *E. palustris*. Die Arten *E. gigantea* aus Amerika und *E. veratrifolia* aus dem Himalayagebiet gehören *Megapactis* zu (vgl. S. 30).

Die Meinung IRMISCHs widerspricht schon der Meinung DARWINs. In der Übersetzung von J. Victor CARUS heißt es auf Seite 213 (111): „Wir haben allen Grund, zu glauben, daß dieses ganze obere Stigma, und nicht bloss ein Theil, in das Rostellum umgewandelt worden ist; denn es gibt eine Menge von Fällen, wo zwei Narben, aber nicht einen, wo drei Narbenflächen bei denjenigen Orchideen vorhanden sind, welche ein Rostellum besitzen.“

Fig. 57:
 Querschnitte durch eine Knospe
 von *Epipactis helleborine*;
 die Schnittebene von B liegt
 höher als die von A, und von
 C höher als B. In A sind
 G₁, G₂, G₃ die Leitbündel
 der drei Narben (st). In B
 ist nur noch der obere
 Narbenlappen vorhanden
 (st₁), und in C ist nur noch
 das Rostellum (rost) erfaßt.



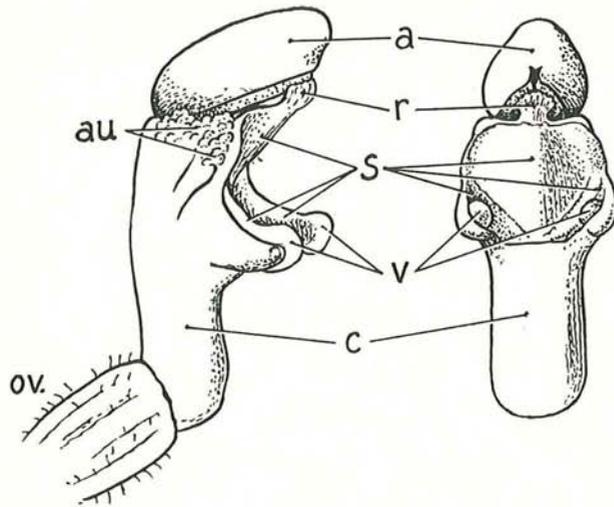


Fig. 56:
Säule von *Epipactis gigantea*
von der Seite (links) und von
vorn (rechts) gesehen. ov:
Ovarium; c: Säulchen;
a: Anthere A₁; au: Aurikel
(Ohrchen); S: Narbe;
r: Rostellum; v: Drüsen auf
den seitlichen Narbenflächen.

DARWIN schreibt in der Übersetzung: „Die Function des Rostellums ist, klebrige Substanz abzusondern, und es hat dasselbe die Fähigkeit, von den Pollenschläuchen durchbohrt zu werden, verloren. Die Narben der Orchideen, ebenso wie die der meisten anderen Pflanzen, sondern klebrige Substanz ab, deren Nutzen darin besteht, den Pollen zurückzuhalten, wenn es durch irgendwelche Mittel auf dieselben gebracht wird und das Wachstum der Pollenschläuche zu erregen. Wenn wir nun eines der einfachsten Rostellen betrachten, — z. B. das einer *Cattleya* oder eines *Epidendrum* —, so finden wir eine dicke Schicht klebriger Substanz, welche nicht deutlich von der klebrigen Oberfläche der beiden verschmelzenden Narben geschieden ist: ihre Bestimmung ist einfach die, die Pollenmassen an ein aus der Blüthe auskriechendes Insect zu befestigen, welche hierdurch aus der Anthere gezogen und nach einer anderen Blüthe hingeschafft werden, wo sie von der beinahe gleich klebrigen Narbenfläche zurückgehalten werden.“

Ich glaube, daß wir es auch bei *Epipactis* mit einem primitiven Rostellum zu tun haben. Es gibt bei *Epipactis gigantea* (Fig. 56) (auch bei *E. veratrifolia* und ebenso bei *E. palustris*) drei Narben, und alle drei Narben haben an der Spitze eine „Drüse“, die mehr Schleim absondert als die Narbenfläche. Es ist aber so, daß die mediane Drüse auch hier sich stärker entwickelt hat in der Nähe der Anthere und so ein Rostellum geworden ist. Das Fehlschlagen wie bei *E. muelleri* ist dann leicht zu erklären, wo die Drüse sich nicht entwickelt.

Bei *E. belleborine* haben wir nicht so deutlich drei Drüsen auf der Narbe, sondern es ist hier das Rostellum anwesend als eine Drüse an der Spitze des medianen Narbenlappens, wie die Teilbilder der Fig. 57 recht gut demonstrieren.

Dr. P. Vermeulen, De Blomhof 3, Heiloo (N. H.), Holland

Die *Epipactis*-Taxa der pannonischen und karpatischen Flora und ihre soziologische Rolle

Mit den Arten und Formen der Gattung *Epipactis* habe ich mich zuerst während der Revision der osteuropäischen und südwestasiatischen Orchideen eingehender befaßt (171); dann für den 2. Band der Monographie und Ikonographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes von KELLER-SCHLECHTER-SOÓ (damals als *Helleborine*, S. 329 bis 349, 125b). Eine Aufzählung der ostasiatischen *Epipactis* gab ich im Anhang meiner Studie „Revision der *Orchideae-Ophrydineae* von Ostasien und dem Himalaya“. Seitdem beschäftige ich mich nicht mehr mit dieser Gattung. Frau Olga SZ.-BORSOS hat für ihre großangelegte „Geobotanische Monographie der Orchideen der pannonischen und karpatischen Flora“, wovon bisher 10 Teile erschienen sind (1952—1968), auch die systematische und soziologische Literatur und das Herbarmaterial für *Epipactis* zusammengetragen, doch bisher nicht bearbeitet. Das stand mir für die vorliegende Abhandlung zur Verfügung, wofür ich meinen besten Dank ausspreche. Diese Arbeit habe ich mit folgenden Informationen über die nachfolgend behandelten allogamen Arten zusammengestellt: Florenelement, allgemeines Areal, Verbreitung in Ungarn, Variabilität (alle mir bekannte infraspezifische Taxa, mit Synonymie, kurzer Beschreibung und Bewertung), soziologische Rolle, das Vorkommen der Art in den verschiedenen Assoziationen der ungarischen Vegetation (mit Aufzählung sämtlicher Pflanzengesellschaften), sowie kurze Kennzeichnung ihres soziologischen Verhaltens in den Ost- bzw. Nordkarpaten, zum Schluß eine knappe synökologische Charakteristik.

Epipactis palustris (L.) CR. 1769

Die Sumpfsitter ist ein eurasiatisches, richtiger eurosibirisches Florenelement, von Westeuropa bis Ostsibirien, Mittelasien und Japan verbreitet, fehlt im immergrünen Mittelmeerraum, zerstreut in der pannonischen und karpatischen Flora. In Ungarn kommt sie vor im nördlichen Mittelgebirge (Matricum): Zempléner-Gebirge, Bükk, Gödöllőer-Hügelland, im südwestlichen Mittelgebirge (Bakonyicum): Bakony, Balatongebiet, in West- (Praenoricum) und in Südtransdanubien (Praeillyricum), und zwar von der Umgebung von Sopron über Köszeg, Őrség, Zala, bis zur Drauebene, bzw. vom Bakonyvorland („Bakonyalja“) über Nord-Somogy zum Mecsekvorland („Mecsekajla“), seltener in der Ungarischen Tiefebene (Alföld): Kleine Tiefebene, Donaugebiet, jenseits der Theiss: Békés und Nyírség.

Die Variabilität der Art: Pflanze aufrecht, selten untergetaucht (*f. submersa* GLUCK 1911); Blätter verlängert, selten verkürzt, klein (*f. parvifolia* SCHUR 1866), halophile Form; Blüten nickend, selten aufrecht (*f. rectilinguis* HÖPPNER 1924); die Hochblätter sind normal kürzer als die Fruchtknoten, selten länger (*f. longibracteata* HÖPPNER 1924); sonst ist die Pflanze groß (50—100 cm), breitblättrig (*f. silvatica* A. & GR. 1907, Syn.: *elatior* PANTU, *robusta* ZAPAL., *elongata* HÖPPNER, *macrostachya* HÖPPNER); verbreitete Schattenform, oder klein (10—20 cm) schmalblättrig, wenigblütig (*f. erictorum* A. & GR. 1907, syn.: *pumila* ZAPAL.) — letztere in Dünentälern, auf Heiden und subalpinen Matten, oft in Mitteleuropa —, oder mittelgroß; der Blütenstand dichtblütig, selten lockerblütig (*f. gracilis* HÖPPNER 1924). Farbenabänderungen: *lus. obvolens* BARLA 1868, *albiflora* LÜSCHER 1910, *purpurea* SIPKES 1918, *violacea* HÖPPNER 1924, *tricolor* HÖPPNER 1924 (grün, weiß und gelb). Alle Formen sind Ökomorphosen oder taxonomisch sehr geringwertige Abänderungen.

Art der *Caricetalia davallianae* und Molinion, vor allem auf kalkhaltigen Flachmooren und Streuwiesen. Aus Ungarn ist sie bekannt von den Assoziationen des Verbandes *Caricion davallianae*: *Caricetum davallianae*, *Schoenetum nigricantis*, *Juncetum subnodulosi* des *Eriophorion latifolii*: *Carici flavo-Eriophoretum* et *caricetosum diandrae*, des Molinion *coeruleae*: *Molinietum coeruleae*, *Molinio-Salicetum rosmarinifoliae*, auch in Röhricht (*Phragmition*): *Scirpo-Phragmitetum sphagnetosum* und in Schneidebinsenriedern (*Magno-*

caricion: Cladietum marisci balatonicum schoenetosum), ferner in Weidenmooren (Alnion glutinosae Verband: Calamagrosti-Salicetum cinereae), selten auf Salzwiesen (Juncion gerardii: Juncetum gerardii pannonicum).

In Siebenbürgen (um Klausenburg) kenne ich die Art aus Schoenetum, Carici flavo-Eriophoretum, Molinietum, aus den Ostkarpaten aus Blysmus compressus-Calliargon cuspidatum-Bestand, aus Molinieten mit Saxifraga hirculus, ferner von Übergangsmooren (Sphagnion fusci: Eriophoro vaginato-Sphagnetum). Aus den Nordkarpaten wird sie am meisten aus dem Caricetum davallianae angegeben, selten aber auch im subalpinen Alnus incana-Auenwald.

E. palustris ist mehr basiphil, wächst auf nassen oder wechsellässigen, nährstoff- und basenreichen, neutral-mildhumosen Moor-, Lehm- und Sumpfhumböden. — Ökologische Formel: T 2 F 4 N 2—3.

Epipactis atrorubens SCHULT. 1814

Die schwarzrote Sitter ist ein eurasiatisches Florenelement, verbreitet von Westeuropa und Westmediterraneum bis Sibirien, Mittelasien, Syrien. Im Gebiet der pannonischen und der karpatischen Flora kommt sie nicht selten vor. In Ungarn ist sie verbreitet im Mittelgebirge (doch fehlt sie in den Gebirgen Mátra und Börzsöny im Norden). In Westtransdanubien (von Sopron bis Zala), selten in Südtransdanubien, so um Csurgó, kaum bei Pécs, zerstreut auf der ungarischen Tiefebene (Alföld): Kleine Tiefebene, Donaugebiet, Donau-Theiss Zwischenstromland, vgl. unten und an der Theiss (Tös-Wald, Szeged).

Die Variabilität der Art: Die Blätter sind normal wenigstens zweimal länger als die Internodien, länglich-eiförmig (*f. atrorubens*) oder (die mittleren) breit-eiförmig (*f. latifolia* TOCL¹⁾ SOÓ 1962²⁾), wechselständig (*f. alternifolia* FROELICH ex SOÓ 1927³⁾) sub *Helleborine rubiginosa*) oder fast gegenständig (*f. suboppositifolia* FROELICH l. c., CAMUS 1928). — Aus der Sowjetunion beschriebene neue Formen: *f. angustifolia* SNARKIS 1963, *f. longibracteata* (BORDZ. Fl. URSS III, 33 sub *E. atropurpurea*) SOÓ 1969, *f. majoriflora* (BORDZ. l. c.) SOÓ 1969. In der Blütenstruktur ist das Epidichl nieren- bzw. herzförmig, breiter als lang, selten kreisrund [*f. orbicularis* (ZAPAL.) SOÓ 1969]. Die Höcker des Epidichls sind gekerbt bzw. kraus, selten glatt [*f. laeviconica* (ENGENST.)⁴⁾ SOÓ comb. n.], bei *f. stenopetala* ZIMM. 1912 sind die Tepalen schmal, lang zugespitzt (fehlt in SOÓ 1936).

Von größerer Bedeutung sind folgende Taxa: ssp. **borbásii** SOÓ in Soó-Kárpáti Magyar Flóra 703 (1968), in Soó-Jávorka 1951 pro var. Syn.: *Helleborine atropurpurea* var. *dilatata* GRABER (1924, 180; aber nicht *E. atrorubens* var. *dilatata* VERM. 1949), *H. atropurpurea* bzw. *rubiginosa borbásii* SOÓ, Feddes Repert. 24, 1927, Monogr. II, p. 334, 1936, pro var. *E. atrorubens*, subvar. *borbásii* CAMUS 1928. Diese endemische Rasse, den Ökotyp der ungarischen Sandsteppen, haben GRABER in seiner *Helleborine*-Studie 1924 und SOÓ vom Sand Mittelungarns voneinander unabhängig beschrieben. Sie hat eiförmige oder eilanzettliche, gespitzte Blätter, die nur 2,5 bis 5 cm lang und bis 2,5 cm breit sind, kürzer oder kaum länger, als die Internodien. Auf Sandsteppen und in Sandwäldern des Donau-Theiss-Zwischenstromlandes ausschließlich, verbreitet in den Komitaten Pest, Bács und Csongrád. Annähernde kurzblättrige Formen wurden von HÖPPNER (ex SOÓ 1936) aus der Kalkifel, von GRABER aus der Schweiz (ähnlich der *E. purpurata*) und von VERMEULEN aus Holland erwähnt.

Die var. *radnensis* CAMUS 1928 (pro subvar., = *Helleborine atropurpurea* bzw. *rubiginosa f. radnensis* SOÓ in Feddes Rep. l. c., Monogr. II, p. 334) ist eine alpine Form, niedrig, bis 15 cm hoch, wenigblütig, mit schmal-lanzettlichen (bis 1,5 cm breit) Blättern, die auch kürzer sind als die Internodien. Einzig auf der Kalkalpe Korongyis: Coronghisiu in den Rodnaer Alpen Nordsiebenbürgens, dort oft gefunden.

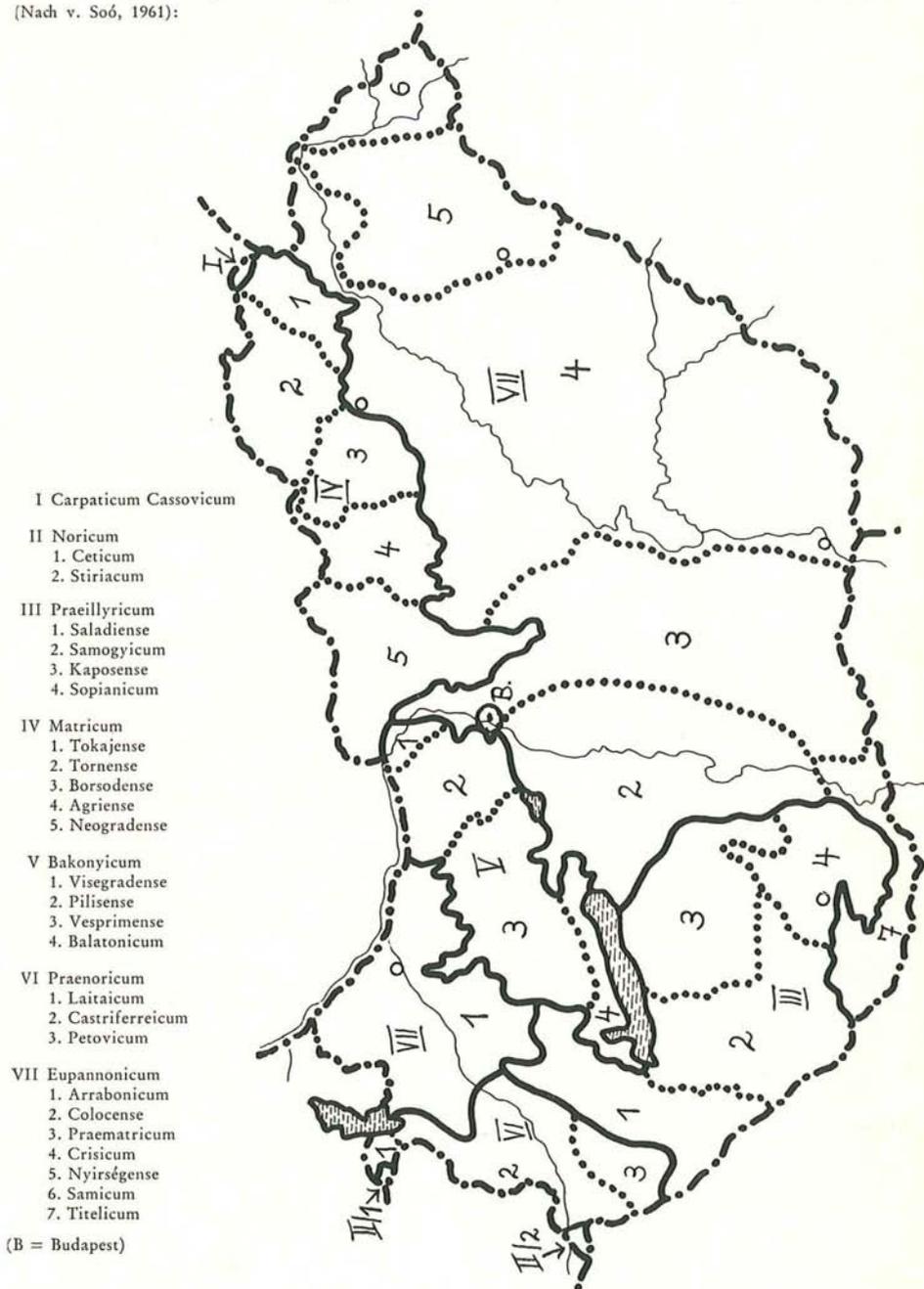
¹⁾ *E. rubiginosa* var. *latifolia* Toel Beitr. Flora Nordungarns, 1900, 5, syn.: *f. valeputnensis* ZAPAL. 1911.

²⁾ SOÓ in Ann. Univ. Budapest. Sect. Biol. 11, 1969.

³⁾ Feddes Repert. 24, 34, 1927.

⁴⁾ *E. atropurpurea* var. *laeviconica* ENGENST. Allg. Bot. Z. 1912, 11

Florenkarte Ungarns, eingeteilt in Florenprovinzen (römische Ziffern) und Florendistrikte (arabische Ziffern).
 (Nach v. Soó, 1961):



Mir unbekannt und zweifelhaft ist var. *tremolsii* (PAU)⁵⁾ mit spezieller Blütenstruktur, sonst der *f. latifolia* ähnlich, aus Katalonien (vielleicht zu *E. belleborine*, vgl. CAMUS 1928, gehörend). Farbenänderungen: normal dunkelpurpurn, ferner lus. *viridiflora* (SANIO 1881) CAMUS 1908 (syn.: *virescens* ROUY), lus. *lutescens* (COSS. & GERM. 1861) CAMUS 1908 (syn.: *pallida* BRÜGGER?, *flavovirens* CORBIÈRE), lus. *pallens* (BECKHAUS 1893) CAMUS 1908, lus. *albiflora* CAMUS 1928.

Quercu-Fagea Art, d. h. Gemeingut der Laubwälder, von den Buchenwäldern bis zu den Karstbuschwäldern, aber auch auf Steppenwiesen, in Kalkfelsenriffen, auf Kalkschutt, ferner in Eichen- und Kiefernwäldern, in Pinus-mugo-Gebüsch usw. In Ungarn fand ich sie in Buchenwäldern, besonders im Felsenbuchenwald (Cephalanthero-Fagion: Seslerio-Fagetum, Bükk), auf Felsensteppenwiesen (Festucion rupicolae: Chrysopogono-Caricetum humilis, Balatongebiet), die ssp. *borbásii* auf offenen Sandpußten (Festucion vaginatae: Festucetum vaginatae danubiale), auf Sandwiesen (Festucion sulcatae: Astragalo-Festucetum rupicolae), in offenen und geschlossenen Sandsteppenwäldern (Aceri-Quercion: Festuco-Quercetum danubiale et Convallario-Quercetum), alle im Donau-Theiss-Zwischenstromland. Die Art wird ferner gemeldet aus Buchenwäldern (z. B. Melico-Fagetum subcarpaticum), aus Flaumeichenbuschwäldern (Aceri-Quercion: Ceraso mahaleb-Quercetum pubescentis, Orno-Cotinion: Cotino-Quercetum pubescentis), aus dem Sandkiefernwald (Dicrano-Pinion: Festuco-Pinetum), usw. — In den Ostkarpaten ist sie bekannt aus Buchenwäldern (Carpino-Fagetum transilvanicum, praemoesicum, Pulmonario-Abieti-Fagetum austro-carpaticum, Geranio macrorhizo-Fagetum im Banat), Flieder-Hainbuchenwald (Syringo-Carpinetum orientalis), auf Kalkfelsenrasen (Seslerietum heufferianaef, Avenastrum decorum Ass. usw.) — Aus den Westkarpaten haben wir viele Angaben aus verschiedenen Buchenwäldern des Eufagion und Cephalanthero-Fagion, aus Abieti- und Piceo-Fageten, aus basiphilen Fichtenwäldern, selten aus Eichenwald bzw. Gebüschwald („Querceto-Tormalietum“, mehr Ceraso-Quercetum), besonders von vielen verschiedenen Kalkfelsen und Schuttgesellschaften, so den Assoziationen von *Calamagrostis varia*, *Festuca pallens*, *Sesleria varia*, in der Tatra sogar in *Festuca amethystina*- und *Carex sempervirens* ssp. *tatrorum* Assoziationen. Dort ist sie mehr eine basiphile, aber gesellschaftsvage Art.

Epipactis atrorubens ist die am meisten basiphile unserer Arten, sie kommt auf trockenen bis halbtrockenen, warmen, an Nährstoff weniger, an Basen mehr reichen, neutral bis mild-humosen, seltener mäßig sauren oder rohen Fels-, Schutt-, Kies-, Lehm- und Sandböden vor. — Ökologische Formel: T 3 F 2—3 N 2.

Epipactis microphylla SW. 1800

Die kleinblättrige Sitter ist ein submediterran-mitteuropäisches Element, verbreitet von Frankreich und Spanien bis Kleinasien, zur Krim und zum Kaukasus, nirgends häufig, in der pannonischen und karpatischen Flora ziemlich selten. In Ungarn ist sie bekannt im Nördlichen Mittelgebirge (Bükk, Mátra, Karancs), im SW-Mittelgebirge (von Naszály bis zum Balatonsee), in Transdanubien (um Köszeg, Bakonyalja, in Süd-Zala, Baranya und Tolna), selten im Alföld (Donaugebiet, Donau-Theiss-Zwischenstromland, bei Szeged und in Békés, jenseits der Theiss).

Die Variabilität der Art ist gering: man kann kleinblütige, mehr autogame und großblütige, mehr allogame Typen unterscheiden: *f. kirchneri* SOO 1936 (= *parviflora* SEELAND 1924; Lippe —5,5 mm, Petalen 6,5, Sepalen 7,5 mm lang) und *f. ziegenspeckii* SOO 1936 (= *grandiflora* SEELAND 1929; Lippe —7 mm, Petalen 8, Sepalen 10 mm lang), vgl. KIRCHNER 128, p. 104, ZIEGENSPECK 189, p. 131—132. Die Blätter sind 2—2,5 cm lang, selten größer (*f. firmior* SCHUR 1866; syn.: *latifolia* LOJACONO), die Pflanze ist kurzhaarig, selten auch ± kahl (*f. oder* var. *nuda* IRMISCH 1846, syn.: *glabrescens* VELEN.). Als Farbenabart ist

⁵⁾ *E. tremolsii* PAU, Bol. Soc. Arag. 13, 42, 1914; SCHLTR. Monogr. I, 27, 1926, pro var. *E. atropurpureae*.

nur die *lus. rosea* SEELAND 1924, SOÓ 1936 bekannt. Ob die blütenbiologischen und verkahlenden Formen größeren taxonomischen Wert haben, ist zweifelhaft.

Fagetalia-Art, vor allem in Buchen- und Eichen-Hainbuchenwäldern, auch in Hartauenwäldern, manchmal in Eichenwäldern, Fichtenforsten usw. Aus Ungarn sah ich sie selbst im montanen reinen Buchenwald (Fagion medio-europaeum, Eu-Fagion: Aconito-Fagetum, Bükk), im Kalkfelsenbuchenwald (Cephalanthero-Fagion: Seslerio hungaricae-Fagetum, Bükk), in Carpinio (Quercu-Carpinetum transdanubicum, Balatongebiet), Eschen-Ulmen-Eichenauenwald in Alno-Padion: Fraxino pannonicae-Ulmetum (Quercu-Ulmetum hungaricum), im Alföld: Wald Fás bei Vésztő, alles Fagetalia-Gesellschaften; ferner in Flaumeichen-Zerreichenwäldern: Orno-Quercetum pannonicum (Keszthelyer Gebirge), sogar im *Pinus silvestris*-Forst (Tihany). Auffallend ist das wenn auch sehr spärliche Vorkommen in Orno-Cotinin-Gesellschaften, so wird sie auch aus dem Flaumeichenbuschwald (Cotino-Quercetum mecsekense) angegeben. Weitere Angaben aus Ungarn: hainbuchenreiche Buchenwälder (Melico-Fagetum hungaricum und noricum), illyrische Eichen-Hainbuchenwälder (Fagion illyricum: Helleboro dumetorum-Carpinetum, Zselic), Flaumeichen-Traubeneichenwälder (Corno-Quercetum), Tatarenahorn-Eichenwälder (Aceri tatarico-Quercetum submatricum, Velenceer Gebirge).

In den Karpaten ist sie meist in Buchenwäldern heimisch, so in den Ostkarpaten z. B. in Symphyto-Fagetum transsilvanicum (Bihor), in Pulmonario rubro-Abieti Fagetum (Südkarpaten), im Geranio macrorhizo-Fagetum (Banat). Auch aus den Nordkarpaten wird sie meist aus verschiedenen Assoziationen der Unterverbände Eu-Fagion und Cephalanthero-Fagion mitgeteilt, nur einmal aus einem Flaumeichenwald (Corno-Quercetum praecarpaticum).

Epipactis microphylla ist mehr basiphil, kommt auf frischen, \pm nährstoff- und basenreichen, neutral bis mild humosen (sehr selten mäßig sauren) Lehm-, selten auf Schutt- oder Schwemmböden vor. — Ökologische Formel: T 3—4 F 2—3 N 2.

Epipactis helleborine CR. 1769

Die autogamen Verwandten wurden früher oft (so bei CAMUS, SOÓ u. a.) als Unterarten der *Epipactis (Helleborine) latifolia* behandelt. Heute betrachtet man sie allgemein als selbständige Arten. Da solche Taxa aus Ungarn bisher nicht nachgewiesen wurden — ebenso wenig nach meinem Wissen aus der Tschechoslowakei, Rumänien, Jugoslawien —, befasse ich mich hier nicht mit den autogamen Sippen. Die Breitblättrige Sitter ist ein eurasiatisches Element, verbreitet von Westeuropa und Nordafrika bis Iran, Mittelasien und Ostsibirien; die Angaben aus dem Himalaya und aus Ostasien beziehen sich auf andere Arten. Eingebürgert in Nordamerika.

E. helleborine ist weit verbreitet in der pannonischen und karpatischen Flora, so auch in Ungarn, nur im Alföld zerstreuter, selten nur jenseits der Theiss (Szeged, Makó, Békés: Fás-Wald).

Die Art gliedert sich am besten in zwei Unterarten: ssp. *helleborine* und ssp. *viridis*, und sie besitzt einige taxonomisch bedeutendere Varietäten. Die typische Unterart besitzt ein Epidil mit Höckern, ihre Blätter sind länger als die Stengelglieder, meist breit-eiförmig oder eiförmig. Die Blüten sind normal grün, aber purpurn oder violett angehaucht. Die Blätter sind meist eiförmig, oft [*f. dilatata* (A. & GR.) SOÓ 1969] sehr groß, rundlich-eiförmig (—12 × —8 cm) und die Pflanze kräftig, vielblütig, selten [*f. diversifolia* VERM. 1949] plötzlich in brakteenförmige übergehend. Die *f. angustifolia* KRÖSCHE ex SEELAND l. c. 46 (= *stenophylla* KRÖSCHE Feddes Repert. 27, 369, 1930) besitzt schmal länglich-lanzettliche Blätter (vgl. var. *lanceifolia*), bei sf. *pendulifolia* KRÖSCHE l. c. sind diese herabhängend. Die Hochblätter sind \pm länger als die Blüten, selten kürzer [*f. brevibracteata* (ZAPAL. 1906) BORDZ. 1950], oder viel länger und die Ähre schopfig [*f. pycnostachys* (C. KOCH)⁶⁾ SOÓ comb. n.; syn.: *f. foliosa* GRABER 1924 sub *Helleborine*]. Die Blüten können sein: klein, Sepalen 7—8 mm, Lippe —5 mm lang [= *f. montana* (ZAPAL. 1906) BORDZ. 1950; dazu *f. humilia* ZAPAL., syn.: ? *E. latifolia* var. *decipiens* CAMUS 1908] oder groß, Sepalen —15 mm,

⁶⁾ *E. pycnostachys* C. KOCH, *Linnaea* 20, 120, 1846, pro var., S. 289, 1849 pro sp.

Lippe —10 mm lang [= *f. przemyslensis* (ZAPAL. 1906) VERM. 1958], meist mittelgroß, Sepalen 9—12 mm, Lippe —10 mm lang (*f. helleborine*; syn.: *typica* BECK 1890, A. & GR. 1907, GRABER 1924 sub *Helleborine*). Der Blütenstand ist manchmal durch Hochblätter unterbrochen [*f. resp. lus. interrupta* (BECK 1890) VERM. 1958; syn.: ? *E. viridis* var. *lithuanica* ZAPAL. 1906⁷⁾], oder dichtblütig (*f. densiflora* VERM. 1958). Weitere Formen noch: *f. paucifolia* (GAILLE & GRABER l. c. 188 sub *Helleborine latifolia*) SOÓ comb. n.: schlank, wenigblättrig, Sepalen gelbgrün, Petalen lila; *f. condensata* (CAMUS⁸⁾) SOÓ comb. n. kräftig, niedrig, Blüten grün, abstehend; *f. rectilinguis* (MURB.⁹⁾) SOÓ comb. n. (*rectiflora* HÖPPNER ex SOÓ 1936) Blüten aufrecht, nach MURBECK ist das Epichil wenig zugespitzt, an der Spitze nicht zurückgebogen. Nach HAYEK eine balkanische Rasse.

Was die Blütenstruktur betrifft, so ist das Epichil am Rande gekerbt, eiförmig oder ± herzförmig, so lang wie breit, zugespitzt, — kann aber sein: buchtig-gezähnt [= *f. dentata* (ZAPAL. 1906) SOÓ 1968], stumpf [= *f. obtusa* (ZAPAL. l. c.) SOÓ 1968], sehr lang zugespitzt, länger als breit [= *f. acutiloba* (HUTER)¹⁰⁾ SOÓ comb. n.]. Ungenügend beschrieben: *E. latifolia f. angustiflora* KRÖSCHE 1932 mit schmalen Tepalen. KRÖSCHE hat in Feddes Repert. 27/1930, 30/1932 und 35/1934 eine Unmenge von Abänderungen beschrieben, ohne sie zu benennen.

Farbenabänderungen: lus. oder var. *purpurea* (ČELAK.)¹¹⁾ SOÓ comb. n.: Blüten schmutzig purpurn, Hypochil schwarzpurpurn, die Blätter eiförmig-lanzettlich. Wohl von größerer taxonomischer Selbständigkeit. Sie ist bekannt aus England, Deutschland, der Schweiz, der Tschechoslowakei, selbst sah ich sie in den Nordkarpaten. — lus. *albiflora* (GRABER 1924, CAMUS 1928) VERM. 1958; lus. *phoenicea* VERM. 1949 (an lus. *purpurea*?); lus. *chlorantha* VERM. 1949.

Die ganze Pflanze kann gelblichgrün (= *flavescens* KRÖSCHE 1930) oder purpurnbraun (= *purpurascens* KRÖSCHE 1930) sein (beide als lus. zu seiner *E. latifolia f. stenophylla*).

var. *lancifolia* (ZAPAL. 1906) BORDZ. 1950: Blätter lanzettlich, 4—6 (8) × 1—2 cm groß, länger als die Stengelglieder (der ssp. *viridis* habituell ähnlich), = syn.: ? *angustifolia* DRUCE 1909 sub *Helleborine*, *stenophylla* KRÖSCHE (s. oben). Hierzu *f. remota* (ZAPAL. 1906) BORDZ. 1950: Blätter kürzer als die Internodien (neigt zur *E. purpurata*). So kenne ich sie aus den Nordkarpaten (vgl. SOÓ, Bot. Arch. 23, 195, 1927), aber ähnliche Formen auch in England und Deutschland, sowie in der Ukraine.

var. *orbicularis* (C. RICHTER 1887 pro sp.) VERM. 1958, JANCHEN 1960 (syn.: *E. viridis* var. *brevifolia* BECK, var. *subrotundifolia* ZAPAL.): Blätter rundlich oder rundlich-eiförmig, 4—8 × 3—6 cm groß, kaum länger oder so lang wie die Internodien, Ähre dicht, Pflanze kräftig oder [*f. parvifolia* (ZAPAL. l. c. sub *E. viridante*) SOÓ comb. n.] klein, Blätter 3 × 3 cm (neigt zu *E. purpurata*). — *f. gracilis* (DAGEFÖRDE in A. & GR. 1907) VERM. 1958 Blätter eiförmig-elliptisch bis 4 × —2 cm groß, Ähre locker, wenigblütig, Pflanze zart. Die var. *orbicularis* ist mit der var. *helleborine* weit verbreitet. Ähnlich ist die var. *neerlandica* VERM. 1949 (nach der Abb. in Flora Neerl. I/5, p. 104), die Blätter sind gedrängt, die Blüten violett. — var. *pseudovarians* (ENGENST.)¹²⁾ SOÓ comb. n. Blätter lanzettlich, so lang wie die Internodien, Pflanze kräftig, dichtblütig; der *E. purpurata* habituell nahestehende Pflanzen, die Form ist beschrieben aus Tirol, ähnliche Exemplare auch im Osten (Bulgarien, Griechenland, Kleinasien: Cilicien, vgl. SOÓ Bot. Arch. l. c.), ob alle dasselbe Taxon ?, oder auch Bastarde ?.

ssp. *viridis* SOÓ nom. nov. (Ann. Univ. Budapest., Sect. Biol. 11, 56, 1969, (syn.: *Epipactis viridiflora* resp. *E. latifolia* var. *viridiflora* auct., *E. latifolia* ssp. *viridiflora* CAMUS 1928, *E. latifolia* ssp. *viridiflora* MANSFELD, *Helleborine latifolia* var. *viridiflora* SOÓ, *E. helleborine* var. *viridiflora* BORDZ., VERM. etc., non *E. helleborine* ssp. *viridiflora* O. SCHWARZ: autogame Taxa)¹³⁾: Epichil ohne oder mit kleinen Höckern, Blätter lanzettlich, lang zugespitzt, viel länger als die Stengelglieder, Blüten gelbgrün, selten schwach violett angehaucht. Die typische *f. viridis* ist kräftig und hat kurze Hochblätter, die *f. pygmaea* (ZIMMERM.)¹⁴⁾ SOÓ comb. n., ist klein, mit wenigblütiger, lockerer Ähre und 3—5 eiförmigen, kurzen Blättern, die *f. foliosa* (LEIMBACH)¹⁵⁾ SOÓ comb. n. hat viel längere Hochblätter als die Blüten; bei *f. (lus.) graberi* SOÓ nom. nov. (*Helleborine latifolia* ssp. *viridiflora* m. *interrupta* GRABER l. c. 192, non BECK 1890) ist der Blütenstand durch Hochblätter unterbrochen.

⁷⁾ Vielleicht *E. helleborine* × *atrovirens*?

⁸⁾ *E. latifolia* var. *condensata* CAMUS, Florule St. Tropez 1912, p. 32.

⁹⁾ *E. latifolia* var. *rectilinguis* MURB., Lund Univ. Arsskr. 1891, p. 37.

¹⁰⁾ *E. latifolia f. acutiloba* HUTER ex SCHULZE, Mitt. Thür. Bot. Ver. 1902, 74.

¹¹⁾ *E. latifolia* var. *purpurea* ČELAK., Prodr. Fl. Böhm. Nachtr. 1881, p. 765. Nach GODFERY Monogr. Brit. Orch. 65 ist dazu synonym: *Helleborine atroviridis* var. *Crowtheri* DRUCE 1919, *H. × Crowtheri* (*atroviridis* × *helleborine*) DRUCE 1920.

¹²⁾ ENGENST. Allg. Bot. Zeit. 1912, III *E. latifolia* var. *pseudovarians*.

¹³⁾ *Sevapias viridiflora* HOFFM. 1804 ist fraglich, *Epipactis viridiflora* H. MÜLLER 1868 = *E. muelleri* GODFERY.

¹⁴⁾ *E. latifolia f. pygmaea* ZIMMERM. Formen d. Orchid. 1912, p. 75.

¹⁵⁾ *E. latifolia* var. *foliosa* LEIMBACH Dt. Bot. Monatsschr. 1883, p. 149.

Formen der Blütenstruktur (nach KRÖSCHE 1930 und 1932 sub *E. latifolia*): das Epichil ist entweder verlängert, mit (*f. gerzenensis* Feddes Repert. 30, 244, 1932) oder ohne Höcker (*f. reichenbachii* l. c.), oder kürzer, mit Höckern, dann kürzer als breit (*f. brachyglossa* Feddes Repert. 27, 370, 1930) oder gleichlang (*f. intercedens* l. c.), alle SOÓ comb. n. KRÖSCHE beschäftigte sich mit der „*viridiflora*“ ebenso ausführlich wie mit *E. leptochila* GODF. (*E. godferyi* KRÖSCHE) und *E. muelleri* GODF.

Querco-Fagea-Art, Bewohnerin der Buchen-, Eichen-Hainbuchen- und Eichenwälder, auch der Kiefern- und Nadelmischwälder, ebenso der Auenwälder, kaum aber offener Pflanzengesellschaften (wie *E. atrorubens*). Ich sah sie in Ungarn vor allem in Buchenwäldern (Eu-Fagion: Aconito-Fagetum, Melico-Fagetum subcarpaticum und hungaricum, im ganzen Mittelgebirge), in Eichen- und Hainbuchenwäldern (Querco petraeae-Carpinetum pannonicum, Balatongebiet), — auch im Tiefland: Querco robori-Carpinetum hungaricum — in Traubeneichen-Zerreichen (Quercion petraeae: Quercetum petraeae-cerris, Nördl. Mittelgebirge) und Traubeneichen-Flaumeichenwäldern (Aceri-Quercion: Corno-Quercetum, ebenda), im Tiefland noch in Hartauenwäldern (Fraxino pannonicae-Ulmetum) und Sandeichenwäldern (Aceri-Quercion: Festuco-Quercetum roboris, Convallario-Quercetum roboris und in seiner Betula-Konsoziation), auch in Kastanienhainen habe ich sie beobachtet („Castanetum noricum“).

E. helleborine wird ferner als Mitglied weiterer Buchenwälder (so Fagion illyricum: Vicio oroboidi-Fagetum saladiense et Fraxino pannonicae-Carpinetum somogyicum, Helleboro odoro-Fagetum), Eichen-Hainbuchenwälder (Helleboro dumetorum-Carpinetum), sowie reinen (Dicrano-Pinon: Genisto-Pinetum, früher „Myrtillo-Pinetum“) und gemischten Kiefernwälder (Pino-Quercetum), Buchen-Tannen-Fichtenwälder (Abieti-Piceion: Bazzanio-Abietum) mitgeteilt. Bekannt ist sie ferner aus anderen Aceri-Quercion-Wäldern (wie Aceri campestri-Quercetum petraeae-roboris, Dictamno-Tilietum cordatae usw.) und Buschwäldern (Ceraso-Quercetum), sowie aus Orno-Cotinion-Gesellschaften (Orno-Quercetum, Cotino-Quercetum), auch aus dem subillyrischen Silberlinden-Eichenwald (Quercion farnetto: Tilio argenteae-Quercetum petraeae-cerris). Selten trifft man sie im Weidenauewald (Salicetum albae-fragilis) oder in Waldlichtungen der Sandwälder usw.

Im zentralen Siebenbürgen um Klausenburg fand ich sie am meisten in Eichen-Hainbuchenwäldern (Melampyro bihariensi-Carpinetum transsilvanicum und praerossicum) sowie in hainbuchenreichen Buchenwäldern (Carpino-Fagetum transsilvanicum), ebenso in den Ostkarpaten (Carpino-Fagetum siculum), ferner in montanen Buchenwäldern (Symphyto cordato-Fagetum transsilvanicum, z. B. Bihargebirge), ebenso wird sie aus verschiedenen submontanen, montanen und subalpinen Buchenwäldern der Ost- und Südkarpaten, des Bihargebirges und des Banats angegeben (z. B. Carpino-Fagetum praemoesicum, Symphyto-Fagetum austrocarpaticum, Pulmonario rubrae-Abieti-Fagetum, Chrysanthemo rotundifolio-Piceo-Fagetum, Geranio macrorhizo-Fagetum etc.). Seltener sah ich sie in Eichenwäldern [Quercetum petraeae-cerris (= „roboris-sessiliflorae“) transsilvanicum] bei Klausenburg, doch kommt sie auch im Erlenauewald (*Alnus glutinosa* — *Salix purpurea* Ass.), vor. Die Angabe von DOMIN aus dem Festucetum saxatilis scheint mir zweifelhaft zu sein.

Eine sehr große Anzahl der soziologischen Angaben besitzen wir aus den Nordkarpaten, so aus verschiedenen Buchenwaldgesellschaften des Eu-Fagion und Cephalanthero-Fagion, besonders aus hochstaudenreichen Varianten, ferner aus Tannen- und Fichten-Buchenmischwäldern (Abieti- und Piceo-Fageten), aus Eichen-Hainbuchenwäldern und Eichen-Zerreichenwäldern („Querceto-Carpinetum pubescentetosum“), aus Tannen- und Fichtenwäldern (öfters) gemischten Eichenwäldern, sogar aus azidiphilem Buchenwald (Deschampsio-

Fagetum myrtilletosum), Grauerlenauenwald (Alnetum incanae), Haselgebüsch, sogar von Kalkschutt (Calamagrostetum variae) und Bergwiesen (Agrostetum tenuis) usw. Der Schwerpunkt liegt aber auch in den Karpaten in den Fagetalia bzw. Quercu-Fagetea-Gesellschaften, die Art greift aber einerseits der Quercetea, andererseits in Vaccinio-Piceetea-Assoziationen über.

Epipactis helleborine ist mehr basiphil (bis neutrophil), wächst auf frischen, nährstoff- und basenreichen, mäßig sauer bis mild humosen Lehm-Sand, Lößböden, auch auf steinigem und schuttigen Waldböden, Müllbodenpflanze. — Ökologische Formel: T 3 F 3 N 2—3.

Epipactis purpurata SM. 1828

Der Artname *E. purpurata* wird von manchen Autoren (z. B. A. & GR., CAMUS, JANCHEN) bezweifelt, doch gehört die Pflanze von SMITH als eine lilarot gefärbte Abart zu dieser Art (vgl. GODFERY Monogr. Brit. Orch. p. 68). Sie wurde auch als Unterart zu *E. helleborine* gestellt (schon von CRANTZ) — Syn.: *E. latifolia* ssp. *varians* A. & GR. 1906, ssp. *violacea* CAMUS 1908, *E. helleborine* ssp. *varians* SOÓ 1940 — die scheinbaren Übergangsformen sind z. T. als *E. helleborine*-Formen (vgl. *pseudovarians*, *remota*), z. T. als Bastarde beschrieben.

Mitteuropäisches Florenelement, verbreitet von Großbritannien bis zur Ukraine (West-sibirien? Zypern?)¹⁶⁾, sie fehlt sowohl im Norden wie im Mediterraneum, aber vielfach wohl übersehen. Zerstreut in den pannonischen und Karpatenländern, in Ungarn im nördlichen Mittelgebirge, weniger im südwestlichen (nur Visegráder Gebirge, Vértes, Bakony, Balaton-gebiet), in Transdanubien zerstreut von Sopron bis Somogy bzw. Bakonyalja, Tolna, selten im Alföld (jenseits der Theiss, Nyírség, Tarpa).

Wenig veränderlich, vielleicht gehören aber einige unter *E. helleborine* beschriebene Taxa hierher. Die Pflanze ist meist violett-purpurn, selten grün [lus. *chlorophylla* (SEELAND)¹⁷⁾ Soó comb. n.], rosa [lus. *rosea* (ERDNER)¹⁸⁾ Soó comb. n.], lilarot (*E. purpurata*, vgl. oben). Eine kleine (bis 30 cm), klein- (12—15 mm) und wenigblütige Pflanze ist die f. *gracilis* (GRABER l. c. 196 sub *Helleborine latifolia* ssp. *varians*) SOÓ comb. n.

Populetales-Art, d. h. gemeinsam in den Auenwäldern des *Salicion albae* (Weichholzaunen, Salicetalia) und des *Alno-Padion* (Hartholzaunen, Fagetalia). Ich kenne sie aus dem *Salicetum albae-fragilis* und *Fraxino pannonicae-Ulmetum*, ferner aus Eichen-Hainbuchenwäldern des Tieflandes (*Carpinion: Quercu robori-Carpinetum hungaricum*), am meisten in Eschen-Ulmen-Eichenauen. Ferner traf ich sie in Fichtenforsten bei Sopron. Auch aus Buchenwäldern bekannt (*Fagion illyricum: Vicio oroboidi-Fagetum saladiense*).

In Siebenbürgen bei Klausenburg findet man sie im *Carpino-Fagetum transsilvanicum* und im *Quercu-Ulmetum* (= *Fraxino pannonicae-Ulmetum*) *transsilvanicum*, bekannt auch aus dem *Symphyto-Fagetum transsilvanicum*. Aus den Westkarpaten wird *E. purpurata* ziemlich selten, und zwar nur aus Buchenwäldern angegeben.

E. purpurata ist mehr basiphil, wächst auf frischen, nährstoff- und basenreichen, neutral-mildhumosen Schwemm-, Lehm-, selten Sandböden; halb saprophytische Mullbodenpflanze. — Ökologische Formel: T 3 F 3—4 N ?.

Prof. Dr. R. v. Soó, *Egyetemi Botanikùs Kert, Budapest VIII, Illés u. 25*

¹⁶⁾ Von Zypern wurde eine neue *Epipactis*-Art als *E. troodii* H. LINDBERG 1942 beschrieben.

¹⁷⁾ *E. violacea* f. *chlorophylla* SEELAND Orchid. v. Hildesheim 1929, p. 49.

¹⁸⁾ *E. latifolia* ssp. *varians* f. *rosea* Erdner in A. & GR. Syn. p. 864.

Manche Arten und Gattungen der europäischen Orchideen werden in der Gegenwart unmittlbar durch Aussterben bedroht. Die Fundorte einzelner Arten verschwinden direkt vor unseren Augen, und zwar vor allem durch die Tätigkeit des Menschen. Die fortschreitende Intensivierung der Land- und Forstwirtschaft, besonders auch das breite Ausnutzen chemischer Stoffe der verschiedensten Art, der Aufbau von industriellen Betrieben und Wohnvierteln, verbunden mit fortschreitender Verunreinigung der Atmosphäre und der Gewässer, sowie direkte Beschädigung durch Abpflücken für Bukette, durch das Sammeln für Herbarzwecke, Zenturien usw., durch Umpflanzen in die Gärten oder sogar durch das Ausgraben für geschäftliche Zwecke — das alles sind nebst der eventuellen Klimaänderung ungünstige Faktoren für die Existenz der Orchideen. Ihrer spezialisierten und komplizierten Biologie wegen sind die Orchidaceen ein sehr empfindlicher Indikator aller Störungen in den natürlichen Standortbedingungen, aller Störungen in dem relativen Gleichgewicht der Natur. Die Lage in einer ganzen Reihe europäischer Staaten ist schon direkt katastrophal und betrifft nicht nur einzelne Länder, sondern auch die europäische Flora im Ganzen. Im Gebiet einiger Staaten sind gewisse Arten schon ausgestorben, in einigen anderen wurden sie in der letzten Zeit nicht mehr bestätigt und gelten als verschollen. Auch der Reichtum einzelner lokaler Populationen ist vielfach stark herabgesetzt.

Die vergangenen Wuppertaler Tagungen interessierten sich bisher mit zwei Gattungen, die zu den stark bedrohten gehören. Im Programm der dritten Tagung ist die Gattung *Epipactis* ZINN, die dadurch interessant ist, daß einige ihrer Arten trotz den im ganzen ungünstigen Bedingungen nicht nur nicht zurücktreten, sondern auch sekundäre Standorte besiedeln. Darum will ich über die Arten, die in der ČSSR heimisch sind, in diesem Beitrag informieren.

Aus dem Gebiet unserer Bundesrepublik werden 5 Arten, eine interspezifische und eine intergenerische Hybride angegeben. Es sind *Epipactis palustris* (MILL.) CR., *E. helleborine* (L.) CR., *E. purpurata* SM., *E. atrorubens* (HOFFM.) SCHULT., *E. microphylla* (EHRH.) SW., *E. × schmalhauseni* RICHT. und *× Cephalopactis hybrida* (HOL.) DOM. Die meisten Arten haben eine euroasiatische Verbreitung, steigen von der Ebene bis zur montanen Stufe hinauf und besiedeln meist Laubwälder oder sekundäre Nadelwälder, Gebüsche und teilweise auch Wiesen. Die näheren Angaben werden bei den einzelnen Arten angegeben.

Die Weiße Sumpfwurz, *E. palustris* (MILL.) CR., gehört zu den relativ selteneren und in der Gegenwart zurücktretenden Arten. Die Verbreitung dieser eurasiatischen Art auf nassen Wiesen und in Waldsümpfen fällt vor allem in die Pflanzengesellschaften des Verbandes Caricion davallianae (= Eriophorion-Molinion) — sie ist eine Charakterart —, besonders in das Schoenetum nigricantis, Caricetum davallianae und Juncetum subnodulosi. Wie diese Pflanzengesellschaften unter dem Einfluß von Meliorationen, Kunstdüngern usw. verschwinden, so verschwindet gemeinsam mit ihnen auch diese schönste Sumpfwurz. Die Art ist in Böhmen selten, kommt im westlichen Elbegebiet, im Böhmerwald, Erzgebirge, in den ganzen Sudeten und in Südböhmen (Písek) vor. In der Prager Umgebung ist sie schon vor längerer Zeit ausgestorben. In Mähren und in der Slowakei wächst sie sehr zerstreut in der Böhmischo-Mährischen Höhe, in der Umgebung von Brno (Brünn), Mikulov (Nikolsburg), Prostějov (Prossnitz), Olomouc (Olmütz), Litovel (Littau), Opava (Troppau), dann in den ganzen Karpaten vom Marchfeld und Bratislava (Pressburg) bis in die Zips und zu der niederen Polonia.

Die Breitblättrige Sumpfwurzel, **E. helleborine** (L.) CR., gehört zu den Arten, die bei uns noch zu den häufigsten gezählt werden. Sie wächst in Laubwäldern, sekundären Nadelwäldern und in Gebüsch in den Pflanzengesellschaften der Klasse Querco-Fagetea. Die Intensität ihres Vorkommens unterliegt, was schon lange bekannt ist, großen Schwankungen in den einzelnen Jahren. In einigen Jahren kommt diese Art auf gegebenem Fundort fast massenhaft vor. In anderen Jahren können wir an derselben Stelle höchstens ein paar Pflanzen finden. Obwohl diese Erscheinung bei fast allen unseren Orchideen-Arten bekannt ist, tritt sie bei dieser Art sehr auffällig auf. In den letzten Jahren können wir beobachten, daß diese Art auch mehr oder weniger sekundäre Standorte besiedelt, wie z. B. Bahndämme, verlassene Kiesgruben, Kanäle und Gräben usw. Aus Böhmen wurde im Jahre 1881 durch Prof. ČELAKOVSKY bei dieser Art eine var. *purpurea* ČELAK. mit schmutzig-roten Blüten beschrieben. ASCHERSON und GRAEBNER (1907) geben diese Abart noch als häufig an, gegenwärtig ist sie sehr selten. Persönlich hatte ich noch nicht die Gelegenheit, diese Abart in der Natur zu sehen. Von den Monstrositäten kommen bei uns hier und da Pflanzen mit blütenlosen Ähren vor (POTŮČEK 1960).

Der vorstehenden Art ist ziemlich ähnlich die Violette Sumpfwurzel, **E. purpurata** SM. Diese halbsaprophytische — besser: vollmykotrophe — Art blüht am spätesten von allen Verwandten. Sie wächst in schattigen, feuchten Wäldern in Gesellschaften der Ordnungen Fagetalia und Populetaia. Im gesamten Gebiet unserer Bundesrepublik wächst sie zerstreut, leider ist eine präzise Verbreitung zur Zeit noch nicht bekannt, weil der Ähnlichkeit mit *Epipactis helleborine* (L.) CR. wegen die Violette Sumpfwurzel sehr oft mit der Breitblättrigen verwechselt wird. Zuverlässig ist sie aus Nordostböhmen, Südwestböhmen, Mittelmähren (Hanna) und aus den ganzen Karpaten von Mähren bis durch die Slowakei bekannt. Man muß dieser Art eine erhöhte Aufmerksamkeit widmen und ihre präzise Verbreitung kennenlernen, weil sie durch ihre spezielle Lebensweise besonders empfindlich auf jede Veränderung der Standortverhältnisse reagiert.

Die zweite weit verbreitete und ziemlich häufige Sitterart ist die Schwarzrote Sumpfwurzel, **E. atrorubens** (HOFFM.) SCHULT., die auch Strandvanille genannt wird. Sie bevorzugt Kalkstein und wächst in lichten Wäldern und Gebüsch, auch auf trockenen Wiesen, und zwar in den Pflanzengesellschaften der Ordnungen Quercetalia und Festucetalia. Auch diese Art unterliegt starken Saisonvariationen und ist die zweite, die auch in der Gegenwart sekundäre Standorte (verlassene Steinbrüche, Kiesgruben, Schutthalde usw.) besiedelt. Soweit mir bekannt ist, wurden bei uns Abweichungen in der Blütenfarbe (die lusur *viridiflora* SANIO, *lutescens* COSS. & GERM. und *pallens* BECKHAUS) bisher nicht beobachtet. Diese Art ist, wie schon ASCHERSON und GRAEBNER (1907) angeben, ökologisch besonders interessant durch sehr verschiedenartige Standorte. Obwohl sie die am frühesten blühende Sitterart ist, hat sie auch eine ausgedehnte Amplitude in der Blütezeit — von Ende Mai bis Mitte August. Einige unserer Mitarbeiter aus der Tschechoslowakischen Arbeitsgruppe zum Studium und Schutz heimischer Orchideen bei der Tschechoslowakischen Botanischen Gesellschaft studieren gegenwärtig die Biologie dieser Art in Gebieten der ČSSR, Polens und der Deutschen Demokratischen Republik. Bei dieser Angelegenheit möchte ich alle Orchideenfreunde um eine Mitarbeit bei dem Sammeln der nötigen Angaben bitten. Es interessieren uns vor allem folgende Angaben: eine Gesamtcharakteristik des Standortes einschließlich des pH-Wertes, die Zeit des Austreibens, des Blühens und des Fruchtens, die Stetigkeit am Standort, etwaige Abänderungen (soweit möglich mit Belegdias), die begleitenden Pflanzenarten usw.

Unsere seltenste Art ist die Kleinblättrige Sumpfwurzel, **E. microphylla** (EHRH.) SW. Dieser meridionale, vollmykotrophe Halbsaprophyt wächst in der kollinen bis submontanen Stufe, besonders auf Kalkstein, in schattigen, humosen Wäldern und Gebüsch

in den Gesellschaften der Klasse Quercu-Fagetea und vor allem der Ordnung Fagetalia (Charakterart). In unserem Staate wächst sie nur in der östlichen Hälfte, und zwar nur in den Karpaten (von den Weißkarpaten bis in den Slowakischen Karst und Vihorlat), d. h. sie fehlt in Böhmen und Westmähren.

In der Belá-Tatra wurde die Hybride Schmalhausens Sumpfwurz, **E. × schmalhausenii** RICHT. angegeben. Sie ist ein Kreuzungsprodukt zwischen *Epipactis atrorubens* und *E. helleborine*. Wie gewöhnlich in solchen Fällen existiert diese Hybride nur als Herbarbeleg, in der Natur kann sie gegenwärtig nicht bestätigt werden.

Ein ähnliches Schicksal hatte auch die intergenerische Hybride × **Cephalopactis hybrida** (HOL.) DOM., die vor etwa 50 bis 60 Jahren nur einmal durch den berühmten slowakischen Botaniker Pastor Josef Ludovit HOLUBY in dem Bošáca-Tal an der slowakischen Seite der Weißkarpaten gefunden und beschrieben wurde. Sie ist eine Kreuzung zwischen *Cephalanthera damasonium* und *Epipactis helleborine*. Diese auffällige Pflanze ist teilweise von Geheimnissen umgeben, und es wurde auch der hybridogene Ursprung bezweifelt. Obwohl mehrere strittige Sachen schon geklärt wurden, existiert diese Hybride nicht mehr, und ich meine, daß es nützlich wäre, sie durch künstliche Kreuzung wieder herzustellen, wie das schon in vielen Fällen in der Gattung *Ophrys* L. gelungen ist.

Zur Zeit bemühen wir uns, auch nach den autogamen Sippen zu spüren, ob sie auch bei uns wachsen. Es könnten bei uns *Epipactis leptochila* (GODF.) GODF. und *Epipactis muelleri* GODF. vorkommen, besonders im westlichen bzw. nordwestlichen Teil unseres Staates (Herzynikum?). Beide Arten sind kalkliebend.

Zum Schluß möchte ich meinen Beitrag nachfolgend zusammenfassen: Auf dem Gebiet der ČSSR wachsen zusammen 5 Arten der Gattung *Epipactis* ZINN, davon 2 Arten ziemlich häufig (*helleborine*, *atrorubens*), eine Art vielleicht auch noch häufig, aber mit noch ungenügend bekannter Verbreitung (*purpurata*) und 2 Arten heute schon selten (*palustris*, *microphylla*). Die beiden Hybriden sind gegenwärtig verschollen. Weitere 2 Arten (autogame: *leptochila*, *muelleri*) könnten gefunden werden. Die Variabilität einzelner Arten ist auf dem Gebiet der ČSSR ziemlich klein, bei der Breitblättrigen Sumpfwurz wurde aus Böhmen eine var. *purpurea* ČELAK. beschrieben, die heute schon sehr selten ist, und bei der Schwarzroten Sumpfwurz ist interessant die große Zeitspanne in der Blütezeit und in den ökologischen Verhältnissen. Die gesamte Biologie dieser Art wird ausführlich studiert.

Die Gattung *Epipactis* ZINN gehört in der ČSSR zu den geschützten Pflanzen. Alle Arten dieser Gattung sind auf dem ganzen Gebiet der Tschechischen Sozialistischen Republik (d. h. in Böhmen und Mähren) namentlich streng geschützt. In der Slowakischen Sozialistischen Republik stehen alle Arten nur auf dem Gebiet des Nationalparks von der Hohen Tatra und selbstverständlich in allen Naturschutzgebieten unter Schutz.

Nebst der Gattung *Epipactis* ZINN werden noch andere Orchideen bei uns geschützt, und zwar in der Tschechischen Sozialistischen Republik namentlich noch die Gattungen *Himantoglossum* SPRENG. emend. KOCH, *Cephalanthera* RICH., *Gymnadenia* R. BR., *Cypripedium* L., *Ophrys* L., *Coeloglossum* HARTM., *Platanthera* RICH. und *Orchis* L. (sensu latiore, d. h. incl. *Dactylorhiza* NEVSKIJ und *Traunsteinera* RCHB.); in der Slowak. Sozial. Republik namentlich noch *Cypripedium* L., *Himantoglossum* SPRENG. emend. KOCH, *Limodorum* BOEHM. und *Platanthera* RICH., auf dem Gebiet des Nationalparks von der Hohen Tatra sind alle Orchideen geschützt. Die nicht genannten Arten oder Gattungen sind auch geschützt, soweit sie in den Naturschutzgebieten vorkommen. Wir sind jetzt bestrebt, zu erreichen, daß sämtliche Orchideen im ganzen Staat unter Schutz auch außerhalb der Reservate gestellt werden.

Dipl. Biol. Oldřich Potůček, Sládkovičovo — Nový Dvůr č. 1064, okr. Galanta, ČSSR

Notiz über das Vorkommen von autogamen *Epipactis*-Arten in der Tschechoslowakei*)

Zwei autogame Arten des *Epipactis helleborine*-Komplexes, *E. leptochila* (GODF.) GODF. und *E. muelleri* GODF., wurden in den letzten Jahren als neue Pflanzen der tschechoslowakischen Flora festgestellt. Beide Arten wurden von mir auf einigen Lokalitäten im westlichen Teil der Slowakei gefunden; dieses Vorkommen stellt ihr östlichstes Vorkommen überhaupt dar.

Epipactis leptochila wurde als eine sehr seltene Pflanze auf einer einzigen Lokalität im Gebirge „Chočské pohorie“ in der Berggruppe von Čabrat unweit Ružomberok gefunden. Die geologische Unterlage dieser Lokalität wird von dolomitischen Kalkstein gebildet. *E. leptochila* kam auf dieser floristisch reichen Lokalität in der Höhe von 850—920 M. ü. S. auf steilen Abhängen in floristisch armen Buchenwäldern („Fagetum subnudum“) vor, die zu den verarmten Typen der Gesellschaften des Unterverbandes Cephalanthero-Fagion gehören. Die Art wurde dort nur in 3 kleistogamen Individuen gefunden. Diese Pflanzen, Mitte August noch nicht blühend angetroffen, ähnelten etwa *E. purpurata* SM.: lockerblütige Infloreszenz, zugespitzte Blütenknospen, die so lang wie der Fruchtknoten waren, spindelförmige Fruchtknoten, die ± 8 mm lang und mindestens dreimal länger als breit waren, ermöglichten das Unterscheiden von *E. purpurata*. Die Untersuchung der inneren Teile der „Blütenknospe“ wies ganz sicher auf *E. leptochila* hin. Im PRC wurden noch zwei Belege dieser Art aus der Tschechoslowakei gefunden, beide aus dem noch östlicher gelegenen Bergland „Muránska vrchovina“ stammend. (1. in der Umgebung der Gemeinde Murán, leg. Dostál et Novák 1936; 2. auf dem Berge Malá Stožka, leg. Sillinger 1937). Aus dem Auslande lagen in PR und PRC**) Belege von *E. leptochila* aus dem Harz- und Kyffhäusergebiete. Die kleistogamen Pflanzen dieser Art müssen noch weiter studiert werden; derzeit wird als beste Lösung angesehen, solche Pflanzen als ein Status (status cleistogameus) zu bezeichnen.

E. muelleri wurde von mir in zwei Gebieten der Westslowakei gefunden (die Hügelgruppe von Velký vrch bei der Gemeinde Oslany und die Berggruppe Rokoš im Gebirge „Strážovská hornatina“; die Berggruppe Čabrat im Gebirge „Chočské pohorie“ bei Ružomberok). Auf seinen Lokalitäten kommt diese Art immer auf der Dolomit-, oder mindestens auf der dolomitischen Kalksteinunterlage im Hügellande (in den Höhen 250 bis 620 M. ü. NN.) und seltener auch höher (auf Čabrat bis 900 M. ü. NN.). Die Pflanzengesellschaften mit *E. muelleri* gehören in den Kreis der Gesellschaften des Quercion pubescenti-sessiliflorae und ihrer offenen Kontakt- und Ersatzgesellschaften, Cephalanthero-Fagion und peralpinen Waldgesellschaften mit *Calamagrostis varia*. In den oben genannten Gebieten ihres Vorkommens in der Westslowakei wurde *E. muelleri* von mir bisher an 5 Lokalitäten gesammelt. Das Studium des Herbarmaterials in PRC und PR zeigte noch zwei Lokalitäten dieser Art in Böhmen und eine weitere in der Slowakei auf (1. Vonoklasy im Böhmischem Karst, leg. Domin 1916; 2. Umgebung von Liběchov bei Mělník, leg. Trapl 1906; 3. Klause Manínská soutěska bei der Stadt Povážská Bystrica, leg. Deyl 1959). Im ausländischen Material dieser Herbarien wurde *E. muelleri* noch aus der Umgebung von Wien und Thüringen gesehen. Bei den tschechoslowakischen, von mir zu *E. muelleri* eingereichten Pflanzen wurde eine beträchtliche Variabilität beobachtet. So

*) Eine ausführliche Darstellung wird in der Zeitschrift Presea (Praha) erscheinen.

**) Internat. Abkürzungen der Herbarien: PR = des Nationalmuseums; PRC = des Bot. Institutes der Universität, beide in Prag (Hrsg.)

sind z. B. die Pflanzen von Velký vrch bei Oslany steif, mit dichten und reichblütigen Blütenständen, deren Blüten fast senkrecht herabhängen; die Pflanzen von Čabrat sind im Gegenteil kleiner, mit dünnen Stengeln, armblütigen Blütenständen und abstehenden Blüten. Auch manche Verschiedenheiten in der Länge der Säule kommen vor; die Antheren können auch kurz und dünn gestielt werden (Stiel 0,3 mm lang), was besonders an den abgeblühten Blüten zu sehen ist.

Der Name *Epipactis viridiflora* (HOFFM.) RCHB., der in der letzten Zeit oft für *E. leptochila* (GODF.) GODF. benützt wurde, sollte als ein „nomen dubium“ angenommen werden, das ohne Studium des Originalmaterials von HOFFMANN für keine bestimmte Art der Gattung *Epipactis* benützt werden sollte. Auch der Gebrauch des Namens *E. phyllanthes* G. E. SMITH für *E. muelleri* ist meiner Meinung nach nicht berechtigt, weil sich dieser Name auf ein anderes Taxon bezieht.

Eingegangen am 17. 3. 1970

Prof. Dr. J. Holub, Československá Akademie Ved, Botanický Ústav, Pruhonice u Prahy,
ČSSR

Es mag vermessen erscheinen, in einer Publikation überregionalen Charakters eine Übersicht über die Arten eines sehr beschränkten Gebietes geben zu wollen. Wenn dies trotzdem geschieht, so in der Hoffnung, daß die in den letzten Jahrzehnten in diesem Gebiet gesammelten Erfahrungen dazu beitragen mögen, wenig bekannte, weil seltene und vor allem nicht beachtete Arten der Gattung *Epipactis* der Aufmerksamkeit zugänglicher zu machen und auf diese Weise die in mancher Hinsicht noch mangelhaften Kenntnisse der morphologischen, biologischen und ökologischen Eigenheiten dieser Taxa zu vervollständigen. Hierbei wird an erster Stelle an die autogamen Formen gedacht, über die ja in vielen Teilen Europas noch nichts bzw. erst seit kurzer Zeit wenig bekannt ist.

In regionalen Florenwerken des vorigen Jahrhunderts werden für Luxemburg nur 2 *Epipactis*-Arten eindeutig erwähnt: *E. palustris* und *E. helleborine* (letztere unter dem damals gebräuchlichen Namen *E. latifolia*). Eine dritte Art, *E. atrorubens*, war indes der Aufmerksamkeit der Autoren nicht entgangen, verbirgt sich jedoch unter Pseudonymen, vornehmlich der Bezeichnung *microphylla*, und meist mit dem Rang einer Varietät; zu diesem Schluß berechtigt die Mehrzahl der Standortangaben nebst den Beschreibungen; es gibt keinen einzigen sicheren Anhaltspunkt dafür, daß die echte *E. microphylla* jemals im Lande beobachtet worden war. Hingegen lassen einige Angaben vermuten, daß *E. muelleri* aufgefallen war und sich unter der Bezeichnung var. *varians* versteckt. (Ziemlich sicher beziehen sich auf diese Art die für den Trierer Raum von H. ROSBACH (157) gemachten Angaben unter dem Namen *E. viridiflora* RCHB.).

1943 entdeckte N. THURM (77) endlich *E. microphylla*, am einzigen damals noch bekannten, heute wahrscheinlich verschwundenen Standort des Frauenschuhs, westlich von Grevenmacher. 1953 wurde *E. purpurata* eindeutig erkannt. 1955 kam *E. muelleri* dazu, 1961 endlich *E. leptochila* sowie die ihr sicherlich als Form unterzuordnende *E. cleistogama* (56, 57, 154).

Über den heutigen Stand des Inventars geben die beigelegten Rasterkarten Aufschluß (Fig. 59—64). Es handelt sich dabei um eine auf Luxemburg abgestimmte Erweiterung des Kartennetzes des Belgischen Floristischen Instituts (I. F. B.), wobei die 4 km mal 4 km großen Planquadrate in Kilometerquadrate unterteilt wurden; jedes Kleinquadrat unserer Karten ist also ein Quadratkilometer; ist es geschwärzt, so bedeutet dies das Vorkommen der betreffenden Art in dem Quadratkilometer. Die an den Rändern befindlichen Zahlen sind diejenigen des auf den rezenten topographischen Karten (1 : 50 000, 1 : 25 000 und 1 : 20 000) aufgedruckten Kilometernetzes, während die Bezeichnungen J-K-L-M-N/7-8-9 sich auf die 32 km mal 20 km großen Abteilungen des Kartennetzes des I. F. B. beziehen.

Da die Verbreitung der *Epipactis*-Arten in Luxemburg enge Beziehungen zur geologischen Unterlage erkennen läßt, wurde eine vereinfachte geologische Übersicht beigegeben (Fig. 58).

***Epipactis palustris* (MILL.) CR.** (Fig. 59)

Die weder zu übersehende noch zu verkennende Art variiert im Gebiet kaum. Die relativ wenigen Standorte beherbergen meist eine beträchtliche Anzahl von Individuen. Einige früher bekannte Vorkommen (besonders im südöstlichen Teil) scheinen erloschen zu sein, wohl infolge landwirtschaftlicher Meliorationen.

Die meisten Fundstellen liegen auf Sickerquellen im Bereich der Mergel des unteren Lias oder des Keupers, oder auf Kalktuff der am Fuß des Luxemburger Sandsteins austretenden Quellen. Einmal wurde die Art sogar auf dem kalkig-lehmigen Grund eines verlassen

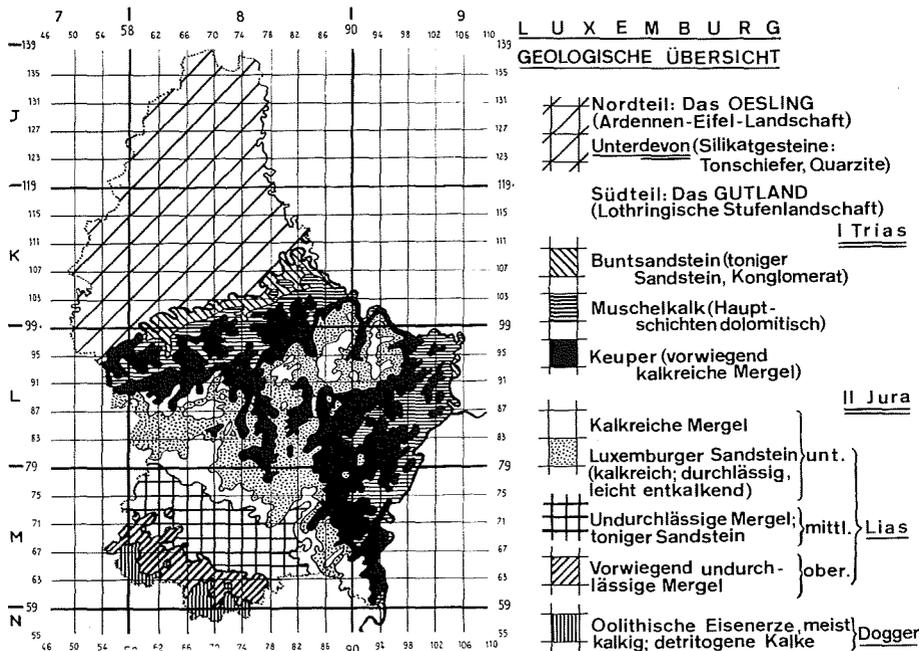


Fig. 58: Geologische Übersichtskarte von Luxemburg.

Sandsteinbrüchen in reichem Bestand gefunden. Die Vegetation ist diejenige eines Kalkflachmoores, das gelegentlich kaum verändert unter lichtem Baumbestand fortbestehen kann (einmal innerhalb eines Querceto-Carpinetum unweit des Waldrandes auf Liasmergel, ein andermal in einem älteren Kiefernforst auf Kalktuff beobachtet); erwähnenswerte Begleiter: *Carex flacca*, *C. hostiana*, *C. lepidocarpa*, *Eriophorum latifolium*, *Gymnadenia conopsea*, *Ophioglossum vulgatum*, *Scirpus compressus*, zuweilen *Dactylorhiza incarnata*, selten *Parnassia palustris*, *Carex diandra*; daneben banalere Molinion- oder Mesobromion-Arten.

Erwähnt seien noch zwei ungewöhnliche Standorte. Der erste (der westlichste der Karte) befindet sich auf Alluvium eines Baches, der sein Wasser vornehmlich vom Südrand des Oeslings bezieht; hier wächst *E. palustris* zusammen mit u. a. *Carex hostiana*, *Comarum palustre*, *Epilobium palustre*, *Eriophorum angustifolium*, *Juncus acutiflorus*, *Menyanthes trifoliata*, *Myosotis caespitosa*, *Parnassia palustris*, *Salix repens*, *Selinum carvifolia*, *Viola palustris*. Der zweite befindet sich sogar in einem *Sphagnum*-Flachmoor im Oesling (nördlichster Standort der Karte) und beherbergt ebenfalls *Comarum palustre*, *Epilobium palustre*, *Juncus acutiflorus*, *Viola palustris*, dazu *Betula pubescens*, *Carex canescens*, *Crepis paludosa*, *Drosera rotundifolia*, *Oxycoccus quadripetalus*, usw. Dieser schon von N. THURM (76) gemeldete Standort (auf immerhin stellenweise leicht kalkhaltigen Devonschiefern) erschien zunächst fragwürdig, konnte jedoch in neuerer Zeit bestätigt werden. Ohne Zweifel wurzeln die Azidiphilen in oberflächlich kalkfreien Schichten, während *E. palustris* mit ihren Wurzeln die mineralstoffreichere Unterlage erreicht. Es sei erwähnt, daß sich wohl unter ähnlichen Verhältnissen *E. palustris* und *Parnassia palustris* im an-

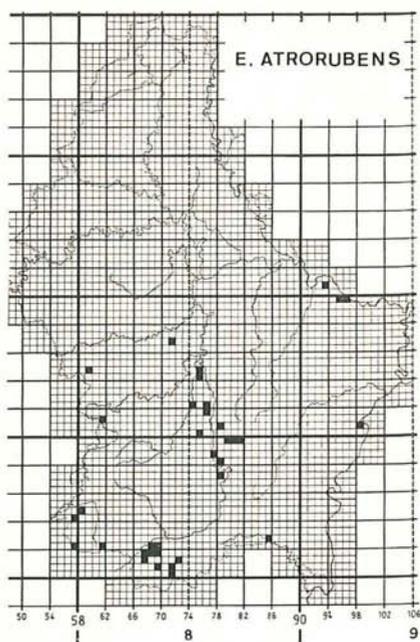
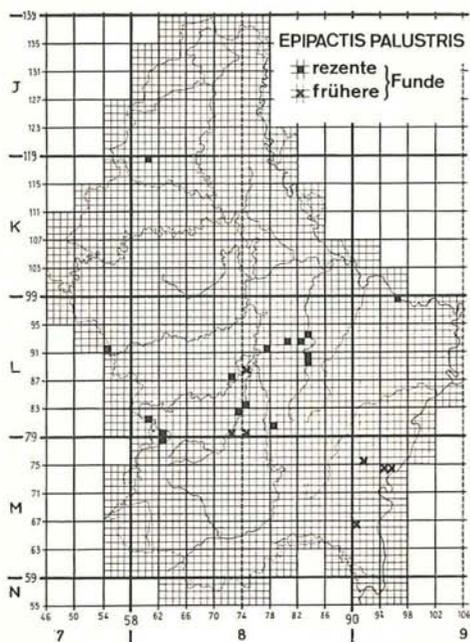


Fig. 59 u. 60: Verbreitungskarten von *Epipactis palustris* (Fig. 59) und *E. atrorubens* (Fig. 60) für Luxemburg.

grenzenden südöstlichen Belgien (im Gebiet der oberen Semois) öfters zwischen *Sphagnum*-Polstern vorfinden. Eine pH-Messung an einem Keuperstandort ergab einen Wert von 7,5. Phänologie: blüht (je nach Standort und Witterung) etwa vom 25. Juni bis 5. August.

***Epipactis atrorubens* (HOFFM.) SCHULT.** (Fig. 60)

Die Art variiert in Luxemburg ziemlich wenig. Die Blütenfarbe schwankt von dunkelbraunrot bis hellpurpurn. Die relativ kleinen, zweizeilig angeordneten Blätter sind dunkelgraugrün, unterseits kupferfarben bis purpurviolett. Das Internodium zwischen oberstem Blatt und unterster Braktee ist meist auffällig lang. Einige Merkmale hat die Art mit *E. microphylla* gemeinsam: sehr starke Behaarung der Blütenstandsachse, Blütenstiele und Fruchtknoten (hierdurch auch in fruchtendem Zustand z. B. von der gelegentlich mit ihr vorkommenden *E. muelleri* zu scheiden), Blütenduft (hier nach Vanille), große, krause Epichilhöcker. Ob darauf die früher häufige Namenverwechslung zurückzuführen ist?

E. atrorubens liebt lichte Wälder (besonders gern Kiefern, doch auch Laubwald) oder Gestrüpp meist steiniger, trockener Abhänge oder Böschungen. Auch auf noch baumlosen Geröll- oder Schutthalden kann sie sich schon ansiedeln. Gelegentlich findet sie sich in ausgesprochen thermophiler Gesellschaft (*Quercion pubescentis*), oft jedoch auch nur in Begleitung mäßig xerophiler Pflanzen. Sie meidet kalkfreie Unterlagen sowie undurchlässige Böden.

In Luxemburg kommen als Standorte vier geologische Unterlagen in Betracht:

1. Dogger: Durch den Eisenerzbergbau (und sogar die Eisenindustrie!) zweifellos stark begünstigt; denn heute an zahlreichen Stellen auf Abraumhalden und selbst Schlacken recht

häufig, meist zwischen bemoosten Steinen unter lichtem Baumbestand (Birken, Kiefern, Espen, Salweiden, Lärchen usw. meist aus natürlichem Anflug), zuweilen mit *Cephalanthera rubra* oder *Orchis militaris*, doch oft auch mit *E. helleborine*, *Listera ovata*, *Neottia nidus-avis*, *Platanthera bifolia*, *Pyrola rotundifolia*, *Rubus saxatilis*, verschiedenen Farnen, darunter fast regelmäßig *Gymnocarpium robertianum* und überraschenderweise öfters *Polystichum lonchitis!*

2. Luxemburger Sandstein: An nicht wenigen Stellen, jedoch meist in bescheidener Zahl, auf Felsbändern (zuweilen mit *Sesleria*) oder steinigem, sonnenseitigen Abhängen; einmal auf trockenem Quellenkalktuff an schattigem Standort unter Koniferen beobachtet.

3. Keuper: Sehr vereinzelt auf Böschungen an Waldrändern des Steinmergelkeupers, z. B. mit *E. muelleri*.

4. Muschelkalk: Anscheinend selten, in thermophilen Eichenwäldern bzw. den sie ersetzenden Kiefernforsten.

Eine pH-Messung (Böschung des Römerweges nordöstlich von Luxemburg) ergab den Wert 7.

Phänologie: Die früheste Art; blüht (je nach Standort und Witterung) etwa vom 12. Juni bis 25. Juli.

Epipactis microphylla (EHRH.) SW. (Fig. 61)

Die recht seltene Art dürfte, wie anderswo, wegen ihrer Zierlichkeit und unauffälligen Färbung öfters übersehen worden sein. Die selten über 30 cm hohen Stengel sind dünn, graugrün, oberwärts wie die Blütenstiele, Fruchtknoten und Perianthblätter dicht grau behaart. Die wenigen (meist 3—5) Blätter sind maximal bis 35 mm lang und 8 mm breit, graugrün. Auch die relativ kleinen, oft nur wenig geöffneten Blüten sind recht unscheinbar gefärbt: außer den rosafarbenen Rändern der seitlichen Petalen und des Hypochils herrscht Olivgrün vor (inklusive Epichil, dessen krause Höcker weißlich sind). Die Blüten duften deutlich nach Nelken.

Die beiden luxemburgischen Standorte sind an der alten Römerstraße Arlon—Trier bzw. Metz—Trier gelegen, der 1943 von THURM entdeckte auf Keuper westlich von Grevenmacher, der zweite, 1961 gefundene im Gebiet des Luxemburger Sandsteins. Der schattige Buchenwald beider Stellen kann als *Cephalanthero-Fagion* angesprochen werden, jedoch beschränkt sich dieser Kalkbuchenwald am 2. Standort auf die Böschungen des Römerweges, welcher aus kalkhaltigem Material aufgeschichtet ist, und die unmittelbar angrenzenden Waldstreifen; daran schließt das *Asperulo-Fagion* des Sandsteins an. (Vgl. auch *E. leptochila* und *E. cleistogama*.)

Neben „banalen“ Buchenwaldpflanzen begleiten an beiden Standorten kalkliebende Pflanzen, doch auch einige Feuchtigkeitszeiger die *E. microphylla*. Vom 1. Standort seien erwähnt: *Cornus mas*, *Daphne mezereum*, *Evonymus europaeus*, *Lonicera xylosteum*, *Sorbus torminalis*, *Viburnum lantana*, *Actaea spicata*, *Aquilegia vulgaris*, *Bromus ramosus*, *Cephalanthera alba*, *Cypripedium calceolus*, *Epipactis helleborine*, *Listera ovata*, *Neottia nidus-avis*, *Platanthera chlorantha*, *Pulmonaria officinalis* (*P. obscura* DUM.), *Sanicula europaea*, daneben *Carex remota*, *Primula elatior*. — Vom 2. Standort: *Daphne mezereum*, *Evonymus europaeus*, *Bromus benekenii*, *Carex digitata*, *Cephalanthera rubra*, *Epipactis helleborine*, *Neottia nidus-avis*, *Phyteuma nigrum*, daneben *Circaea lutetiana*, *Festuca gigantea*.

Alle Exemplare dieses 2. Standortes, den ich öfters beobachtet habe, wachsen auf der südseitigen Böschung des Weges bzw. an ihrem Fuß. Nur durch sehr sorgfältiges Absuchen konnte jedesmal ein einigermaßen vollständiger Überblick über den Bestand gewonnen werden, da die Pflanze oft selbst aus nächster Nähe noch leicht übersehen wird, besonders wenn sie z. B. zwischen *Melica uniflora* wächst. Etwa 2 Dutzend Stengel scheinen ein

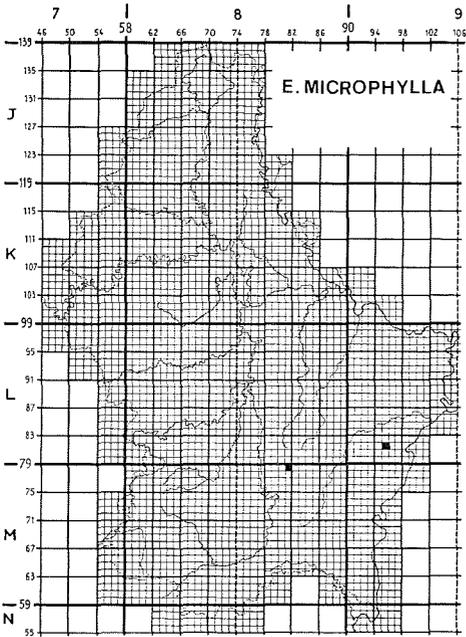


Fig. 61

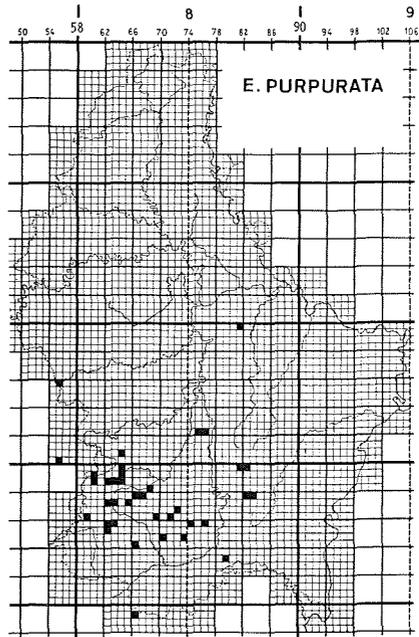


Fig. 62

jährliches Maximum darzustellen, doch erscheinen sie nicht jedes Jahr an den gleichen Stellen. Einzelne Exemplare haben ziemlich weit geöffnete Blüten, andere scheinen ihre Blüten nur wenig zu öffnen. — Eine pH-Messung ergab den Wert 7.

Phänologie: Selbst an diesem sehr kleinen, sich über etwa 100 m Länge erstreckenden Standort blühen die Exemplare keineswegs gleichzeitig. Man findet neben Pflanzen mit schon ansehnlichen jungen Früchten solche, deren Knospen noch alle geschlossen sind. Die Blühzeit scheint sich etwa vom 25. Juni bis gegen den 25. Juli zu erstrecken.

***Epipactis purpurata* SM. (Fig. 62)**

Diese bei besserer Kenntnis recht auffällige, früher jedoch vollständig verkannte Art wurde seit 1953 an zahlreichen Stellen gefunden, welche jedoch in der überwiegenden Mehrzahl ein geschlossenes Areal darstellen, entsprechend der Ausdehnung der Mergel des mittleren Lias; sporadisch findet sich eine kleine Zahl von Standorten auf Mergeln des Doggers, des unteren Lias und des Keupers. Bevorzugt werden dichte, schattige Buchen-Eichen-Hainbuchenwälder auf frischen, tiefgründigen Lehmböden; in diesen Wäldern ist *E. purpurata* praktisch die einzige Art der Gattung. Meist findet sie sich in beträchtlicher Zahl, doch scheint sie unregelmäßig auszutreiben (so fand ich sie in mehreren Wäldern des Westteils ihres Areals 1968 nicht wieder, während sie im Ostteil recht zahlreich erschienen war).

Meist ragen ihre oft zu mehreren bis vielen dem sich verzweigenden Wurzelstock entspringenden Stengel bis 80 cm hoch aus dem Teppich von *Asperula odorata*, *Lamium galeobdolon*, *Hedera helix*, *Circaea lutetiana*, *Milium effusum*, *Carex sylvatica* und anderen schattenliebenden Arten empor. Doch wagt sich die Art zuweilen bis unter den dichtesten Baum- und Strauchbestand, wo sonst keine Krautschicht mehr gedeiht; ihre graugrünen,

violett überlaufenen Stengel und Blätter, ihre zahlreichen, großen, grünlichweißen Blüten leuchten dort geheimnisvoll aus dem Braun des Falllaubes. Demnach ist sie zweifellos die am meisten Schatten ertragende *Epipactis*-Art, wenngleich sie auch, wenigstens einige Jahre lang, durch Abholzen bedingten Freiland überlebt.

Biologisch scheint *E. purpurata* vorläufig ein Rätsel. Ihre Schattenliebe und ihre kleinen Blätter ließen sie öfters als typisches Beispiel einer in Anpassung an heterotrophe Lebensweise befindlichen Pflanze erscheinen. Für diese Auffassung spräche ebenfalls ihr unregelmäßiges Austreiben sowie vor allem das gelegentliche Auftreten chlorophyllfreier, rosa gefärbter Exemplare, die sich anscheinend bester Gesundheit erfreuen (die wenigen solchen Exemplare, die ich bisher in Luxemburg antraf, machten allerdings einen eher kränklichen Eindruck). Dagegen spricht jedoch die Ausbildung des Wurzelapparates, der wie bei keiner anderen *Epipactis*-Art senkrecht bis 1 m tief in den Mineralboden vordringt, und vor allem der Umstand, daß anscheinend noch keine Spur einer Mykorrhiza bei dieser Art nachgewiesen werden konnte (SUMMERHAYES, 173, S. 156). — pH-Messungen an einem Standort ergaben Werte von 6 bis 7.

Phänologie: die späteste Art, blüht etwa vom 5. August bis in die ersten Septembertage.

Epipactis helleborine (L.) CR. (Fig. 63)

Bei weitem die häufigste, da in ihren Standortansprüchen am wenigsten wählerische Art. Doch werden augenscheinlich durchlässige Böden bevorzugt (größte Häufigkeit auf Luxemburger Sandstein; relative Seltenheit auf undurchlässigen Mergeln) und ausgesprochen saure Substrate gemieden (Seltenheit im Oesling). Eine der günstigsten Pflanzengesellschaften scheint die *Poa nemoralis*-Fazies des Waldmeisterbuchenwaldes (Asperulo-Fagion) des Sandsteins zu sein, jedoch meidet die Art keineswegs das saurere Luzulo-Fagion oder gar Fichten- und Kiefernforsten mit azidiphiler Vegetation (z. B. mit *Goodyera repens*). Andererseits findet sie sich auch im Kalkbuchenwald (Cephalanthero-Fagion) z. B. des Doggers häufig vor. Der ihr zusagende pH-Bereich reicht mindestens von Werten um 5 bis zu solchen über 7. Hinsichtlich des Lichtes und der Bodenfeuchtigkeit ist die Art ebenfalls recht plastisch. Von feuchten bis nassen (mit *Equisetum telmateia* und *Carex strigosa*!) bzw. tiefschattigen (mit praktisch nur noch *Hedera*) Wäldern bis zu lichten, trockenen Standorten mit z. B. *E. atrorubens* oder *E. muelleri* erstreckt sich ihr Wohnbereich. Selbst außerhalb des Waldes hält sie sich manchmal auf, so in grasigen *Sarothamnus*-Heiden des Sandsteins oder zwischen Gebüsch in Halbtrockenrasen (mit *Origanum vulgare*, *Euphorbia cyparissias*, *Viola hirta*) auf steinigen Kalkböden, z. B. des Doggers. Bezeichnend für ihre robuste Natur ist das gelegentliche Vorkommen in Parkanlagen oder gar in Ziergärten (in Luxemburg-Stadt mehrmals in solchen beobachtet, z. B. in einem Rosenbeet mehrere Jahre lang). Ja, selbst in einem Gemüsegarten fand ich einmal robuste Exemplare am Rand eines Kartoffelbeetes (in Heisdorf nördlich von Luxemburg).

Hand in Hand mit der weiten ökologischen Amplitude geht eine relativ große morphologische und habituelle Variabilität. Oft finden sich am gleichen Standort groß- und kleinblütige, grünliche und rötlich blühende Formen. Größe, Form, Textur und Farbe der Blätter sind ebenfalls recht veränderlich. Dabei erscheint es vorläufig noch fraglich, ob es nicht besondere Rassen (oder gar noch bedeutungsvollere Taxa) sind, welche extreme Standorte (z. B. tiefschattige bzw. nasse Waldgesellschaften) aufsuchen. In dieser Hinsicht möchte ich Formen erwähnen, welche habituell sowie im Blütenbau der *E. leptochila* äußerst ähnlich sind, jedoch wegen ihres wohl ausgebildeten und tadellos funktionierenden Rostelums vorläufig zu *E. helleborine* gestellt wurden. Sie bedürfen zur Klärung ihrer Identität noch weiterer Beobachtung und Untersuchung.

Phänologie: blüht je nach Standort, Witterung, Rasse (?) etwa vom 12. Juli bis zum 25. August.

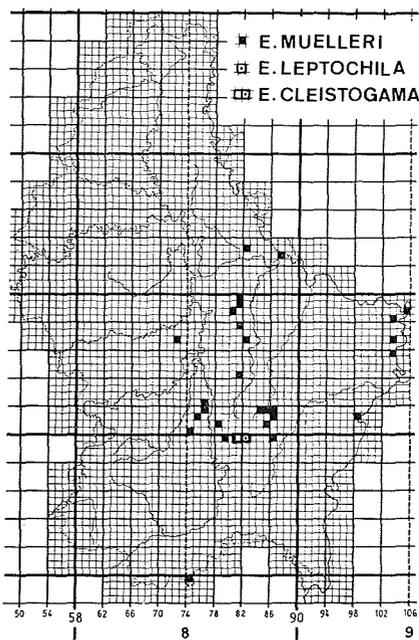
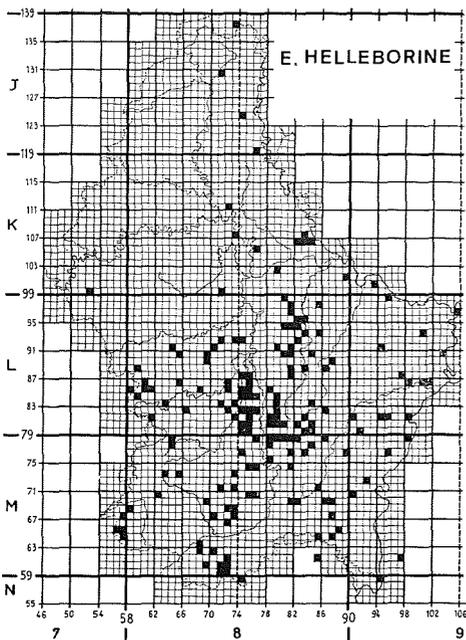


Fig. 63

Fig. 64

Fig. 61—64: Verbreitungskarten von *Epipactis microphylla* (Fig. 61), *E. purpurata* (Fig. 62), *E. helleborine* (Fig. 63) und den autogamen *Epipactis*-Arten (Fig. 64) für Luxemburg.

Autogame Arten (Fig. 64)

Die folgenden in Luxemburg in den letzten Jahren aufgefundenen Taxa sind nur einige der autogamen Arten, die erst seit etwa 1920 etwas bekannt geworden sind, obschon bereits vor genau 100 Jahren die ausführliche und eindeutige Beschreibung und Abbildung der *E. viridiflora* RCHB. durch Hermann MÜLLER die Existenz solcher Pflanzen in der Gattung *Epipactis* überraschend deutlich nachgewiesen hatte. Gegen 1920 wurden von GODFERY (13—20) mehrere Arten neu untersucht, beschrieben und benannt, darunter 1921 *E. muelleri* und *E. leptochila*. Gleich darauf wurde auch in Deutschland solchen Arten Aufmerksamkeit geschenkt. 1922 schuf ZIMMERMANN für *E. muelleri* gleich die neue Gattung *Parapactis*. KRÖSCHE widmet dem Formenkreis der *E. helleborine* inklusive autogame Taxa mehrere Arbeiten (29 ff.). In neuerer Zeit behandelte besonders YOUNG in ausführlicheren Schilderungen die autogamen Arten Großbritanniens, Skandinaviens, Belgiens und der Schweiz (84—98). Soeben (BLANGERMONT et al., 4) beginnt man in Frankreich, ihnen mehr Aufmerksamkeit zu schenken, doch sind sie zahlreichen europäischen Floristen noch kein klarer Begriff. Es dürfte also nicht nutzlos sein, das über sie in Luxemburg in Erfahrung gebrachte hier zusammen mit einer ausführlicheren Beschreibung mitzuteilen.

Epipactis muelleri GODF.

Benannt zu Ehren Hermann MÜLLERs, der 1868 diese Art eingehend beschrieben und besonders die der Selbstbestäubung dienenden Eigentümlichkeiten recht deutlich hervorgehoben und abgebildet hat, allerdings unter dem Namen *E. viridiflora* RCHB. *) und

*) Vgl. hierzu die Ausführungen von YOUNG, S. 51!

keineswegs mit der Absicht, eine neue Art zu veröffentlichen; vielmehr kam es ihm darauf an, anhand der genauen Beobachtungen, welche er, angeregt durch DARWINs biologische und evolutionistische Anschauungen, an Orchideenblüten angestellt hatte, die Unhaltbarkeit der starren Artenunterscheidung der LINNÉschen Systematik und der ihr zugrundeliegenden „Vorstellung von der selbständigen Erschaffung und der Unveränderlichkeit der Merkmale der Arten“ darzulegen.

Beschreibung: *E. muelleri* sieht auf den ersten Blick einer vom Typus etwas abweichenden *E. helleborine* ähnlich, mit kleineren, mehr gelblichen Blättern und relativ kleinen, grünlichgelben Blüten.

Wurzelstock kurz und dick, schräg. Wurzeln zahlreich, dicht gebüschelt, bis 25 cm lang, im Mittel 2,24 mm dick (YOUNG, 95). Stengel meist einzeln, 20—45 (70) cm hoch, meist steif aufrecht, gelblichgrün, oberwärts etwas grau behaart. Stengelbasis mit 2—4 engen, bräunlichen, spreitenlosen Scheiden. Laubblätter meist 5—10, gelbgrün (an schattigem Standort trübgrün), matt, ziemlich derb und steif, rinnig (oberseits querkonkav), mit der Spitze sichelförmig nach abwärts gebogen (unterseits längskonkav) mit welligem Rand, meist deutlich zweizeilig angeordnet. Die unteren oval, die oberen lanzettlich, die längsten 6—8 (10) cm lang, die breitesten 2—3 (4) cm breit. Blütenstand mäßig dicht, einseitigwendig (etwa ein Drittel eines Zylinders einnehmend), mit (10—) 15—25 (—40) Blüten. Untere Brakteen etwas länger (selten bis über 4 cm lang), obere kürzer als die Blüten, alle meist schräg aufwärts gerichtet.

Blütenstiele 2—3 (—4) mm lang, schwach behaart. Blüten grünlichgelb, etwas nach abwärts gerichtet. Fruchtknoten fast kahl. Äußere Perianthblätter grünlichgelb, innere blasser mit weißlichem Rand, alle etwa 10 mm lang, mäßig (\pm glockig) spreizend. Lippe mit außen hell-grünlichrosa, innen purpurn gefärbtem Hypochil und mit rosaweißem, in der Mitte oft etwas grünlichem Epichil, welches breiter als lang, mit der stumpfen Spitze nach hinten gekrümmt und mit sehr schwachen, glatten Höckern versehen ist.

Gynostemium weißlichgrün, Anthere hellgelb mit zipfelförmig verschmälertem, meist gebogenem, leerem Gipfel. Narbenfläche mit halbkreisförmigem unteren und geradem oberen Rand, welcher letzterer keine Spur eines Rostellums aufweist und sich nach hinten an die Basis der Anthere schmiegt, so daß eine obere Fläche (Pollenschüssel oder Klinandrium) am Narbenteil, auf welcher bei den anderen Arten die Pollenfächer aufliegen, hier vollständig fehlt. Hierdurch können bereits im Knospenzustand die Pollenmassen aus ihren Fächern heraus auf die Narbenfläche sinken, auskeimen und die Samenanlagen befruchten, was in allen Einzelheiten von MÜLLER beobachtet und beschrieben wurde. So wird unabhängig von der Witterung eine hundertprozentige Samenproduktion gewährleistet.

Kapsel 10—12 mm lang, 6—7 mm dick. Samen kleiner als bei allen anderen Arten. YOUNG (95) fand als mittlere Länge (von 10 Samen eines Exemplars) 0,91 mm. Ich selber stellte noch niedrigere Werte fest, bei einem Exemplar (41 Samen) 0,89 mm, bei einem zweiten (26 Samen) 0,88 mm und bei einem dritten (12 Samen) 0,68 mm, bei einem vierten (25 Samen) gar nur 0,39 mm.

Vorkommen in Luxemburg:

Kalkstet. Auf die östliche Partie des Gutlandes beschränkt, welche regenärmer und wärmer ist, wodurch (wie auch durch ihre allgemeine Verbreitung in Mittel- und Südeuropa) die Art bereits ihre Vorliebe für Wärme und Trockenheit bekundet. Diese Tendenz bestätigt sie durch die Auswahl ihrer Standorte und der Begleitflora: verbreitet auf den warmen Orchideenhügeln des Steinmergelkeupers; hier im thermophilen Querceto-Carpinetum mit *Bupleurum falcatum*, *Cephalanthera alba*, *Orchis purpurea* und *O. mascula*, *Platanthera chlorantha*, *Juniperus communis*, *Ligustrum vulgare*, *Sorbus torminalis*, *Viburnum lantana*, gelegentlich *Crepis praemorsa*, usw., gerne in der Nähe des lichten Waldrandes; doch auch,

wie *Orchis purpurea* und *Platanthera chlorantha*, gerne aus dem Walde in das angrenzende Mesobrometum zwischen Gesträuch vorstoßend.

In Kiefernbeständen, welche an solchen Stellen den Eichen-Hainbuchenwald bzw. den Trockenrasen ersetzen, hält sich die Art ohne Mühe. Doch selbst in einem ziemlich dichten, älteren Fichtenforst fand ich sie einmal in kräftigen Exemplaren auf Steinmergelkeuper, allen Widrigkeiten zum Trotz einen wohl ursprünglichen Standort behauptend. — Da die Keuperhügel nach Nordosten in die Südeifel hineinreichen, dürfte *E. muelleri* auch dort verbreitet sein. Es sei an die erwähnten Angaben ROSBACHs (unter *E. viridiflora*) erinnert. An der Grenze, bei Echternacherbrück, wurde *E. muelleri* 1908 von GROVES gesammelt (YOUNG, 93). Bei Oberweis (Kreis Bitburg) sah ich sie kürzlich zahlreich im Trockenrasen zwischen Kiefern (nördlichster Standort des Kärtchens).

Auf Doggerkalk, unterem Liasmergel und Muschelkalk findet sich *E. muelleri* weniger häufig, meist in Kalkbuchenwäldern oder auch (Muschelkalk) im Quercion pubescentis (mit *Cornus mas*, *Lithospermum purpureo-caeruleum*, *Teucrium chamaedrys* usf.) — pH-Messungen auf Keuper ergaben Werte von 7 bis 8.

Phänologie: blüht (je nach Standort und Witterung) etwa vom 5. Juli bis 10. August.

Epipactis leptochila (GODF.) GODF. und E. cleistogama C. THOMAS

Bei der Überprüfung des neu entdeckten *E. microphylla*-Standortes am Römerweg nordöstlich von Luxemburg, im Grünwald, wurden 1961 diese beiden autogamen Taxa aufgefunden. Während *E. leptochila* als gute, ohne Schwierigkeit von *E. muelleri* zu unterscheidende Art erscheint, welche durch ihre besonders großen, weit geöffneten Blüten recht auffällig ist, handelt es sich bei *E. cleistogama* wohl nur um eine der *E. leptochila* unterzuordnende Form (oder Mutante?). Diese bereits mehrfach von YOUNG geäußerte Meinung kann durch die in Luxemburg gemachten Beobachtungen nur bestätigt werden. Übrigens erwähnt der Autor der *E. cleistogama* in seiner Diagnose der in Buchenwäldern der Cotswold Hills (Gloucestershire) gefundenen „neuen“ Art, daß schwächliche Exemplare oft geöffnete, große Blüten haben: „... in plantis debilioribus ... flores saepe chasmogami, grandes (circiter 25 mm. diametro) ...“ (C. THOMAS, 178, S. 612). Es dürfte sich am Originalstandort um eine der luxemburgischen ähnliche Population gehandelt haben, mit überwiegend kleistogamen neben einigen chasmogamen Exemplaren, nur daß in Luxemburg auch einige kräftige chasmogame, sowie einige schwächliche kleistogame Pflanzen festgestellt werden konnten.

Beschreibung: Wie für *E. muelleri*, gilt auch für diese Pflanzen, daß sie im Habitus zunächst als (allerdings ganz anders aussehende) Formen von *E. helleborine* erscheinen, mit etwas kürzeren (meist bis etwa 11 cm) und schmäleren (etwa 5 cm), frischen grünen, etwas weniger gefalteten und weniger glänzenden Blättern, welche ziemlich schlaff sind: die Spitze der Blätter, sowie die auffällig großen Brakteen (unterste nicht selten 6—8, ja bis 9 cm lang und bis 15 mm breit!) hängen durchwegs nach abwärts. Diese Schlaffheit ist anscheinend bei chasmogamen Exemplaren ausgeprägter als bei kleistogamen; nach meinen Beobachtungen sind letztere allgemein etwas straffer und in ihren Einzelmerkmalen gedrungener als erstere.

Die meist einzeln erscheinenden Stengel tragen unterwärts 2 bis 3 bräunliche, 2—4 cm lange, spreitenlose Scheiden sowie (2—) 4—7 Blätter, welche (außer bei robusten Exemplaren) ± zweizeilig angeordnet sind. Stengel (bei chasmogamen Exemplaren gelegentlich am Grunde niederliegend, meist jedoch) aufrecht, bis 5 mm dick und (20—) 40—70 cm hoch, gelblich bis bräunlich-grün, oberwärts ziemlich dicht behaart. Der schräge, verlängerte Wurzelstock sendet zahlreiche, ziemlich lange, 1,4—2,8 mm dicke Wurzeln schräg in den Boden.

Blütenstand $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{3}$ der Stengellänge einnehmend, 10—20 cm lang, meist (sehr) locker, mit (6—)15—25 Blüten. Blütenstiele 4—6 mm lang, etwas behaart. Fruchtknoten etwas

behaart, nach abwärts gerichtet, bei *leptochila* recht schlank und an der Basis bogig gekrümmt, bei *cleistogama* gerade und gedrungener. Blütenknospen dick und (besonders bei *leptochila* bis über 12 mm) lang, mit nach aufwärts gebogener, abgeflachter Spitze. Äußere Perianthblätter lang und schmal (bei *leptochila* bis 15 mm lang und 3 mm breit, spitz, hell grüngelb; bei *cleistogama* weniger lang und spitz, derber, dunkler), die inneren etwas kürzer, blasser (bei *leptochila* zuweilen am Rande wellig und in ihrer Form an die Lippe erinnernd); Lippe mit außen grünlich bis weißlich-rosa, innen bräunlich-purpurn gefärbtem Hypochil, welches besonders bei *leptochila* wenig gewölbt und durch eine seichte (bei *cleistogama* tiefere) Einbuchtung vom Epichil getrennt ist; letzteres oval-dreieckig, länger als breit (bei *leptochila* bis 7 mm lang und 4 mm breit), grünlich-weiß, mit flachen, glatten, purpurrosa gefärbten Höckern und mit gerade vorgestreckter Spitze. Blütenblätter bei *leptochila* fast rechtwinklig spreizend, Blüten dann bis etwa 25 mm breit; bei *cleistogama* zusammenbleibend bis schmalglockig spreizend.

Gynostemium weißlich, mit gelber, eiförmiger Anthere, welche von einem deutlichen, bis 1 mm langen (bei *cleistogama* meist kürzeren) Stielchen (Filament) mit ihrer Basis über das Klinandrium hinaus bis gegen den oberen Narbenrand emporgehoben wird. Narbenfläche bei *leptochila* höher als breit, mit halbkreisförmigem Unterrand, bei *cleistogama* breiter als hoch, mit oft (immer?) unregelmäßig wellig-krausem Unterrand; Oberand mit stumpfen Ecken, in der Mitte mit zu einem kurz säulenförmigen Höcker ausgebildetem Rostellum, welches nicht als Klebdrüse funktioniert. (Über *leptochila*-ähnliche Formen mit funktionstüchtigem Rostellum, deren Bewertung vorläufig noch recht unklar ist, wurde unter *E. helleborine* berichtet.) Bereits im Knospenzustand treten die Pollenmassen aus ihren Fächern hervor und senken sich gegen die Narbenfläche. Es scheint sich aus Literaturangaben und aus eigenen Beobachtungen zu ergeben, daß sowohl bei *leptochila* als auch bei *cleistogama* die Konsistenz der Pollenmassen mal fester, mal sehr locker sein kann; vielleicht lockert sie sich zum Schluß stets, so daß dann der Pollen sich leichter über die Narbenfläche verteilen kann.

Fruchtkapseln 12—16 mm lang, 5—6 mm dick. Samen ziemlich groß: YOUNG (95, S. 140) gibt als Mittelwert von 20 Samen der *leptochila* eine Länge von 1,15 mm an; ich selbst fand folgende mittlere Längen: *E. leptochila*: bei einem Exemplar (28 Samen): 0,87 mm; bei einem zweiten (32 S.): 0,90 mm; bei einem dritten (27 S.) 1,0 mm; *E. cleistogama*: bei einem Ex. (14 S.): 1,06 mm; bei einem zweiten (25 S.): 1,11 mm, bei einem dritten (21 S.): 1,16 mm; bei einem vierten (16 S.): 1,16 mm.

Vorkommen in Luxemburg:

E. leptochila wird als kalkstete Art schattiger Buchenwälder angegeben. Sie wächst in Luxemburg zusammen mit *E. cleistogama* im Bereich des buchenbestandenen Römerwegdammes (vgl. *E. microphylla*) in Begleitung von *Bromus benekenii*, *Cephalanthera rubra*, *Elymus europaeus*, *Epipactis helleborine*, *Mercurialis perennis*, *Pulmonaria officinalis* (*P. obscura* DUM.) sowie „banalen“ Buchenwaldpflanzen, nebst hygrophilen Arten wie *Primula elatior*, *Festuca gigantea*, *Circaea lutetiana*, *Stachys sylvatica*. Beide Pflanzen könnten demnach Charakterarten des Cephalanthero-Fagion sein und frischere Ausbildungsformen dieser Kalkbuchenwälder bevorzugen.

Am Luxemburger Standort war jedes Jahr die kleistogame Form mit 30—40 Exemplaren zahlreicher, auch weiter verbreitet (über fast 1 km Länge auf beiden Böschungen) als die chasmogame, von der 5—10 Exemplare auf der nordseitigen Böschung über 100 m verteilt sind. — pH-Messungen ergaben Werte von 6,5—7.

Phänologie: die sich öffnenden Blüten sind etwa vom 20. Juli bis zum 20. August anzutreffen.

Prof. L. Reichling, 75, av. Guillaume, Luxemburg

Autogame *Epipactis*-Arten in Nordhessen

Nachdem Hermann MÜLLER (Lippstadt), angeregt durch Charles DARWIN, erstmals Autogamie bei einer aus der Umgebung von Bad Driburg/Westfalen (ZIMMERMANN, 99) stammenden *Epipactis*-Art festgestellt hatte (MÜLLER, 48), ist in Deutschland nur noch von Ernst KRÖSCHE (Stadtoldendorf) aufgrund eigener Beobachtung in den Gebieten um Stadtoldendorf und Hildesheim zur Kenntnis autogamer *Epipactis*-Arten beigetragen worden. Beiden Autoren blieb es jedoch versagt, in der deutschen Orchideen-Literatur eine klare Darstellung dieser schwierigen Sippen, einschließlich ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen untereinander, herbeizuführen.

In unserer Arbeit „Die Gattung *Epipactis* (ZINN) SW. emend. L. C. RICH. in Nordhessen“ (52) sind wir ausführlich über die systematische Gliederung des Verwandtschaftskreises um „*Epipactis helleborine* (L.) CR. sens. lat.“ eingegangen, bei dem es sich nicht um eine varietäten- und formenreiche Sammelart, einschl. autogamer Sippen, handelt, wie in der deutschen Literatur im Gegensatz zu englischen Autoren bis in die neueste Zeit vielfach angenommen wird, sondern um mehrere, in verschiedener Hinsicht gut getrennte Arten, von denen *E. helleborine* (L.) CR. (s. str.) auf Allogamie (Fremdbestäubung), die übrigen Arten auf Autogamie (Selbstbestäubung) eingerichtet sind. Daß die Arten jedoch nicht allein durch die unterschiedliche, auf einer bestimmten Form des Gynostemiums beruhenden Bestäubungsweise, worüber im folgenden berichtet wird, getrennt sind, sondern durch eine Reihe weiterer Merkmale, vor allem auch die bisher zu wenig beachteten vegetativen Pflanzenteile betreffend, kann nicht ausdrücklich genug betont werden. Erst die Gesamtheit der Merkmale prägt das Aussehen und den taxonomischen Wert dieser Sippen, von denen wir in Nordhessen außer der bereits bekannten *E. helleborine* erstmals die autogamen Arten *Epipactis leptochila* (GODF.) GODF. (mit *Epipactis cleistogama* C. THO-



Fig. 65 (links außen): *Epipactis helleborine* (Korbach, N-Hessen).

Fig. 66 u. 67: *Epipactis leptochila* (Werratal, N-Hessen).

MAS) und *Epipactis muelleri* GODF. an zahlreichen, teils sehr gut besetzten Wuchsorten nachweisen konnten.

Epipactis leptochila (GODF.) GODF. der nordhessischen Wuchsorte (Fig. 66, 67) entspricht im wesentlichen dem GODFERYschen Typusexemplar (GODFERY 13, 15, 18, 113) sowohl in bezug auf den Habitus, das tief absteigende Rhizom, die breit-eiförmigen oder eiförmig-elliptischen, spitzen Blätter, die flaumig behaarte Rhachis, die lockere Traube großer und \pm weit geöffneter Blüten als auch in bezug auf die charakteristischen Merkmale des Gynostemiums: Vorhandensein eines Androkliniums (= „Pollenschüssel“) in Form einer kerbartigen Vertiefung auf der Spitze der Säule und eines in der Knospe und der soeben geöffneten Blüte vorhandenen Rostellums.

Die Blüten von *E. leptochila* in Nordhessen sind grünlich-gelblich, oft mit einem Anflug violetter Färbung. Sie sind \pm weit geöffnet, erreichen aber nicht ganz die Größe der englischen und skandinavischen Pflanzen. Auch sind die Sepalen nicht so lang zugespitzt, sondern mehr eiförmig-lanzettlich, in der Regel 11—12, selten 13 mm lang, während YOUNG (89) und CLAPHAM, TUTIN & WARBURG (107) 12—15 mm und auch KRÖSCHE (30) 11—15 mm angeben. Die stets etwas kürzeren und breiteren Petalen sind 8—9, selten 10 mm, nach YOUNG 10—11 mm lang. Das Hypochil, der rückwärtige Teil der Lippe, ist innen bräunlich-rot oder rötlich-violett, niemals grün, mit oder ohne Nektar. Wie die Abbildung bei GODFERY (15) zeigt, hat das Hypochil von *E. leptochila* eine konkave Form, so auch bei den Pflanzen an der Mehrzahl der nordhessischen Wuchsorte. Im südöstlichen Teil unseres Untersuchungsgebietes, sozusagen ein kleines Teilareal umfassend, ist das Hypochil bei allen Pflanzen jedoch pfannenförmig flach ausgebildet. Der vordere Lippenteil, das Epichil, ist hellgrünlich oder grünlich-rosa, an den Rändern und an der Spitze mitunter gelblich-grün gefärbt und hat keine oder glatte bis \pm runzlige Basalhöcker. Das Epichil unserer nordhessischen Pflanzen hat die für *E. leptochila* charakteristische, aus breitem, manchmal geflügeltem Grunde allmählich sich zuspitzende Form, ist aber in der Regel nur 1,0—1,5 mm (keine 2,0 mm) länger als breit, manchmal nur 0,5 mm länger als breit oder auch nur so lang wie breit und entspricht hierin nicht dem Typusexemplar. Nach YOUNG (93) ist allerdings die extrem lange Lippenform der GODFERYschen Pflanze auch nicht für alle englischen Vorkommen typisch. Darüber hinaus wurden auch in England, aber wohl nur als Ausnahme, stärker abweichende Epichilformen beobachtet, wie man einem Hinweis auf *E. leptochila* var. *cordata* BROOKE 1950 mit herzförmigem, breitbespitztem Epichil entnehmen kann (YOUNG, 93).

Bemerkenswert an den nordhessischen Pflanzen ist, daß das Epichil nicht nach vorne gerade vorgestreckt ist, sondern bei der Mehrzahl der Wuchsorte an der Spitze, bei einigen Wuchsorten sogar in der gesamten Länge nach hinten umgeschlagen ist, wodurch die Blüten ein für *E. leptochila* vollkommen ungewohntes Bild abgeben.

Weitere wesentliche Abweichungen der nordhessischen *E. leptochila* vom GODFERYschen Typus stellen wir im Bau der Säule und im Bestäubungsvorgang fest. Die englischen und wohl auch skandinavischen Pflanzen haben eine breite „länglich-querliegende“ Narbe, die \pm schräg nach hinten geneigt ist und deren stark wulstiger, waagerechter, unterer Rand nach vorne geschoben ist. In Nordhessen hat *E. leptochila* in der Regel eine \pm aufrechtstehende, zur Blütenachse vertikal verlaufende, wenig breite Narbe, die auffällig halbkreisförmig nach unten gezogen ist und nur von einem schmalen, nicht abstehenden Wulst umrandet wird. In der Mitte ist die Narbe bauchig vorgewölbt, der obere Rand hat in der Mitte meistens eine kleine säulchenartige Erhebung, auf der in der Knospe das Rostellum sitzt.

Des weiteren stellten wir fest, daß bei der Mehrzahl der nordhessischen Herkünfte die breit-eiförmige Anthere nicht gestielt ist im Gegensatz zu dem in fast allen Aufschlüsselun-

gen der Gattung als eigentümlich für *E. leptochila* verwendeten Merkmal einer gestielten Anthere, das heißt, die Anthere sitzt nicht auf einem spitz zulaufenden, mitunter filamentartig ausgebildeten Vorsprung der Säulenrückwand, sondern dieser Vorsprung hat einen \pm waagerechten oder nur schwach erhöhten oberen Rand, auf dem die Anthere breit auf sitzt. Demzufolge hat das Androklinium auch nicht die tiefe, spaltartige Form wie die typische *E. leptochila*, und es fehlt in der Regel der von der Abbildung bei GODFERY (15, Taf. 553, A 1) bekannte seitliche Durchblick durch das Androklinium.

Der Bestäubungsvorgang steht in kausalem Zusammenhang mit der Form der Säule, worauf schon MÜLLER (48) beim Vergleich verschiedener *Epipactis*-Arten aufmerksam gemacht hat und GODFERY (15) betont, daß alle Teile der Fortpflanzungsorgane mit vollkommener Präzision aufeinander abgestimmt sein müssen, wenn die Art erhalten bleiben soll. Analog der veränderten Säule weicht die nordhessische *E. leptochila* daher auch im Bestäubungsvorgang vom Typus ab. Die ungestielte, daher tiefsitzende Anthere ragt höchstens mit $\frac{1}{3}$ ihrer Länge, das ist vorwiegend ihre pollinienfreie Spitze, über die \pm steil aufgerichtete Narbe und wirft die Pollinien zum größten Teil in das Androklinium und zum geringeren Teil auf den oberen Narbenrand einschließlich Rostellum ab, und zwar nicht als Ganzes, sondern als bereits stark zerfallene krümelige Masse, wie bei der in England vorkommenden *Epipactis dunensis* GODF. (18). Die eigentliche Stigmafläche wird dabei nur wenig oder gar nicht bestäubt (vgl. auch KRÖSCHE, 32). Bei dem GODFERYschen Typ steht die gestielte Anthere hoch über der nach hinten geneigten Narbe und wirft die Pollinien als Ganzes größtenteils auf die klebrige Stigmaoberfläche, teils aber auch hinter das Stigma (GODFERY, 15). Für die skandinavischen Pflanzen betont YOUNG (89, 90), daß die „Pollinien bei *E. leptochila* während der Blütezeit als Ganzes auf die Narbe fallen“.

Im Gegensatz zu diesem Modus spielt sich der Bestäubungsvorgang bei den nordhessischen genau wie bei den von KRÖSCHE bei Stadtoldendorf und Hildesheim untersuchten Pflanzen überdies bereits in der Knospe ab. Sie gehören also zur var. *praematura* KRÖSCHE (30) im Unterschied zu der in England vertretenen var. *leptochila*.

E. leptochila var. *praematura* KRÖSCHE ist aber nicht mit *Epipactis cleistogama* C. THOMAS (178) identisch, wie YOUNG & RENZ (98) vermuten und auch kein Synonym zu der von NANNFELDT (49) für *Epipactis persica* HAUSSKNECHT gehaltenen, von YOUNG (90) als *Epipactis confusa* beschriebenen skandinavischen autogamen Art.

Daß innerhalb des nordhessischen Raumes auch kleinere Populationen von *E. leptochila* vorkommen, die sich im Blütenbau dem englischen Typus nähern, haben wir einige Male feststellen können. Wir berichten darüber an anderer Stelle (NIESCHALK, 52).

Kleine Anomalien im Bau des Gynostemiums kommen bei *E. leptochila* hier und da vor. KRÖSCHE hat solchen Abweichungen oder auch Mißbildungen leider systematischen Wert beigelegt, wodurch er nicht nur die natürliche Gliederung seiner „Gesamtart *Epipactis latifolia* ALL.“ (= *E. helleborine*, *E. leptochila* und *E. muelleri*) unnötig belastet, sondern auch eigene wertvolle Feststellungen zur Taxonomie durch einen Wust von Nebensächlichkeiten entwertet hat.

Die aus England beschriebene *Epipactis cleistogama* C. THOMAS 1948, bei der sich die Blüten in Weiterführung der Autogamie gar nicht oder nur wenig öffnen, wurde auf dem Kontinent erstmals von REICHLING (57) in Luxemburg gefunden und ausführlich beschrieben. Wir stellten *E. cleistogama* in Nordhessen an zwei Wuchsorten (Fig. 68) mit 20 bis 25 bzw. 50 Pflanzen fest (außerdem an einem mit 10 bis 12 Pflanzen besetzten westfälischen Wuchsort), und zwar in reinen Populationen ohne Beimischung von *E. leptochila*. Die Zugehörigkeit von *E. cleistogama* zu *E. leptochila* erscheint uns jedoch trotz einiger Abweichungen überzeugend (NIESCHALK, 52).

Im Bestäubungsvorgang weicht die englische *E. cleistogama* von der dortigen *E. leptochila* ab, wie THOMAS (178) ausdrücklich betont, indem die Pollinien nicht als Ganzes auf die Stigmafläche, sondern als zerfallene Pollenmasse auf den oberen Narbenrand abgeworfen werden, was nicht nur der englischen *E. dunensis* GODF., sondern auch unserer nordhessischen *E. leptochila* entspricht. Umgekehrt stellten wir bei den in Nordhessen gefundenen *E. cleistogama* Annäherungen an den englischen *E. leptochila*-Typ fest: Das Androklinium ist schmal, aber deutlich ausgebildet, die Narbe flach nach hinten geneigt. Die sehr deutlich gestielte Anthere überragt das Stigma mit $\frac{2}{3}$ ihrer Länge und wirft die Pollinien als Ganzes darauf ab. Steht die Narbe jedoch steil aufgerichtet, werden die Pollinien trotz gestielter Anthere in das Androklinium abgesetzt.

Auf weitere Modifikationen im Bau der Säule und die bei dieser Sippe auffällig stark vorhandenen Mißbildungen an der Säule, vornehmlich im Stigma, soll hier nicht näher eingegangen werden.

In allen untersuchten Knospen von *E. cleistogama* war während der Blühperiode kein Rostellum vorhanden, mitunter höchstens eine funktionsunfähige winzige Klebmasse. Das Hypochil enthält auch hier Nektar und eigenartigerweise dufteten die Pflanzen einer der hessischen Wuchsorte intensiv nach Nelken.

Zwischen der in Nordhessen vorkommenden ***Epipactis muelleri*** GODF. (Fig. 69) und der auf den Beobachtungen MÜLLERS basierenden Typusbeschreibung (GODFERY, 18) besteht weitgehende Übereinstimmung.

E. muelleri ist gut charakterisiert durch die langen, schmalen, sichelförmig gebogenen und an den Rändern gewellten Blätter, die behaarte Rhachis, die hellfarbigen, hängenden und

Fig. 68:
Epipactis cleistogama
(Richelsdorfer Gebirge,
N-Hessen).



Fig. 69:
Epipactis muelleri
(Korbach, N-Hessen).



Fig. 70:
Epipactis confusa
(Seeland, Dänemark).



im Perianth \pm zusammenneigenden Blüten dichter oder auch lockerer Traube und durch das Gynostemium, bei dem das Rostellum völlig fehlt und ein Androklinium nicht mehr ausgebildet ist.

Die eiförmig-lanzettlichen Sepalen von *E. muelleri* in Nordhessen, hellgelb oder weißlich-gelb gefärbt mit grünlichem Anflug, sind (7—) 8—10 (—11) mm, die Petalen 7—9 (—10) mm lang. Bei den Petalen liegt über der gelblich-weißen Grundfärbung oft ein hellrosa Farbschimmer. Die Nerven der Perianthblätter sind grün. Das nicht sehr tief konkave Hypochil ist innen bräunlich-rot, rötlich bis leuchtend hellpurpurrot und führt in der Regel reichlich Nektar, mehr als bei *E. leptochila*. Das herzförmige Epichil ist breiter als lang, oft mit einem kurzen, aufgesetzten und zurückgebogenen Spitzchen versehen. Mitunter ist auch das weißlich-rosafarbene oder auch schwach grünlich getönte Epichil als Ganzes zurückgeschlagen.

E. muelleri hat eine kurze Säule. Das Stigma ist breit und stark nach hinten geneigt, jedoch meistens nicht vollkommen waagrecht zur Blütenachse gelagert, wie mehrfach angegeben wird (z. B. VERMEULEN, 1958). Der obere Narbenrand, mit oder ohne kleine zahnchenartige Erhöhung in der Mitte, stößt bis unter den anthertragenden Teil der Säule vor, so daß ein Androklinium nicht mehr oder höchstens andeutungsweise als winzige Rille vorhanden ist. Ein Rostellum fehlt. Der wulstige, an den Seiten verdickte Narbenrand ist bei den nordhessischen Herkünften nicht halbmondförmig nach unten gezogen wie beim Typus (MÜLLER 48, Tafel I, Fig. 16; GODFERY 18), sondern verläuft \pm waagrecht. Die Länge des pollinienfreien Teils der Antherenspitze wechselt, nur sehr selten haben wir beobachtet, daß die Anthere an der Spitze so stark gekrümmt ist, wie die Abbildungen bei MÜLLER (48) zeigen, auf die sich auch GODFERY beruft. Außerdem ist die Anthere in den meisten Fällen nicht sitzend (YOUNG & RENZ, 98), sondern von dem schwach nach oben erhöhten Säulenvorsprung durch ein kurzes weißes Stielchen deutlich abgesetzt, wie wir es auch bei einigen Pflanzen der *Epipactis confusa* YOUNG auf Seeland/Dänemark beobachten konnten. Bei *E. muelleri* steht die Anthere durch den Wegfall des Androkliniums hoch über dem Stigma und wirft die Pollinien als Ganzes, auch bei dieser Art bereits in der Knospe, auf den oberen Teil der Narbe ab, wo sie auf der klebrigen Fläche hörnchenartig stehen bleiben.

An den mit mehreren hundert Pflanzen reichbesetzten Wuchsorten von *E. muelleri* im Gebiet von Korbach haben wir seit vielen Jahren immer wieder zahlreiche Pflanzen beobachtet, die bei unverändertem Habitus Abweichungen im Bau der Säule und im Bestäubungsvorgang aufweisen. Befruchtung findet auch bei diesen Pflanzen regelmäßig statt.

Von der für *E. muelleri* typischen Säule führen verschiedene Übergänge bis zu einem extrem abweichenden Gynostemium, bei dem nicht nur ein schlüsselförmiges Androklinium voll ausgebildet und dadurch die Narbe in eine mehr vertikale Lage gerückt wurde, sondern in der Knospe auch ein schwach entwickeltes Rostellum als geringe schleimige Masse auf einer säulchenartigen Erhöhung vorhanden ist. Ein rudimentäres Rostellum wurde auch von GODFERY (18) an *E. muelleri* bei Thorenc in den Seealpen beobachtet. In den extrem abweichenden Blüten bei Korbach werden die Pollinien in der Knospe als krümelige Masse in das Androklinium und auf den oberen Narbenrand abgeworfen. In gleicher Weise findet die Bestäubung statt, wenn den Blüten bereits ein Rostellum fehlt, das Androklinium aber noch als schmaler Spalt entwickelt ist. Ist das Androklinium auf einer weiteren Entwicklungsstufe in der Mitte von der schräg nach hinten liegenden Narbe überdacht und nur noch rechts und links als schmale Vertiefung sichtbar, werden die Pollinien als Ganzes auf das Stigma abgesetzt und so auch in Blüten, in denen die Pollenschüssel noch vorhanden, aber von der Narbe gänzlich überlappt worden ist. In diesen Blüten ist das Androklinium

von der Seite her noch sichtbar, da die Narbe mit der übrigen Säule noch nicht so fest verbunden oder verwachsen ist wie bei der typischen Ausbildung. Die verschiedenen Abweichungen müssen nicht alle Blüten einer Pflanze gleichmäßig betreffen.

Bei *Epipactis singularis* KRÖSCHE (33), einem wohl zu Unrecht aufgestellten Taxon, könnte es sich unserer Meinung nach ebenfalls um *E. muelleri* mit ähnlichen, wenn auch stärker ausgebildeten Abweichungen der Säule gehandelt haben. Die wenigen sonstigen Bemerkungen zu *E. singularis* wie „Stengelblätter lang, schmal“ oder „Wuchsort am Waldrande“ (KRÖSCHE, 36) könnten darauf hinweisen, wenn auch eine befriedigende Klärung wohl nicht mehr zu erreichen ist.

Nach unseren Beobachtungen an den nordhessischen autogamen *Epipactis*-Arten ist sowohl bei *E. leptochila*, einschließlich *E. cleistogama*, als auch bei *E. muelleri* die Möglichkeit zur Abwandlung der Säule und des damit zusammenhängenden Bestäubungsvorganges vorhanden, und zwar eine Entwicklung von der arteigenen bis zur Ausbildung einer für eine andere Art typischen Form. Damit dürfte die lange gepflegte Auffassung vieler deutscher Autoren, im Bau der Säule, vor allem in Vorhandensein oder Fehlen von Androclinium und Rostellum das alleinige oder zumindest hauptsächlichste Kriterium dieser *Epipactis*-Arten zu sehen, widerlegt sein. Auch die eigens für *E. muelleri* aufgestellte Gattung *Parapactis* W. ZIMMERMANN (99, 100) ist damit hinfällig. Die einseitige Beachtung des Gynostemiums unter Vernachlässigung der Pflanzen in ihrer Gesamterscheinung und ihren spezifischen Standortansprüchen hat sich bis in die jüngste Zeit hinein sehr hemmend auf die *Epipactis*-Forschung in Deutschland ausgewirkt.

Herrn Dr. Günther DERSCH, Göttingen, danken wir für seine wertvollen Hinweise auf neuere Literatur und deren Beschaffung, Herrn Dr. D. P. YOUNG, Sanderstead, und Herrn Prof. L. REICHLING, Luxemburg, für frdl. Überlassung von Sonderdrucken, Herrn Dr. W. LUDWIG, Marburg, Herrn Dr. K. SENGHAS, Heidelberg, und Herrn Prof. Dr. E. OBERDORFER, Karlsruhe, für die Beschaffung weiterer Literatur.

A. u. Ch. Nieschalk, 354 Korbach/Waldeck, Stechbahn 15

Bemerkungen zu den autogamen Epipactis-Sippen in Württemberg

„Arbeitskreis ‚Heimische Orchideen‘ in Baden-Württemberg“ nennt sich eine Vereinigung (mit Sitz in Stuttgart), die sich den Problemen und der Erhaltung unserer Orchideen widmet. Zu ihnen gehören nicht nur regelmäßige Treffen und interne Mitteilungsblätter, sondern auch zahlreiche aktiv im Naturschutz tätige Mitglieder. Nicht nur in Baden-Württemberg zeigt sich (wie als gutes Beispiel der gleichartige Arbeitskreis Oldenburg beweist), daß eine wichtige Grundlage für sämtliche Naturschutzfragen die Kenntnis aller Standorte und Fundorte ist. Aus dieser Sicht sind auch die Bemühungen des Arbeitskreises, insbesondere des nachfolgend berichtenden Autors, zu sehen, zunächst möglichst genaue regionale Verbreitungskarten zu erstellen. Wir sind dem Arbeitskreis dafür dankbar, daß er uns sein jüngstes Mitteilungsblatt (3/1969) für dieses Sonderheft zum Abdruck überließ. Es beinhaltet gleichzeitig bereits die ersten Resultate unserer Wuppertaler Epipactis-Tagung. (Hrsg.)

E. confusa YOUNG

Apotheker Adolf MAYER hat im Juli 1925 „an quelligen Orten am Hohenneuffen“ Pflanzen gefunden, die er als *E. helleborine* f. *gracilis* DAGEF. bestimmt und so in der Exkursionsflora von Tübingen (1929) veröffentlicht hat. Ein Belegstück ist mit dem gesamten Herbar MAYER in das Herbar des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart eingegangen.

Die f. *gracilis* DAGEF. wird neuerdings als autogam unter *E. confusa* YOUNG geführt. Sie erreicht aus Dänemark nur die nördlichsten Teile von Deutschland. Ihr Vorkommen in Württemberg wäre höchst überraschend. Das Belegstück ließ bereits große Zweifel an der Diagnose von MAYER aufkommen, denn der Stengel ist keineswegs kahl. Auf meine Bitte hin wurde das Belegstück vom Museum an Herrn Dr. YOUNG (England) zur Überprüfung übersandt. Erwartungsgemäß liegt keine *E. confusa* vor (YOUNG 5. 1. 1969 in litt.). Die Angabe f. *gracilis* DAGEF. ist damit aus der Flora von Württemberg zu streichen.

E. muelleri GODEF.

SOÓ erwähnt sie (125b, S. 345) für Württemberg. In württembergischen Herbarien habe ich noch keine Belege entdeckt, erwarte sie aber in badischen, weil die Angabe auf W. ZIMMERMANN, Freiburg, zurückgehen dürfte.

Am 25. 7. 1969 fand ich die Art beim Kartieren im Schwarzwald-Vorland, und zwar bei Weil der Stadt (Meßtischblatt Nr. 7219), Schafhausen (7219), Ostelsheim (7219), Ebershardt (7317), Stammheim (7318), Rotfelden (7318) sowie bei Simmozheim (7218), wo sie mir bereits seit einigen Jahren bekannt war. Es fällt besonders auf, daß sie fast durchweg auf Unterem Muschelkalk im Mittleren Wellengebirge (mu 2) ansteht. Nur ein Standort lag im Mittleren Muschelkalk, der aber mit Dolomitstücken angereichert ist. Sie scheint also in diesem Bereich ausgeprägt dolomitische Tonmergelböden zu besiedeln. Auf anderen Schichten ist sie mir in der Folgezeit auffallenderweise nicht begegnet, doch erwarte ich sie noch aus anderen Landesteilen, die mit dem orchideenträchtigen mu 2 „gesegnet“ sind (etwa Nordbaden, Taubertal), sowie auf vergleichbaren Schichten des Jurakalkes. Die vertikale Verbreitung liegt zwischen 430 m und 570 m. Die Art besiedelt vorwiegend die für diese Böden so charakteristischen dürrtigen Kiefernwälder, z. T. mit Wacholder, kommt aber auch in der Fichtenwaldrandzone vor. Bemerkenswert ist ferner, daß sie bisweilen in offene Lagen heraustritt. So hat sie sich bei Schafhausen sekundär den Bahndamm erobert. In ihrer Begleitung befinden sich fast regelmäßig *Epipactis helleborine* (s. lat.) und

Listera ovata sowie gelegentlich zwei weitere „Charakterarten für mu 2“: *Gymnadenia odoratissima* und *Epipactis palustris*. Ferner treten noch auf: *Epipactis purpurata* (Fichtenwald), *Gymnadenia conopsea*, *Dactylorhiza maculata* (s.l.), *Platanthera bifolia*, *Platanthera chlorantha*, *Cephalanthera damasonium*, *Neottia nidus-avis* sowie selbst *Ophrys apifera*, *Ophrys insectifera* und *Orchis militaris*. Unter optimaleren klimatischen Bedingungen ist mit *Ophrys fuciflora* eine weitere mu 2-Charakterart zu erwarten (etwa im Taubertal), die (zusammen mit *Ophrys sphegodes*) für Simmozheim aber immerhin historisch nachgewiesen ist. Diese Übersicht zeigt, daß man *E. muelleri* auch als Leitpflanze für wichtige Naturschutzgebiete bezeichnen kann, so daß sie verstärkte Beachtung verdient.

Einmal erkannt, läßt sich *Epipactis muelleri* auch nichtblühend ansprechen; denn mit ihren steifen, ± rinnigen, meist gelblich-grünen Blättern mit gewelltem Rand fällt sie durchaus auf. Dem Fotografen machen ihre ziemlich kleinen, glockenförmigen und fast immer nach unten hängenden Blüten sehr zu schaffen. Der Stengel ist nicht kahl, sondern kraushaarig.

E. leptochila GODF.

ging aus der früheren *E. viridiflora* (HOFFM.) RCHB. hervor. Da aber *viridiflora* früher für allogame (= *E. helleborine* s. lat.) und autogame Formen verwendet wurde, müssen fast alle älteren *viridiflora*-Angaben als unsicher gestrichen werden (an Herbarbelegen läßt sich die Rostellum-Frage nicht mehr sicher klären). Die floristische Erforschung dieser Sippe kann damit fast von vorne begonnen werden, leider. In Württemberg habe ich *E. leptochila* bisher in den Kalkgebieten des Unterlandes (MTB 7119: Mönshheim, Friolzheim, Wiernshheim; 7219 Renningen, 7617: Aistaig) und der Schwäbischen Alb (7423: Neidlingen; 7522: Urach; 7624: Schelklingen; 7918: Wurmlingen) festgestellt, wobei sie wohl eine Vorliebe für Laubwälder entwickelt.

Im Gegensatz zu *E. muelleri* hat *E. leptochila* große, weit gespreizte Blüten, das Epichil ist zugespitzt und nicht zurückgekrümmt. Da ich sie nur blühend anzusprechen vermag, führe ich sie als ausgesprochen „kartier-unfreundlich“. 1969 ist die Blüte in der trockenen Hitze fast wie ein Hauch verhaucht.

Auf beide autogamen Sippen sollte künftig verstärkt geachtet werden!

Dr. S. Künkele, 7016 Gerlingen, Blumenstraße 6

Notiz über einige südwestasiatische *Epipactis*-Arten

Epipactis condensata BOISS. ex D. P. YOUNG, **sp. nova** [*E. condensata* BOISSIER, Diagnoses II, 4, 91, 1859, pro syn.; *E. microphylla* (EHRH.) SW. (var.) $\beta?$ *congesta* BOISS., Fl. orient. 5, 89, 1882]. Planta valida, *E. purpuratae* similis, fulvovirens parce purpureo suffusa. Rhizoma crassum, ascendens, saepe ramosum, radices copiose emittens. Caules saepe aggregati, crassi, usque ad 55 (rarius 75) cm alti, superne pubescentia fulva crispata dense obtecti. Folia (nisi in plantis parvulis) numerosa, glabra, internodia non vel paulo excedentia; inferiora orbicularia vaginantia, superiora ovata vel ovato-lanceolata acuminata, maxima 3,5—5,5 (rarius 9,5) cm longa, 2,2—3,5 (rarius 4,5) cm lata, ad nervos marginesque scabriuscula. Spica densa multiflora. Bracteae lanceolatae, usque ad 4,0 \times 0,8 cm. Flores patentes vel nutantes; ovarium pyriforme, valde fulvo-pubescent; perigonium campanulatum. Sepala ovata acuta, viridia, 11 mm longa \times 7 mm lata. Petala lateraliter ovata acuminata, dilute rosea, medio albescentia, apice flavescentia, 9—10 mm longa \times 5—6 mm lata. Labelli epichilium late deltoideum vel late cordatum obtusum, albidum, 4 mm longum, 6 mm latum, apicis margine crispo, duobus umbonibus lateralibus magnis rugosis violaceis onustum; hypochilium hemisphaericum, 5 mm longum, 6 mm latum, nectar continens, intus fuscopurpureum, extus viridescens, purpureo-marginatum. Columna cum rostello quod in fecundatione entomogamo floris fungitur. Semina fusiformia, plerumque 1,2 mm longa, 0,27 mm lata.

Habitat in montibus Asiae Minoris, Syriae et Cypri. Typus in herbario Boissieriano Genevae: Bounarbachi prope Smyrnam, a Balansa lectus no. 779.

Habitus sehr kräftig, *E. purpurata* ähnlich. Laub matt bräunlich-gelbgrün, nur gelegentlich purpurn überlaufen. Wurzelstock kräftig, \pm aufrecht, manchmal verzweigt, mit reichlichen und dicken Wurzeln. Stengel häufig büschelweise, dick, bis zu 55 (—75) cm hoch, oben mit einer braungelben gekrümmten Behaarung dicht bedeckt. Stengelblätter (außer bei kleinen Pflanzen) zahlreich, eiförmig oder ei-lanzettlich, zugespitzt, klein, die größten 3,5—5,5 \times 2,2—3,5 (bei sehr kräftigen Pflanzen 9,5 \times 4,5) cm. Ähre dicht, blütenreich. Tragblätter lanzettlich, bis zu 4,0 \times 0,8 cm. Blüten abstehend. Fruchtknoten dicht braungelb behaart. Perigon glockenförmig. Sepalen grün, 11 \times 7 mm, seitliche Petalen zartrosa, in der Mitte weißlich, in der Spitze gelb, 9—10 \times 5—6 mm. Epichil breit-dreieckig oder -herzförmig, stumpf, weißlich, 4 mm lang, 6 mm breit, mit zwei großen violetten runzligen Höckern versehen und sein Rand an der Spitze etwas gekrümmt. Hypochil tief schalenförmig, Nektar enthaltend, das Innere tiefbraun oder purpurschwarz gefärbt. Ein Rostellum ist vorhanden und wirksam. — In Cypern sah ich einige Blüten, woraus die Pollinien zweifellos von Insekten entfernt waren. Später verdorrt das Rostellum und möglicherweise sind die Blüten zum größten Teil selbstbefruchtend. Samen spindelförmig, durchschnittlich 1,17 \times 0,27 mm.

Türkei. Provinz Izmir: Bounarbachi, BALANSA (G). Provinz Kastamonu: Kastamonu DAVIS (E). Provinz Çoruh: Artvin, DAVIS u. HEDGE (E). Provinz Burdar: Dirmil, RENZ. Provinz Antalya: Manavgat, DUDLEY (E).

Libanon. Raïfoun, HAFSTROM.

Zypern. Troödos, KENNEDY (K)!

Dieses Taxon wurde in BOISSIERs Diagnoses (l. c.) mit folgenden Worten beschrieben: „Obs. 2. *E. condensata* Boiss. in Balansa pl. exs. e Smyrna videtur forma insignis *E. lati-*

foliae foliis caulinis abbreviatis internodio saepe brevioribus spicis densifloris, bracteis flores aequantibus“, d. h.: „*E. condensata* . . . scheint eine eindrucksvolle Form von *E. latifolia* zu sein, mit kurzen Blättern oftmals kürzer als die Internodien, mit einer dichtblütigen Ähre, und damit die Tragblätter der Blüten erreichend.“ Als Beschreibung einer neuen Art gilt dies nicht. Im Art. 34 des Internationalen Code der botanischen Nomenklatur heißt es: „Ein Name ist nicht gültig veröffentlicht, wenn er von dem Autor in der Originalveröffentlichung nicht angenommen wird“; und BOISSIERs Worte sprechen davon nicht als Art, sondern nur als einer scheinbaren Form einer anderen Art. Der Name *E. condensata* wurde wenig benutzt, bis RECHINGER kürzlich die Sippe als gute Art anerkannt hat. Auch seine Veröffentlichung des Namens in einer Liste (150, S. 98) macht nicht das Epitheton gültig, weil keine Originalveröffentlichung bezeichnet wird. Deswegen beschreibe ich hier das Taxon als Art neu, um BOISSIERs schon bestehenden Namen gültig zu machen.

Im BOISSIERschen Herbar in Genf ist kein Bogen als *E. condensata* bezeichnet. Es gibt jedoch ein Exemplar von Balansa (Nr. 779) aus Bounarbachi nahe Smyrna, das die oben beschriebene Sippe darstellt, und welches „*E. microphylla* EHRH. var. *congesta*“ mit BOISSIERs Handschrift benannt ist. BOISSIER beschrieb zwar in seiner *Flora orientalis* (l. c.) eine *E. microphylla* β ? *congesta* wie folgt: „Folia valde nervosa breviter oblongo-lanceolata internodiis aequilonga stricta, inferioris lamina vaginis subinflatis vix longior. Spicae densiflorae. Hab. ad Bounarbachi prope Smyrnam (Ball!). Rachis spicae valde furfuracea, bractee omnes breviter lanceolatae. Forma insignis ex specimenibus binis radice destitutis tantum mihi noti, ulterius observanda.“ Das ist, ohne Zweifel, dasselbe wie *E. condensata*, und es ist sogar möglich, daß „*condensata*“ ein Schreibfehler für „*congesta*“ war. Ohne Bedenken betrachte ich diesen Bogen als Typus von *E. condensata*. Dieses Taxon ist eine recht ausgeprägte und leicht erkennbare Art. Von den europäischen Arten ähnelt sie am meisten *E. purpurata*. Sie unterscheidet sich von dieser durch die Farbe der kleineren Blüten und besonders durch die mattgelbgrünen Laubblätter und durch die dichte braungelbliche Behaarung.

E. troodii LINDB. f., Soc. Sci. Fenn. Årsbok, 20 B, Nr. 7, 4, 1942. Habitus schlank, bis zu 45 cm hoch, *E. confusa* ähnelnd. Laub kräftig violett purpurn überflossen, wie bei *E. purpurata*. Wurzelstock ungefähr aufrecht, mitunter verzweigt, mit reichlichen und dicken Wurzeln. Stengel vereinzelt oder einige zusammen, oben kahl bis dünnhaarig. Laubblätter lanzettlich zugespitzt, das größte 5,0—7,0 cm lang, 2,0—2,7 cm breit. Ähre locker, blütenarm (bis zu 30 Blüten). Tragblätter bis zu 5,0 \times 2,0 cm. Blüten nickend oder hängend. Sepalen 12 \times 5—6 mm, grün. Seitliche Petalen 12 \times 7 mm, weißlich-grün, an den Rändern purpurn überlaufen. Epichil dreieckig, um 6 \times 6 mm, rot purpurn mit grüner Mitte, mit zwei kleineren Höckern; Hypochil innen olivgrün, purpurrändig; Säule derjenigen von *E. helleborine* ähnlich. Rostellum bei frisch geöffneten Blüten vorhanden. Ich fand es wirksam insofern, als man die Pollinien mit einer Bleistiftspitze leicht herausziehen konnte. Jedoch sah ich keine von Insekten entfernten Pollinien, allerdings gab es an ihrem Wuchs-ort sehr wenige Wespen oder Bienen. Zweifellos ist die Pflanze fakultativ autogam und möglicherweise überhaupt selbstbefruchtend. Kapseln elliptisch, postfloral sich verlängernd, bis um 16 mm lang. Samen etwa 1,2 \times 0,7 mm.

Zypern: Troödosgebirge, LINDBERG (LD), KENNEDY (K) usw.! In *Pinus nigra*- und *P. halepensis*-Wäldern, von etwa 1200—2000 m. Endemisch?

E. persica (SOÓ) NANNFELDT (p. p.), Bot. Not., 21, 1946; *Helleborine persica* SOÓ, Feddes Rep., 24, 37, 1927. Habitus schlank, bis 42 cm hoch. Laub durchaus grün. Blätter eiförmig-lanzettlich, zugespitzt, die größten um 5,5—6,7 cm lang, (2,0—)2,7—3,8 cm breit. Ährenspindel kahl bis dünnhaarig. Ähre meistens dichtblütig aber blütenarm (bis zu 25 Blüten?). Tragblätter sehr groß, das unterste bis 5,5 \times 2,0 cm. Blüten abstehend, grünlich,

purpurn gezeichnet; Sepalen $9 \times 4-5$ mm; seitliche Petalen $7,5 \times 3$ mm; Epichil $3,5$ bis $4 \times 4,5$ mm, mit ausgeprägten Höckern. Nach HAUSSKNECHT und auch nach RENZ ist ein Rostellum deutlich vorhanden. Kapsel elliptisch, postfloral sich verlängernd. Samen durchschnittlich $1,19 \times 0,28$ mm. Kiefern- und Pappelwälder usw. in den Bergen von Kleinasien bis Afghanistan.

Türkei. Provinz Balikesir: Kareikos (am Kaz Dagh), SINTENIS (UPS). Provinz Denizli: Boz Dagh, DAVIS (K). Provinz Kastamonu: Azdavay, COODE u. YALTIRIK (E); Ilghaz Dagh, DAVIS, COODE u. YALTIRIK (E). Provinz Hatay: Kushli Dagh, HARIDJIAN. Provinz Erzurum: Inspir, BARCLAY (K). Provinz Giresun: Balabandaglari, DAVIS, DODDS u. CETIK (K). „Pontus, Sumila“, SINTENIS (LD).

Persien. Provinz Mazanderan: Kharait: KOELZ (E.). Provinz Tehran: Umgebung von Teheran, KOTSCHY (W, UPS) usw.; Demavend, GAMBA u. ESFANDIARI. Provinz Hamadan: Dareh Norabagh, SABETI. „Sultanabad“ (welches?), STRAUSS.

Afghanistan. Provinz Kabul: Begtut, HAY (K).

Die letzten zwei Arten liegen dicht beieinander und ebenso bei *E. confusa* YOUNG. NANNFELDT (loc. cit.) vereinigte zwar die drei Sippen samt *E. vectensis* BROOKE & ROSE (= *E. phyllanthos* G. E. SM. p. p.) zu einer Art, aber diese ist viel zu uneinheitlich, auch geographisch unzusammenhängend. In meiner früher veröffentlichten Vergleichstabelle (89) sind die abgrenzenden Anhaltspunkte leider fehlerhaft wegen Verwirrung zwischen *E. troodi* und *E. condensata*. Die Zeichnungen dazu sind jedoch richtig.

E. troodi ist in Zypern wenig variabel, und sie scheint eine ausgeprägte und homogene Art darzustellen. Anscheinend kommt sie auf dem Festland nicht vor und ist somit in Zypern ein *E. persica* vikariierender Endemit. *E. persica* ist mir nur von Exsiccata bekannt. Das vorhandene Material bietet einen abweichenden Formenkreis, und es bedarf weiterer Klärung, ob nur eine variable Art zur Diskussion steht, oder ob sie in mehr als nur eine Art zu gliedern ist. Auch sind gewisse Exemplare schwierig zu unterscheiden, einerseits von *E. troodi*, andererseits von *E. belleborine*. Es ist kaum möglich, diese kritischen Orchideen im getrockneten Zustand eingehend zu studieren.

Ferner müssen künftige Beobachtungen klären, wie weit diese drei Arten in der Natur entomogon sind. Man kann sich leicht denken, daß z. B. *E. troodi* einem früheren Stadium von entartender Evolution entspricht als die obligat selbstbestäubende *E. confusa*. Auf der anderen Seite sind diese asiatischen Sippen mit der *leptochila*-Gruppe anscheinend nicht verwandt. Die Entwicklung von Autogamie in der letzteren dürfte Parallelevolution sein. *E. persica* bewohnt ein Gebiet, das bis 100 km an die Grenzen Europas heranreicht, und sowohl diese Art als auch *E. condensata* könnten z. B. in Thrazien und auf den Ägäischen Inseln noch gefunden werden.

Ich möchte Herrn Dr. W. T. STEARN für seine Ratschläge über die Nomenklatur, sowie Herrn Prof. Dr. H. SUNDERMANN für seine Hilfe bei der Formulierung des deutschen Textes herzlich danken.

Dr. Donald P. Young, 3 Essenden Rd., S. Croydon, CR2 0BW, England

Beitrag zur Karpologie von *Epipactis*-Arten

Während 3 bis 4 Wochen im Jahr erfreuen uns die einzelnen Orchideen mit ihrer Blüte. Während dieser Zeit ist die Erkennung und Klassifizierung der einzelnen sogenannten guten Arten verhältnismäßig leicht. Es ist denn auch verständlich, daß alle Bestimmungsschlüssel bei den Orchideen die blühende Pflanze zur Grundlage haben, also im Werden und Vergehen der Pflanzen nur während etwa 4 bis 8 Wochen anwendbar sind.

Während der Blütezeit erfolgt in der Regel die Belegung der Narben mit Pollen, der Befruchtungsvorgang wird eingeleitet. Damit tritt die Pflanze in jene Zeitspanne ein, in welcher sie ihr Ziel erreicht zur Erhaltung der Art: sie bildet keimfähigen Samen aus. Aus diesem Samen sollen wieder gleiche, fortpflanzungsfähige Nachkommen entstehen.

Die Zeitspanne von der letzten, eben welk gewordenen Blüte einer Orchideenpflanze bis zur letzten Fruchtkapsel-Entleerung ist in jedem Falle unvergleichlich viel länger als die Blütezeit. Das auffallendste und wohl bekannteste Beispiel sind die Fruchtstände der *Neottia nidus-avis* (L.) RICH., die sehr oft den Winter überdauern und im Frühjahr noch dort stehen, wo die jungen Sprosse treiben. Die Kapseln sind zu dieser Zeit keinesfalls so stark von den Samen entleert, daß nicht doch noch genügend Samen für die mikroskopische Untersuchung geerntet werden können. Seltener trifft man bei blühenden Orchideen die Fruchtstände des Vorjahres. Weil die Zeit der Samenbildung viel länger ist als die Blütezeit, kommt früher oder später bei jedem Orchideenfreund der Wunsch, seine Pflanzen auch im fruchtenden und samentragenden Zustande zu erkennen und auch ohne die in der Nähe stehenden blühenden Pflanzen sicher und einwandfrei zu bestimmen. Man nennt den Zweig der Botanik, der sich mit der Kenntnis und Verwertung der Früchte und Samen befaßt: Karpologie. An diesem Teilgebiet interessiert ist der Botaniker, der beispielsweise im Spätsommer gezwungen ist, sogenannte Areal-Aufnahmen zu machen. Stößt er in einem unbekanntem Gebiet auf verdorrte Orchideen-Fruchtstände, wird er sehr oft über die Art im Zweifel sein, wenn er nicht über spezielle Kenntnisse darüber verfügt. Ein ganz besonderes Interesse muß aber jener Orchideen-Liebhaber daran haben, der sich ernsthaft mit der Erhaltung und Vermehrung befaßt. Je besser und genauer dieser die Früchte und Samen kennt, um so leichter wird er mithelfen können, die Samenkeimung und die Züchtung unserer einheimischen Orchideen noch mehr abzuklären. Mögen diese Betrachtungen und mein Streben dazu beitragen, uns einen kleinen Schritt weiterzubringen, oder wenigstens einen Beitrag zu leisten an dem Versuch, eine befriedigende Züchtungsmethode zu finden. Ich darf darauf hinweisen, daß erst dann der zwingende Beweis für einen Bastard vorliegt, wenn es gelingt, diesen a) auf einfachem Wege, b) in genügender Anzahl, c) generativ nachzuzüchten. Vorbedingung dafür ist, daß Methoden ausgearbeitet sind, welche die einwandfreie Kultur fortpflanzungsfähiger Eltern in beliebiger Anzahl erlauben.

Die Fruchtstände unserer *Epipactis*-Arten gestatten dem Spezialisten in der Regel eine sofortige einwandfreie Klassifizierung. Alle Arten haben gestielte und hängende Fruchtkapseln. Bei *Epipactis microphylla* und *E. atrorubens* sind diese mehrheitlich einseitigwendig. Das Aufreißen der hängenden Kapseln erfolgt bei der Fruchtreife nicht vom Blütenansatz, sondern von der Stengelseite her. Diesem Merkmal wird oft viel zu wenig Beachtung geschenkt, speziell im Zusammenhang mit dem Beginn der Samen-Infizierung am Fruchtstand.

Wie bei anderen Orchideen-Arten mit gestielten Blüten, z. B. bei *Neottia nidus-avis*, sind die Fruchtsiele aller *Epipactis*-Arten resupiniert, und diese machen bekanntlich die Drehung bei der Fruchtreifung nicht mehr zurück. Diese bleibt über die ganze Zeit der Samenentleerung erhalten und ist leicht feststellbar. Die Behaarung der Fruchtknoten und der Kapseln ist ebenfalls ein gutes Kriterium. An den Fruchtsänden sind durch dieses Merkmal gut gegeneinander abgegrenzt: *E. atrorubens* und *microphylla* gegen *E. palustris*, *helleborine* und *purpurata*. Schauen wir uns die Fruchtsände einmal etwas näher an.

Epipactis microphylla (EHRH.) SW. (Fig. 71)

Fruchtstand: einseitswendig, armfrüchtig (4—10), Früchte fast waagrecht abstehend, Stiele und Kapseln dicht kurzbehaart. Stiele bis halb so lang wie die Kapseln.

Frucht: eiförmig, Blütenreste halb so lang wie Kapsel. Samenleiste etwa 4 mal so breit wie die wenig hervortretende Rippe.

Epipactis palustris (L.) CR. (Fig. 72)

Fruchtstand: fast einseitswendig mit 8 bis 15 großen, beinahe senkrecht herabhängenden, gestielten Kapseln, Stiel in der Regel kürzer als die halbe Kapsellänge, sehr kurz behaart.

Frucht: walzlich, Blütenreste $\frac{1}{4}$ so lang wie die Kapsel. Samenleiste ca. 5 mal breiter als die kielartig hervortretende Rippe.

Epipactis atrorubens (HOFFM.) SCHULT. (Fig. 73)

Fruchtstand: einseitswendig mit meist mehr als 10 fast kugeligen, leicht hängenden Kapseln. Stiel ca. halbe Kapsellänge, dicht, sehr kurzhaarig.

Fig. 71

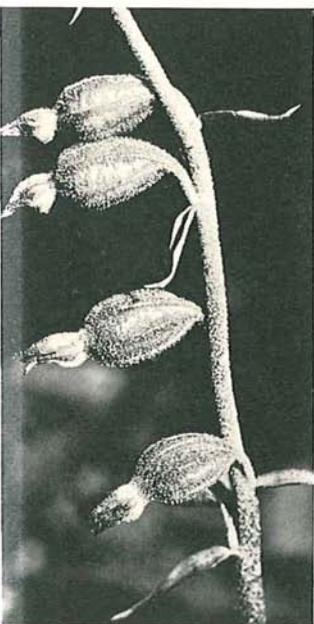


Fig. 72



Fig. 73



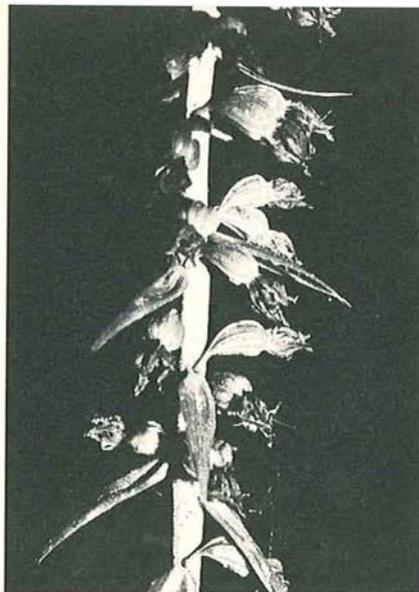


Fig. 74



Fig. 75

Fig. 71—75: Ausschnitte von Fruchtständen heimischer *Epipactis*-Arten. Fig. 71: *E. microphylla*; Fig. 72: *E. palustris*; Fig. 73: *E. atrorubens*; Fig. 74: *E. purpurata* (Foto: Künkele); Fig. 75: *E. helleborine* (Foto: Künkele).

Frucht: kugelförmig, Blütenreste $\frac{1}{3}$ so lang wie die Kapsel. Samenleiste etwa 3 mal so breit wie die breite, scharf abgesetzte Rippe.

Epipactis helleborine (L.) CR. s. str. (Fig. 74)

Fruchtstand: nicht einseitwendig, vielfrüchtig, die fast dreieckigen Kapseln an kurzem Stiel leicht hängend, sehr kurz behaart.

Frucht: dreieckförmig, Blütenreste groß, etwa halb so lang wie die Kapsel. Samenleiste bis 8 mal so breit wie die schmale, hervortretende Rippe.

Epipactis purpurata SM. (Fig. 75)

Fruchtstand: nicht einseitwendig, sehr reichfrüchtig. Die kurzen und dicken Kapseln zuerst waagrecht abstehend, dann hängend, fast kahl, Stiel ca. $\frac{1}{3}$ der Kapsellänge.

Frucht: Vom Stengel her kugelig abgerundet, Blütenreste ca. halbe Kapsellänge. Samenleiste breit, Rippe schmal, oft gerillt, leicht hervortretend.

Daß sich gelegentlich auch in der Literatur Irrtümer einschleichen können, die auf nicht sehr gute karpologische Kenntnisse der Autoren schließen lassen, sei nur am Rande erwähnt. So hat z. B. das bekannte Florenwerk von HEGI „Flora von Mitteleuropa“ im Band II (119) ein falsches Bild des Fruchtstandes von *Epipactis „latifolia“* abgedruckt, das meines Wissens nie berichtigt worden ist.

Die Fruchtstände der *Epipactis*-Arten zeigen alle einen guten Fruchtansatz. In der Regel sind mehr als 90 % aller Blüten befruchtet, so daß eine Selbstbestäubung nicht ausgeschlossen werden kann. Zum Unterschied findet man etwa nicht selten Fruchtstände von *Orchis purpurea*, wo in der Regel weniger als 5 % aller Blüten befruchtet sind und aus diesem Grunde eine Selbstbestäubung ausgeschlossen werden muß. Die Fruchtstände sagen also bezüglich der Bestäubungsart etwas aus.

Bald nach der Bestäubung treiben die Pollen ihre Schläuche zu den Samenanlagen, ver-

einigen sich mit den Eizellen und bilden die Samen aus. Die Samenanlagen aller Orchideen sind wandständig und die Früchte haben keine Trennwände. Botanisch gesehen gehören die Orchidaceen zu den Mikrospermen. Es sind das jene Pflanzen, die mikroskopisch kleine Samen in sehr großer Anzahl erzeugen. Die Größe der Samen unter den Orchideen weist starke Schwankungen auf, wobei die *Epipactis*-Samen zu den größeren der europäischen Erdorchideen gehören.

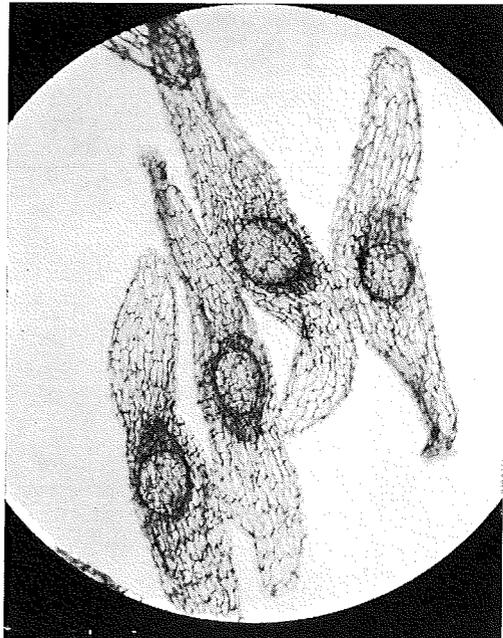
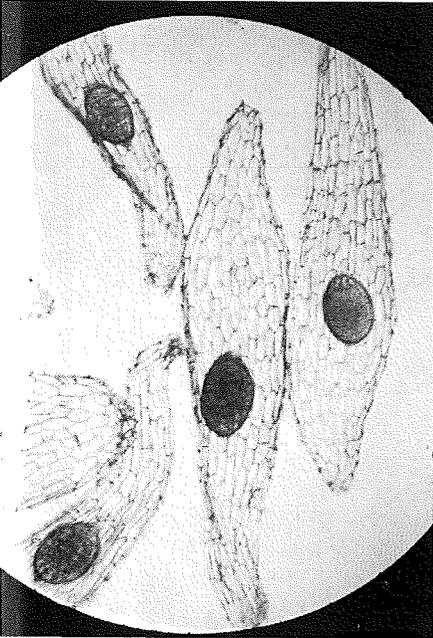
Nicht alle Orchideensamen haben die gleiche Farbe. Schon diese allein kann dort, wo starke Farbschwankungen vorhanden sind, wie etwa bei *Cypripedium calceolus* (schwarz) und *Epipactis*-Arten (braun) eine sofortige Differenzierung ermöglichen.

Über die Anzahl der Samen, die in den einzelnen Orchideen-Gattungen ausgebildet werden, findet man in der Literatur nur sehr spärliche Angaben. Jedenfalls reichen sie von mehreren Tausend (z. B. *Orchis*, *Cephalanthera*) bis zu einigen Millionen (*Cycnoches*, *Cattleya*) pro Kapsel.

Die Anzahl der Samen pro Fruchtstand errechnet sich aus der Anzahl der befruchteten Kapseln. Die Auszählung mit bloßem Auge ist bei diesen kleinsten aller Samen (Mikrospermen) nicht mehr möglich. Man muß mit Lupe, Nadel und Lanzette arbeiten.

Auswäge-Methode. Wir befördern von einer Glasplatte, auf welche der Inhalt einer reifen Fruchtkapsel geleert worden ist, in ein tariertes Wägegläschen etwa 300 Samen. Diese werden genau gewogen (auf die vierte Stelle mit der Analysenwaage). Der Hygroskopizität begegnet man durch halbtägige Einbringung in einen Exsikkator. Nachdem auch das Gewicht aller Samen aus der einen Kapsel ermittelt worden ist, kann durch einfache Rechnung die Anzahl Samen pro Kapsel festgestellt werden.

Fig. 76 u. 77: Samen von *Epipactis*-Arten im mikroskopischen Bild. Fig. 76: *E. palustris*, Fig. 77: *E. microphylla* (je 240 ×).



Diese Methode erfaßt also das Gewicht des Inhaltes einer Kapsel, bezogen auf das Gewicht von 300 Samen. Sie vermag nichts auszusagen über die blinden, über die keimfähigen und über mißgestaltete Samen und ihr Verhältnis zueinander. Den Forscher, der ergründen will, warum von einer Vielzahl Samen, z. B. von einem Fruchtstand von *Epipactis palustris*, bestenfalls nur 15 bis 20 Pflanzen aufgehen, interessiert es zu wissen, wieviel von den ausgesäten Samen waren überhaupt keimfähig? Das Wissen um die Relation kann dort, wo dieses Verhältnis ungünstig ist, einen scheinbaren Mißerfolg in einen 100 %igen Erfolg verwandeln. Meines Wissens ist in der Literatur nur von dieser Methode die Rede. Ich habe diese sehr früh verlassen.

Auf der Suche nach besseren und einfachen Zählmethoden zeigte es sich, daß jene zur Zählung der Leucocyten und der Erythrocyten mit einem Durchmesser unter 30μ nicht gangbar ist. Es mußten neue Methoden erarbeitet werden.

Sektor-Methode

Diese eignet sich für sehr kleine Samen und für eine kleine Anzahl pro Kapsel, im Speziellen für *Nigritella*, *Liparis*, *Chamorchis*, *Listera cordata* u. a. — Durchführung: Auf eine Glasplatte, die kurz zuvor mit einem weichen Pinsel mit Kleister (Pelikanol) gleichmäßig bestrichen worden ist, werden durch ein Sieb mit 0,5 bis 1 Millimeter Maschenweite, die Samen einer Kapsel möglichst gleichmäßig aufgestreut. Die Gleichmäßigkeit kann durch Rotation der Glasplatte wesentlich erhöht werden, z. B. durch Auflegen auf eine rotierende Töpferscheibe.

Nach Antrocknen des Kleisters sind die Samen auf der Glasplatte fixiert. Unschwer kann nun durch den Mittelpunkt eine gleichmäßige Sektoren-Teilung ($1/2$, $1/4$, $1/8$, $1/16$, ev. $1/32$) vorgenommen werden. Die Auszählung eines Sektors, in der Regel $1/16$, und nachherige entsprechende Multiplikation ergibt die Samen-Anzahl pro Kapsel. Für die Auszählung werden die Samen mit Hilfe einer Lupe und mit der Mikroskopier-Nadel von der trockenen Kleisterplatte gelöst und weggeblasen.

Auswurf-Verfahren

Wenn die Anzahl Samen pro Kapsel nach Tausenden oder gar nach Zehntausenden zählt, so ist vor der Anwendung der Sektor-Methode eine weitere Verkleinerung der Samenanzahl vorzunehmen. Diese wird erreicht durch möglichst genaue Teilung der Samen einer Kapsel. — Durchführung: In einem Sieb von 0,5 mm Maschenweite wird eine Kapsel geöffnet und die Samenleisten freigelegt. Mit einem feinen, kurzhaarigen Pinsel werden die Samen von den Leisten gelöst, durch das Sieb geschlagen und auf einem weißen Kartenblatt gesammelt. Diese Samen werden auf weitere 10 Kartenblätter in gleichmäßige Häufchen aufgeteilt (ausgeworfen!). Mit einem von diesen 10 Kartenblättern wird gleich verfahren wie unter „Sektor-Methode“ beschrieben. Durch entsprechende Multiplikationen erhält man einen genügend genauen Annäherungswert der Anzahl Samen pro Orchideen-Kapsel.

Mit dem Auswurf-Verfahren ermittelt, ergab für alle *Epipactis*-Arten eine durchschnittliche Anzahl von 4500 Samen pro Kapsel. Davon waren 80 % keimfähig, 15 % blind und 5 % monströs.

Wenn mir der Versuch gelungen ist, einige Orchideenfreunde dafür zu interessieren, was nach der Blütezeit in unseren Pflanzen vor sich geht, wo der Anfang jeder generativ entstandenen Orchideenpflanze liegt, und wo demnach die Forschung nach einer zufriedenstellenden generativen Vermehrungsmethode einzusetzen hat, dann ist der Zweck meiner Ausführungen erreicht.

O. J. Wildhaber, CH 8046 Zürich, Obstaldenstrasse 135, Schweiz

***Epipactis* × *pupplingensis* nov. hybr.**

In der wegen ihres Orchideenreichtums bekannten Pupplinger Au (Landkreis Wolfratshausen) fand ich am 29. 7. 65 drei Exemplare einer rotblühenden *Epipactis*, die nach genauem Studium nur als Bastarde zwischen Weißer Sumpfwurzel [*Epipactis palustris* (MILL.) CR.] und Braunroter Sumpfwurzel [*Epipactis atrorubens* (HOFFM.) SCHULT.] anzusprechen waren.

Beide Arten kommen hier nebeneinander vor, *palustris* als die häufigere Art zu Tausenden. Die Elternformen wachsen nur wenige Meter neben den Bastarden. Ich kontrollierte die Pflanzen über mehrere Jahre und konnte nicht nur eine Größenzunahme feststellen (1965: 36 cm, 1969: 53 cm), sondern auch eine Zunahme der blühenden Sprosse (1965: 3 Ex., 1967: 4 Ex., davon eines mit gegabeltem Blütenstand, 1969: 5 Ex.).

Beschreibung

Die Pflanzen waren etwas unterschiedlich in der Größe und maßen 1965 ca. 40 cm. Der grünliche, an der Basis violette Stengel ist im oberen Teile bräunlich überlaufen. Die 5 bis 8 Blätter erinnern in ihrer länglich-eiförmigen bis länglich-lanzettlichen Form mehr an *palustris*, zumal sie auch aufrechter stehen als bei *atrорubens*. Der Blütenstand stellt eine verlängerte Traube dar mit 10 bis 25 Blüten.

Fig. 78 u. 79: *Epipactis* × *pupplingensis* (*E. palustris* × *E. atrorubens*), beide Aufnahmen am Standort, Pupplinger Au (vgl. hierzu auch die Blütenaufnahme Abb. 7).



Die interessanten Einzelblüten stimmen untereinander weitgehend überein. Sie zeigen in Farbe, Form und Größe von Sepalen, Petalen, Lippe und Fruchtknoten deutlich intermediären Charakter, in Einzelheiten oft eine \pm starke Neigung zu einer der Ausgangsformen.

Der Fruchtknoten ist durchschnittlich gedrungener als bei *palustris*-Blüten vergleichbaren Alters, meist setzt er sich deutlich vom Stiel ab. Er zeigt in der Regel bräunliche Grundfarbe mit dunkelvioletten Nähten und ist kurzflaumig behaart. Die Sepalen sind lanzettlich zugespitzt, die beiden seitlichen, die in ihrer Form an *palustris* erinnern, schließen einen Winkel von etwa 100° ein. Außen sind sie hellbräunlich, gegen die Spitzen ins Violettrote ziehend gefärbt, innen überwiegend violettrot, nach den Spitzen zu heller werdend. Deutlich heben sich dunklere Adern ab. Die hell purpurroten Petalen sind nur wenig kleiner als die Sepalen, intermediär in Form, Farbe und Größe mit deutlicher Zuspitzung.

Die Lippe ist kürzer als die Sepalen. Das hintere Glied (Hypochil) ist innen auf hellem Grunde rötlich geadert, was stark an *palustris* erinnert. Der den Nektar abscheidende gelbe Mittelstreif, den *palustris* zeigt, ist hier breiter. Die spitzwinklige vordere Verengung, die für *atrorubens* so typisch ist, ist hier nur angedeutet.

Das vordere Lippenglied (Epichil), das dem hinteren breit aufsitzt, ist verhältnismäßig kurz, vorne breit gerundet und hat manchmal ein kleines Spitzchen. Seine Farbe ist ein helles Rosarot. Es trägt zwei kraus gefaltete Höcker, ähnlich wie *atrorubens*, aber auch irgendwie an *palustris* erinnernd, mit zwei gelben, oft ineinander übergehenden Flecken. Das kurze Säulchen und die Pollinien sind gelb.

Die hier aufgeführten Merkmale sprechen eindeutig für einen Bastard zwischen den genannten Ausgangsformen. Auch die Maße von Blütenteilen zeigen, verglichen mit denen von in der Nähe wachsenden *palustris*- und *atrorubens*-Exemplaren, deutlich den intermediären Charakter.

Blütenmaße in mm
(hinter der Klammer: Längen-Breiten-Relation)

		<i>palustris</i>	Bastard	<i>atrorubens</i>
Lippe	Länge	14,5	10	6
	Breite	6,5	8,5	5
		} 0,4	} 0,8	} 0,8
Petalum	Länge	13	10,5	7
	Breite	4,5	5	5
		} 0,3	} 0,5	} 0,7
Sepalum (paarig)	Länge	14	11,5	8
	Breite	4,5	5	5
		} 0,3	} 0,4	} 0,6
Sepalum (unpaarig)	Länge	14	11	7
	Breite	5	4,5	5
		} 0,3	} 0,4	} 0,7
Fruchtknoten		19	17	9,5

Wie Studien in der Literatur ergaben, ist der Bastard *Epipactis palustris* \times *atrorubens* noch nicht beschrieben worden. Eine Bastardbildung dürfte auch nur selten und ausnahmsweise vorkommen. Zwar besitzen beide Ausgangsformen die gleiche Chromosomenzahl ($2n = 40$), aber sie kommen doch fast immer in verschiedenen Biotopen vor und unterscheiden sich auch hinsichtlich ihrer Blütezeiten. Wie mir Herr Dr. WIEFELSPÜTZ mitteilte, ergab bei ihm schon vor Jahren künstliche Befruchtung mit kühl gehaltenen *atrorubens*-Pollen zwar wohl ausgebildete Samen, aber bis jetzt hat sich noch keine Pflanze gezeigt.

Als Namen habe ich *Epipactis* × *pupplingensis* (nach dem Standort) gewählt. Die lateinische Diagnose (erstmal erschienen im 43. Bericht der Naturforsch.Ges. Bamberg 1969, 19) sei hier wiedergegeben:

Epipactis × *pupplingensis* BELL hybr. nov. inter *Epipactis palustris* (MILL.) CR. et *Epipactis atrorubens* (HOFFM.) SCHULT.

Caule 50*) cm alto, stricto, in superiore parte ianthino, foliis obovatis-lanceolatis, inflorescentia prolongata et laxiflora. Sepala lanceolata, ab exteriore parte badio-rubra, ab interiore parte violaceo-rubra. Sepala lateralia angulum ca. 100° includunt. Petala paulo minora quam sepala, ovato-acuta, purpureo-rubra. Labellum brevius quam sepala. Pars frontalis labelli (Epichilum) similis *Epipactis atrorubens*, purpureo-rubra, infra rotunda, exornata duobus tuberibus crispis et duabus maculis flavis. Pars posterior labelli (Hypochilum) intus alba, rubre striata.

Holotypus in herbario Inst. Bot. System. Heidelbergensis (HEID) conservatur.

Klaus P. Bell, 86 Bamberg, Ob. Stefansberg 40 b

*) Anm.: In der Originalbeschreibung steht 36 cm. Diese Höhe erreichte das erstentdeckte Exemplar, während der Holotypus 50 cm hoch wuchs.

Über eine Blütenanomalie bei *Epipactis helleborine*

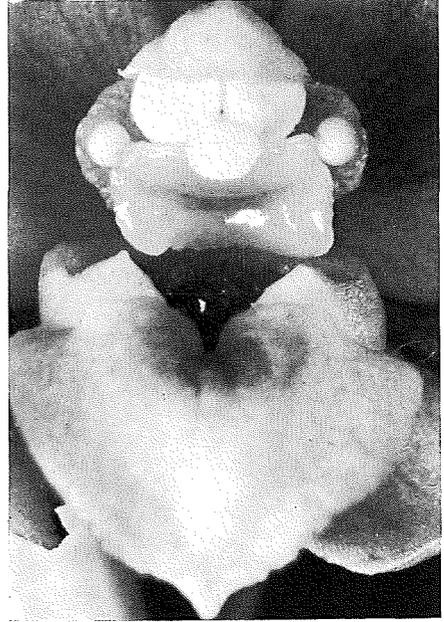
Im Rahmen dieses Heftes mag es von Interesse sein, über eine nur selten beobachtete Blütenanomalie zu berichten.

Im Juli 1966 entdeckte ich auf dem Schälk bei Letmathe (Westfalen) unter zahlreichen Pflanzen *Epipactis helleborine* zwei Exemplare, bei denen in den fünf untersten Blüten zentrale Abweichungen vorhanden waren: auf den lateral der Säule vorhandenen flügelartig nach vorn gebogenen Auriculae hatten sich ein- oder beidseitig rudimentäre und auch voll entwickelte Pollinien ausgebildet. In den darauffolgenden Jahren waren die Anomalien bei den beiden Pflanzen stets wieder vorhanden, aber jeweils in unterschiedlicher Anzahl, sie gingen aber nie über die Mitte der Blütenöhre nach oben hinaus. Die übrigen Blüten Teile waren immer normal entwickelt. Bei diesen „zusätzlich“ vorhandenen Pollinien dürfte es sich um einen Atavismus der paarigen Staminodien des inneren Staubblattkreises handeln.

Zum besseren Verständnis der morphologischen Verhältnisse soll hier kurz wiederholt werden, was die Orchideenblüte charakterisiert.

Bei den *Diandrae* sind die beiden vor den Petalen stehenden Staubblätter des inneren 4. Kreises fertil ausgebildet. Das vor der Lippe stehende Staubblatt dieses Kreises und die beiden vor den seitlichen Sepalen stehenden Staubblätter des äußeren 3. (Staubblatt-) Kreises sind abortiert. Obwohl nicht unbestritten, wird zumeist das dem mittleren Sepalum gegenüberstehende Staubblatt des äußeren Kreises als Staminodium angesehen.

Fig. 80 u. 81: Blütenanomalie bei *Epipactis helleborine* (Näheres vgl. Text).



Die *Monandrae* sind demgegenüber anders organisiert. Bei ihnen ist das vor dem mittleren Sepalum stehende unpaare Staubblatt des äußeren Kreises allein fertil. Über den Verbleib der beiden anderen paarigen Staubblätter gehen die Meinungen auseinander. DARWIN nahm an, daß sie, bei gleichzeitigem Verlust des unpaaren Staubblattes des inneren Kreises, zusammen mit dem unpaaren Petalum in der Lippe aufgegangen sind. Demgegenüber weist NELSON (144, 145) nach, daß die paarigen Staubblätter des äußeren Kreises bei Verlust des unpaaren Petalums mit dem unpaaren Staubblatt des inneren Kreises bei der Lippe beteiligt sind. Das Vorkommen von Pollinien im Labellum spielt bei seinen Begründungen eine entscheidende Rolle.

Leider setzen sich van der PIJL & DODSON in ihrem 1966 erschienenen Buch „Orchid Flowers, their Pollination and Evolution“ nicht mit NELSON auseinander und betrachten die Lippe noch mit EICHLER als das umgewandelte unpaare Petalum. Für die meisten Autoren ist es aber unzweifelhaft, daß die restlichen paarigen Staubblätter des inneren Kreises zu Staminodien umgewandelt sind. Wir finden sie, den Petalen gegenüberstehend, jeweils lateral der Säule rudimentär als Staminodien. Allerdings beschränkt SCHLECHTER sie lediglich auf die basitonen Orchideen. Von den acrotonen Orchideen, wozu ja *Epipactis* gehört, sagt er, daß deren Säule deutlich geflügelt, bzw. daß deren Klinandrien am hinteren Rand oft petaloid erweitert sind.

Durch den neuen Fund dürften Zweifel an der Natur der Auriculae auch bei den acrotonen Orchideen ausgeräumt sein, sie sind eben nicht nur Auswüchse des hinteren Säulenrückens, sondern ebenso wie bei den basitonen Orchideen die Reste der paarigen Staminodien des inneren Staubblattkreises und die „zusätzlichen“ Pollinien ihr entsprechender Atavismus.

In der großen Zahl der in der Literatur beschriebenen Anomalien liegen Mitteilungen über gleiche oder ähnliche Fälle nur spärlich vor:

- von BROWN (1831) bei *Platanthera bifolia*,
- von CARPEDER (1898) bei *Dactylorhiza majalis*,
- von MATTHEWS (1915) bei *Orchis purpurea* und
- von VERMEULEN (1966) bei *Dactylorhiza maculata*.

Ferner übernimmt GODFERY (1933) noch eine Zeichnung aus dem Journ. of Botany (Pl. 553) von einem rudimentären Pollinium neben den normal vorhandenen Pollinien bei *Epipactis leptochila*. Dasselbe konnte ich selbst ebenfalls einmal bei der gleichen Art entdecken. Der Fall der BROWNSchen *Platanthera* liegt aber insofern komplizierter als die beiden additiven Stamina jeweils median zur normalen Anthere auch wieder je ein Auriculum tragen. VERMEULEN (1966) erblickt in dieser Anomalie einen Beweis gegen die Homologie der Auriculae mit den Staminodien wenn er sagt, daß die Annahme einer staminodialen Natur der Auriculae diese bei Ersetzen durch normale Stamen verschwunden sein müßten, verneint also ihre Staubblattnatur. Demgegenüber erklärt NELSON (1967) solch ein Vorkommen durch die „Möglichkeit der gesamtmäßigen Repetition eines Organkomplexes durch einen anderen organophyletisch nicht gleichwertigen, d. h. in diesem Falle reproduzieren die reaktivierten Staminodien die Anthere einschließlich der Auriculae“.

Dr. W. Wiefelspütz, 586 Iserlohn, Hansaallee 26

Ungewöhnliche *Epipactis*-Formen auf der Halde eines alten Erzbergwerkes im Siegerland

Zwischen der Verbreitung von Pflanzen aus dem Formenkreis der *Epipactis helleborine* und dem Mineralgehalt alter Grubenhalden bestehen offenbar recht enge Zusammenhänge. Fast mit Sicherheit sind auf den Halden derjenigen Gruben, wo früher Bleiglanz, Zinkblende und Kupferkies gefördert wurden, solche Pflanzen anzutreffen. Die Verhältnisse auf den Halden der ehemaligen Erzgrube NEUE HOFFNUNG bei Wilgersdorf (Kreis Siegen) sollen hier als Beispiel dienen, weil diese auch auf den Halden anderer Gruben des östlichen und südlichen Siegerlandes weitgehend vorherrschen. Da ein größerer Teil dieses Haldenkomplexes vor einiger Zeit zum Naturschutzgebiet erklärt wurde, ist zu hoffen, daß die derzeitigen Verhältnisse dort noch recht lange erhalten bleiben. Die aufgeschütteten Halden besitzen ein Alter von etwa 55—60 Jahren. Die Höhe über dem Meeresspiegel liegt zwischen 455 und 463 m. Für die Grube NEUE HOFFNUNG gibt die Gangkarte des Siegerlandes von 1907 folgende Mineralien an: Eisenerze, Zinkerze, Kupfererze, Bleierze, Silbererze und Schwefel.

Die Oberfläche unberührter Halden besteht zumeist aus zerfallenem Tonschiefer, einem mehlig-kiesigen Gemenge von blaugrauer bis schwärzlicher Färbung, das mit verwitterungsbeständigeren quarzitischen Grauwacken, Sandsteinen und Erzbrocken stark durchsetzt ist. Von den Erzresten überwiegt die Zinkblende. Diese obere Verwitterungsschicht ist ausreichend wasserhaltend, sie reicht bis etwa 20—30 cm Tiefe. In dieser Schicht wurzeln größtenteils Birken, etliche Weiden und Espen, einzelne Eichen, Kiefern und Fichten. Der Baumbewuchs ist schütter, so daß die am Boden wachsenden Pflanzen genügend Sonnenlicht erhalten. Im ganzen ist der Boden gut luftdurchlässig, was ja für das Gedeihen der Rhizomorchideen von außerordentlichem Vorteil ist. Durch den hohen Schieferanteil des Abraummateriale bedingt, ist hier die Bodentemperatur während und nach Sonneneinstrahlung spürbar höher als an anderen Stellen der unmittelbaren Umgebung. Diese erhebliche Beeinflussung des Kleinklimas kann sich auf die Keimfreudigkeit bestimmter Pflanzen und deren Entwicklung ebenfalls vorteilhaft auswirken. Dieses Ödland, dessen Schotter ursprünglich für den Straßenbau abgefahren werden sollte, hat sich im Laufe einiger Jahrzehnte zu einem kleinen Orchideenparadies entwickelt, und der Bestand an Wildorchideen nimmt dort von Jahr zu Jahr noch immer beträchtlich zu.

Die in diesem verlassenem Gelände wachsenden *Epipactis helleborine* und auch *Daphne mezereum* sind fast immer mit *Pirola minor*, das auf den Halden stark verbreitet ist, vergesellschaftet, wobei sich *Pirola minor* bezüglich der Mykotrophie ähnlich wie die Orchideen verhält. Der Boden ist an allen Orchideenstandorten stark verpilzt. Aufgehobene Steine zeigen an ihrer Unterseite dichtes Pilzgeflecht, während ihre Oberseiten meist mit Flechten und Moosen bewachsen sind. Sehr häufig kann man den Kartoffelbovist in unmittelbarer Nähe von *Epipactis*-Pflanzen antreffen. An einer Stelle befinden sich *Epipactis*-Jungpflanzen in der Gesellschaft des Fichtenspargels (*Monotropa hypopitys*), der wie *Pirola minor* ebenfalls zu den Pirolaceen gehört. *Epipactis* wächst hier in voller Sonne, aber auch im lichten Gebüsch, dort gesellen sich noch *Daphne mezereum*, *Listera ovata*, *Dactylorhiza maculata* s. l. und in Einzelstücken *Platanthera chlovantha* hinzu. Es ist interessant, daß man *Epipactis* in den umliegenden Wäldern nur vereinzelt antrifft, nur im Haldenbereich sind diese Pflanzen häufig.

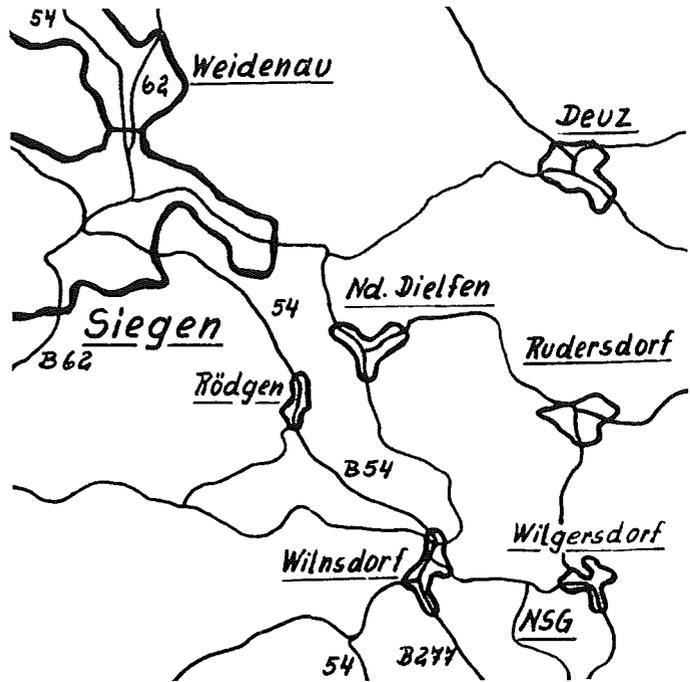
Schon bei oberflächlicher Beobachtung fällt sofort auf, daß gerade die *Epipactis helleborine*-Pflanzen dort sehr kräftig und gesund aussehen, nicht selten erreichen sie eine Wuchshöhe von über 100 cm. Die Durchschnittshöhe beträgt etwa 75—80 cm. Die Blütentrauben sind

einseitswendig, dicht- und vielblütig. Die Pflanzenstengel sind dick und rund, hellgrün behaart, sie tragen ziemlich große, länglich-ovale bis lanzettliche, stark genervte Laubblätter. Nicht selten kommen sowohl länglich-ovale und lanzettliche Laubblätter an derselben Pflanze vor. Die scheidigen Hüllblätter am Boden sind von mittel- bis dunkelbrauner Färbung. Die vielen Einzelblüten sind auffallend groß, ihre Sepalen immer grün gefärbt, die Petalen variieren vom gleichen Grün der Sepalen bis zu rötlicher Färbung. Das recht breite Labellum ist zumeist rötlich überlaufen, das Hypochil ist tief-halbkugelig und innen dunkelbraun, das Epichil zeigt deutliche, weiß bis rötliche Höcker. Das Rostellum ist gut ausgebildet. Als bestäubende Insekten wurden Wespen beobachtet. Zahlreiche große Waldameisen versuchen, mit dem Kopf nach unten hängend und sich mit ihren Füßen am Labellumrande festhaltend, köstlichen Nektar zu naschen. Da die Ameisen überall an den Blüten herumklettern, können diese auch hin und wieder eine Bestäubung verursachen. Eine solche Bestäubung habe ich indessen mit Sicherheit nur dreimal beobachtet. Schon in früheren Jahren fielen mir an den oben beschriebenen Pflanzen einzelne Mißbildungen auf, und im Sommer 1968 fand ich etliche Blüten mit mehrfach ausgebildetem Labellum. Eine Pflanze, die mehr als 30 Einzelblüten trug, brachte 6 Blüten mit überzähligen Lippen und Blütenblättern hervor. Ein aus demselben Rhizom aufsteigender zweiter Stengel, der ebenfalls reichblütig war, trug eine mißgebildete Blüte mit denselben Merkmalen. Die Monstrosität bestand darin, daß jeweils 2 Lippen und 6 Blütenblätter ausgebildet waren, allerdings war einer jeden Blüte nur ein Tragblatt zugeordnet. Anhand der Fig. 82 mag sich der Leser selbst von der seltsamen Form dieser Blüten überzeugen. Eine Bodenuntersuchung an diesem Standort ergab, daß die Wurzeln dieser Pflanze zerfallendes Zinkerz durchwuchsen. Überall dort, wo Zinkblendenreste vorhanden sind, häufen sich die Funde solcher und weniger auffallend formabweichender Blüten. Die vorhandenen Pilzfäden dringen tief in die zerfallenden Erzstücke ein. Es ist sicher, daß auch die mißgebildeten Blüten normal bestäubt werden und reichlich fruchten. Mikroskopische Untersuchungen zeigten, daß diese Blüten Samen hervorbringen, die Embryonen von der etwa anderthalbfachen Größe der normalen *Epipactis helleborine* enthalten. Auf silberhaltigem Bleiglanz fand ich ebenfalls Monstrositäten. Es fiel mir auf, daß sich solche Abnormitäten auf der Halde nur an Standorten in voller Sonne zeigten. Im Gegensatz dazu stehen

Fig. 82—84: Blütenanomalien bei *Epipactis helleborine* (Näheres vgl. Text).



Fig. 85:
Lage des Naturschutzgebietes bei
Wilgersdorf.



Beobachtungen an einer anderen Stelle des alten Grubengeländes, über die weiter unten noch gesprochen werden wird.

In der Nähe der alten Grubenhalden, gegenüber dem Schwesternerholungsheim, dem früheren Betriebsführerhaus der Grube NEUE HOFFNUNG, liegt eine weitere Parzelle des Naturschutzgebietes. Dieser Teil ist mit Niederwald (Hauberg) bestanden. Der floristisch interessanteste Teil wurde mit Maschendraht eingezäunt und dadurch unbefugtem Eingriff entzogen. Der Boden besteht hier etwa 30 cm dick aus Grubenabraum (Zink- und Bleierztrümmer), Koksschlacken, Glas- und Steingutscherben. Dieser Schlacken- bzw. Schotteruntergrund ist gut luftdurchlässig, Staunässe kann sich dort nicht bilden. Vorwiegend im Wurzelbereich einer buschigen Eiche wachsen hier im Halbschatten *Epipactis*-Pflanzen, die viele Merkmale der *Epipactis helleborine* aufweisen, aber auffallend rot gefärbt sind. Auch dort konnte ich an einer stattlichen Pflanze mit 34 Blüten zwei Abnormitäten feststellen. Eine dieser Blüten hatte ein dreifaches Labellum ausgebildet (Fig. 83, 84) und eine andere ein zweieinhalbfaches. Beide Blüten besaßen 3 Sepalen und 2 Petalen und beiderseits der eigentlichen Lippe je 1 zusätzliches Labellum. Bei der Blüte mit der zweieinhalbfachen Lippe war das eigentliche Labellum zur Hälfte in ein grünes Perigonblatt zurückgebildet, die andere Hälfte hatte ihre Lippenform und -farbe beibehalten. Die Trennungslinie verlief über den Mittelnerv. Auf etwa 75 m² wachsen dort ca. 100 blühfähige Pflanzen und zahlreiche Sämlinge. *Pirola minor*, das kleine Wintergrün, fehlt hier, dafür sind diese Pflanzen mit *Fragaria vesca*, der Walderdbeere, vergesellschaftet.

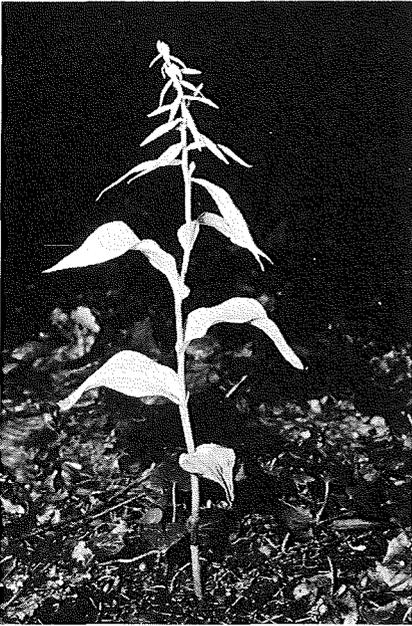


Fig. 86: Chlorotische Form von *Epipactis helleborine*
(bei Zürich). (Foto: Wildhaber)

Die vorstehend genannten Pflanzen wachsen etwa 300 m von einem *Epipactis atrorubens*-Standort entfernt, von dort weht der Wind oft herüber. Da sich in unmittelbarer Nähe von *Epipactis atrorubens*, ebenfalls auf der Halde, *Epipactis helleborine* befindet, ist es möglich, daß es sich bei den rotgefärbten *Epipactis*-Pflanzen um Bastarde *Epipactis helleborine* × *Epipactis atrorubens* handelt. Wegen der großen Variationsbreite von *Epipactis* und der erheblichen Schwierigkeiten, *Epipactis*-Bastarde einwandfrei zu bestimmen, auch wegen des vermuteten Zusammenhanges zwischen dem Mineralgehalt des Bodens und der Form der Pflanzen und Blüten wage ich jedoch nicht, die beschriebenen Pflanzen als Bastarde zu bezeichnen.

Die mit diesen Pflanzen verknüpften Fragen lassen sich erst nach jahrelanger, systematischer Beobachtung der Standorte beantworten. Für mich war es zunächst mehr die Arbeit des Chronisten, einige Wunder der Natur in Wort und Bild festzuhalten, um dadurch vielleicht ein Steinchen ins großartige *Epipactis*-Mosaik einzufügen.

Gerhard Rimmel, 61 Darmstadt-Eberstadt, Im Hirtengrund 23

Bestimmungsschlüssel der europäischen *Epipactis*-Arten

Vorbemerkung: Beim Bestimmen von *Epipactis*-Exemplaren nach einem Schlüssel ist es wichtig (wie bei anderen kritischen Gruppen), nur starke, ausgewachsene Pflanzen zu verwenden. Kleine, schwache Pflanzen sind schwierig zu identifizieren, da deren vegetative Merkmale täuschend ununterscheidbar werden. Dagegen sind die Kriterien der Säule, der Lippe, sowie der Behaarung ziemlich beständig und zuverlässig.

1. Wurzelstock lang-kriechend; Hypochil beiderseits geöhrt, weiß, rot geadert, durch einen tiefen Einschnitt vom beweglichen Epichil getrennt. **E. palustris** (L.) CR.
- Wurzelstock kurz, senkrecht oder \pm waagrecht; Hypochil \pm schalenförmig, nicht geöhrt; Epichil dem Hypochil breit aufsitzend 2
2. Ährenspindel (= Rhachis) deutlich behaart; Blüten \pm aufrecht 3
- Ährenspindel (beinahe) kahl; Blüten \pm hängend, besonders zur Fruchtzeit . . . 9
3. Laubblätter sehr klein, 1—2,5 cm lang, viel kürzer als die Internodien.
E. microphylla (EHRH.) SW.
- Laubblätter über 4 cm lang, länger als oder beinahe so lang wie die Internodien. 4
4. Entomogam (= insektenbestäubend): Rostellum vorhanden, wirksam; Ährenspindel stets behaart. 5
- Obligat autogam (selbstbestäubend): Rostellum fehlend oder (selten, wenn in frisch geöffneten Blüten vorliegend) unwirksam 7
5. Stengelglied unter dem Blütenstand viel länger als untere Internodien; Ährenspindel dicht gekrümmt-weißlich behaart; Blüten klar purpurrot, selten grünlich; Epichil mit großen runzligen Höckern; Ovarien deutlich behaart.
E. atrorubens (HOFFM.) SCHULT.
- Stengelglied unter dem Blütenstand ungefähr so lang wie andere Internodien; Behaarung der Ährenspindel weniger dicht, nicht deutlich weißlich; Blüten grün oder grünlich, rosa oder purpurn überlaufen; Epichil mit kleinen glatten Höckern; Ovarien beinahe kahl 6
6. Laubblätter purpurn- oder gräulich-grün; mittlere Stengelblätter lanzettlich, 4—6 (—9) cm lang; Perigon hellgrün, Hypochil innen purpurn-weißlich, undeutlich purpurn gefleckt **E. purpurata** SM.
- Laubblätter dunkelgrün; mittlere Stengelblätter eiförmig, 7—12(—17) cm lang; Perigon trüb-violett oder -rötlich, selten dunkelgrün; Hypochil innen dunkel gefärbt.
E. helleborine (L.) CR.
- 7 (4). Epichil länger als breit, \pm zugespitzt; Stengelblätter eiförmig.
E. leptochila (GODF.) GODF.
- Epichil nicht länger als breit, \pm stumpf; Stengelblätter lanzettlich. 8
8. Säule mit normalem Klinandrium, worin die Pollinien liegen.
E. dunensis (T. & T. A. STEPH.) GODF.
- Klinandrium sehr kurz oder völlig fehlend; Pollinien über die Narbe hervorstehend.
E. muelleri GODF.

- 9 (2). Stengelblätter eiförmig bis lanzettlich, häufig ausgeprägt zugespitzt; Perigon ausdauernd bis zur Samenreife; Lippe bisweilen unvollkommen; Rostellum immer fehlend; Fruchtkapsel umgekehrt-konisch. **E. phyllanthes** G. E. SMITH
- Stengelblätter lanzettlich, kaum deutlich zugespitzt; Perigon nach dem Blühen welkend; rudimentäres Rostellum bisweilen in frisch geöffneten Blüten anwesend; Fruchtkapsel ei- bis birnenförmig. **E. confusa** D. P. YOUNG

Dr. Donald P. Young, 3 Essenden Rd., S. Croydon, CR2 0BW, England

Bibliographia Epipactidis

(zusammengestellt von Karlheinz Senghas)

Das vorliegende Heft enthält wiederum nur das nachstehende gemeinsame Literaturverzeichnis. Dessen sämtliche Titel sind fortlaufend nummeriert, und Literaturverweise innerhalb der einzelnen Artikel beziehen sich stets (im *Kursivdrucke*) auf diese Nummern. Aus bibliographischen Gründen ist das Verzeichnis auch dieses Mal wieder in zwei Abschnitte unterteilt. In der ersten Abteilung sind solche Publikationen aufgeführt, die sich ausschließlich oder doch vorwiegend mit der Gattung *Epipactis* oder einzelner ihrer Arten befassen. Dieser Teil entspricht damit weitgehend einer Bibliographie der Gattung, wobei erneut darauf verzichtet wurde, jede kleinste Mitteilung floristischen und taxonomischen Inhaltes mitzuerfassen. In Abteilung B finden sich die größeren Werke angeführt, also vor allem Floren und Monographien, außerdem alle übrige, von den Autoren dieses Heftes zitierte Literatur.

A. *Epipactis*

1. BABINGTON, C. C.: The new *Epipactis*; Gard. Chron. 693, 1852.
2. BELL, K.: Ein neuer Sumpfwurz-Bastard: *Epipactis* × *pupplingensis* nov. hybr.; Ber. Naturf. Ges. Bamberg, 43, 18—19, 1968.
3. BENOIT, P. M.: *Epipactis phyllanthes* in Merioneth; Nature in Wales, 5, 808—813, 1959.
4. BLANGERMONT, Ch. de, CLÉRÉ, J. & LIGER, J.: Les *Epipactis* de la vallée de la Bresle; Rev. Soc. Sav. Hte-Normandie, Sc., 50, 3—19, 1968.
5. BROOKE, B. J. & ROSE, F.: A new British species of *Epipactis*; J. Bot. (London), 78, 81—89, 1940.
6. CLARKE, R. S.: Status of *Epipactis palustris* at Magilligan, Co. Londonderry; Irish Naturalist's J., 16, 26, 1968.
7. DREW, W. B. & GILES, R. A.: *Epipactis helleborine* (L.) Crantz in Michigan and its general range in North America; Rhodora, 53, 240—242, 1951.
8. DRUCE, G. C.: Helleborine Hill v. *Epipactis* Adans.; J. Bot. (London), 46, 8—10, 1908.
9. DRUCE, G. C.: Helleborine Hill or *Epipactis* Adans.?; Bull. Torr. Bot. Cl., 36, 543—547, 1909.
10. EATON, A. A.: Nomenclatural studies in three orchid genera; Proc. Biol. Soc. Washington, 21, 63—68, 1909.
11. FLEISCHMANN, H. & RECHINGER, K.: Über eine verschollene Orchidee Niederösterreichs; Österr. Bot. Z., 55, 267—271, 1905.
12. FÜLLER, F.: *Epipactis* und *Cephalanthera*; Neue Brehm-Bücherei, H. 329, Wittenberg, 1964.
13. GODFERY, M. J.: *Epipactis viridiflora* Reich.; J. Bot. (London), 57, 37—42, 1919.
14. GODFERY, M. J.: „*Epipactis Media* (Fries!)“ Bab.; J. Bot. (London), 57, 80—83, 1919.
15. GODFERY, M. J.: *Epipactis viridiflora* Reich.; J. Bot. (London), 58, 33—37, 1920.
16. GODFERY, M. J.: *Cephalanthera Richard* or *Epipactis* Crantz?; J. Bot. (London), 58, 69—74, 1920.
17. GODFERY, M. J.: A new European *Epipactis*; J. Bot. (London), 59, 101—106, 1921.
18. GODFERY, M. J.: *Epipactis leptochila* Godf.; J. Bot. (London), 59, 146—147, 1921.
19. GODFERY, M. J.: *Epipactis leptochila* Godf.; J. Bot. (London), 60, 364, 1922.
20. GODFERY, M. J.: *Epipactis dunensis* Godf.; J. Bot. (London), 64, 65—68, 1926.

21. GRABER, A.: Étude critique du genre *Helleborine* Miller (*Epipactis* Rich.); in „La Flore des gorges de l'Areuse et du Creux du Van“; Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat., **48**, 172—199, 1923.
22. HAGERUP, O.: Facultative parthenogenesis and haploidy in *Epipactis latifolia*; Kgl. Danske Vidensk. Selsk., Biol. Medd. **19**, Abh. 11, 1—14, 1945.
23. HIEMEYER, F.: Über das Vorkommen der Violetten Stendelwurz (*Epipactis sessilifolia*) um Augsburg und über bemerkenswerte Funde im Jahre 1966; Ber. Naturw. Ver. Schwaben, **71**, 35—38, 1967.
24. IRMISCH, Th.: Bemerkungen über die *Epipactis*arten der deutschen Flora; Linnaea, **16**, 417—462, 1842.
25. IRMISCH, Th.: Nachtrag zu den Bemerkungen über die *Epipactis*arten der deutschen Flora; Linnaea, **19**, 113—124, 1847.
26. JONES, P. A. & YOUNG, D. P.: *Epipactis pendula* C. Thos. in Flintshire and Cheshire; N. W. Nat., **22**, 279—280, 1949.
27. KAHL, F.: *Epipactis purpurata* Sm. sowie der Formenkreis um *Epipactis latifolia* All.; Schr. Naturwiss. Ver. Schlesw.-Holstein, **29**, 83—89, 1959.
28. KNIGHT, J. T. H.: Notes on a colony of *Epipactis* in the Sussex Weald; Proc. Bot. Soc. Brit. Isles, **3**, 279—280, 1959.
29. KRÖSCHE, E.: *Epipactis viridiflora* auct. (em. Krösche) f. *acutiflora* Krösche; Feddes Repert., **24**, 305—308, 1928.
30. KRÖSCHE, E.: Nochmals *Epipactis viridiflora* auct. (emend.) f. *acutiflora* Krösche; Feddes Repert., **26**, 88—92, 1929.
31. KRÖSCHE, E.: Beobachtungen an der Gesamtart *Epipactis latifolia* All. im braunschweiger Weserlande (Westf.-Braunschweig) und bei Hildesheim (Prov. Hannover); Feddes Repert., **27**, 368—379, 1930.
32. KRÖSCHE, E.: Vergleichende Betrachtungen des Epichils und Gynostems aus der Gesamtart *Epipactis latifolia* All.; Feddes Repert., **27**, 379—383, 1930.
33. KRÖSCHE, E.: Ergänzungen zu den „Beobachtungen an der Gesamtart *Epipactis latifolia* All.“; Feddes Repert., **30**, 239—245, 1932.
34. KRÖSCHE, E.: Sonderlingsformen zu *Epipactis latifolia* All.; Feddes Repert., **30**, 245—246, 1932.
35. KRÖSCHE, E.: Sonderlingsformen zu *Epipactis latifolia* All.; Feddes Repert., **35**, 100—102, 1934.
36. KRÖSCHE, E.: *Epipactis latifolia* All. B. *Muelleri* (Godf.); Feddes Repert., **35**, 102—104, 1934.
37. KRÖSCHE, E.: Gynostemien der *Epipactis latifolia* All. (sensu lat.); Feddes Repert., **40**, 356—360, 1936.
38. KRÖSCHE, E.: Gliederungstabelle der *Epipactis latifolia* All. (sensu lat.); Feddes Repert., **40**, 360—362, 1936.
39. KRÖSCHE, E.: Emendationen zu der „Gliederungstabelle der *Epipactis latifolia* All. (sensu lat.)“; Feddes Repert., **41**, 359, 1937.
40. KUGELBERG, E.: Några sydhalländska lokaler för *Epipactis persica* Hausskn.; Bot. Not. (Lund), 1947, 89—90, 1947.
41. LINGELSHIM, A. v.: Zur Biologie der *Epipactis*blüte; Beitr. Biol. Pfl., **17**, 297—300, 1929.
42. LJUNGSTRÖM, E.: *Epipactis microphylla*; Bot. Not. (Lund), 147—151, 1881.
43. LUNDQUIST, A.: En öländsk *Epipactis phyllanthes* G. E. Sm.; Svensk Bot. T., **59**, 216—224, 1965.
44. LUNDQUIST, A.: What is *Epipactis confusa* Young?; Svensk Bot. T., **60**, 33—48, 1966.

45. MEILI-FREI, E.: Cytogenetik und Cytotaxonomie einheimischer Arten von *Epipactis*, *Listera*, *Neottia* (Orchidaceae); Ber. Schweiz. Bot. Ges., **75**, 221—285, 1965.
46. MESLIN, R.: *Epipactis dunensis* Godf. on the French coast; J. Bot. (London), **66**, 217—218, 1928.
47. MIDUNI, T.: Chromosomenstudien an Orchidazeen. I. Karyotype und Mixoploidie bei *Cephalanthera* und *Epipactis*; Cytologia, **8**, 505—514, 1938.
48. MÜLLER, H.: Beobachtungen an westfälischen Orchideen; Verh. Naturhist. Ver. Preuß. Rheinl. u. Westf., **25**, 1—62, 1868.
49. NANNFELDT, J. A.: Tre för Norden nya *Epipactis*-arter, *E. persica* Hausskn., *E. leptochila* (Godf.) Godf. och *E. purpurata* Sm.; Bot. Not. (Lund), 1—28, 1946.
50. NELSON, A. & MACBRIDE, J. F.: Western plant studies. II; Bot. Gaz., **56**, 469—479, 1913.
51. NIESCHALK, A.: Die Violette Sumpfwurz (*Epipactis violacea* Bor.) in Westfalen; Natur u. Heimat, **20**, 38—40, 1960.
52. NIESCHALK, A. u. Ch.: Die Gattung *Epipactis* (Zinn) Sw. emend. L. C. Rich. in Nordhessen; Abh. Ver. f. Naturk. Kassel, **68**, 1970 (im Druck).
53. NOTHDURFT, H.: Die violette Sumpfwurz; Natur u. Volk, **82**, 269—272, 1952.
54. POTŮČEK, O.: Über abweichende Blüten bei einigen Orchidaceen (tschech.); Acta Rer. Natur. Mus. Nat. Slov. Bratislava, Sci. Nat., **2**, 199—209, 1960.
55. RANTANIEMI, P. A.: Suo-neidonvaipan, *Epipactis palustris* (L.) Cr., merkittävä erillisesiintymä Tervolassa (P. P.); Arch. Zool.-Bot. Fenn. „Vanamo“, **6**, 136—138, 1952.
56. REICHLING, L.: Les *Epipactis* de la flore Luxembourgeoise; Arch. Inst. Gr.-Duc. Luxemb., Sect. nat., phys. et math., N. S., **22**, 123—145, 1955.
57. REICHLING, L.: Notes Floristiques Observations faites dans le Grand-Duché de Luxembourg en 1961; Bull. Soc. Naturalistes Luxemb., **66**, 95—129, 1964.
58. RENNERT, O.: Über blasse, saprophytische *Cephalanthera alba* und *Epipactis latifolia*; Flora, **132**, 225—233, 1937.
59. RICHARDSON, J. A.: Variation in Durham plants of the Broad leaved Helleborine (*Epipactis helleborine*); Vasculum (Subst.), **39**, 24, 1954.
60. RIDLEY, H. N.: Self-fertilisation and cleistogamy in orchids; J. Linn. Soc., Bot., **24**, 389—395, 1889.
61. SALMON, C. E.: *Epipactis viridiflora* Reichb.; J. Bot. (London), **59**, 20—21, 1921.
62. SAVELSBERG, E.: *Epipactis microphylla* — ein Kleinod der Aachener Orchideenflora; Selbstdruck Aachen, 3 S., 2 Abb., 1968.
63. SAVELSBERG, E.: *Epipactis microphylla* (Ehrh.) Sw. (Orchidaceae); Wiederfund im Aachener Stadtwald; Decheniana, **122**, 163—164, 1969.
64. SCHWARZ, O.: Die deutschen *Epipactis*-Arten; Drudea, **4**, 5—12, 1965.
65. SENGHAS, K.: Beobachtungen zur Gattung *Epipactis* in Mitteleuropa; Orchidee, **17**, 122—124, 1966.
66. SIPKES, C.: *Epipactis phyllanthes* G. E. Sm. in County Wicklow; Irish Naturalist's J., **11**, 113—115, 1954.
67. SMITH, G. E.: *Epipactis phyllanthes*; Gard. Chron., 660, 1852.
68. SPRAGUE, T. A.: The international names of three orchid genera; J. Bot. (London), **64**, 109, 1926.
69. STEPHENSON, T.: *Epipactis dunensis*; J. Bot. (London), **66**, 273—274, 1928.
70. STEPHENSON, T. & T. A.: A new form of Helleborine *viridiflora*; J. Bot. (London), **56**, 1—4, 1918.
71. STEPHENSON, T. & T. A.: The genus *Epipactis* in Britain; J. Bot. (London), **58**, 209—213, 1920.

72. STEPHENSON, T. & T. A.: *Epipactis latifolia* in Britain; *J. Bot. (London)*, **59**, 33—39, 1921.
73. STEPHENSON, T. & T. A.: *Epipactis viridiflora*; *J. Bot. (London)*, **59**, 205, 1921.
74. THOMAS, C. T.: An addition to the native British Orchidaceae; *J. Bot. (London)*, **79**, 200—205, 1941.
75. THOMAS, C.: The Kenfig *Epipactis*; *Watsonia*, **1**, 283—288, 1950.
76. THURM, N.: Le genre *Epipactis* dans notre Flore; *Bull. Soc. Nat. Lux.*, **51**, 61, 1946.
77. THURM, N.: *Cypripedium calceolus* L. et *Epipactis microphylla* SW. dans le Grand-Duché de Luxembourg; *Lejeunea*, **10**, 17—20, 1950.
78. VERMEULEN, P.: *Epipactis helleborine*, a problem of nomenclature; *Acta Bot. Neerl.*, **4**, 226—241, 1955.
79. WEBB, D. A.: *Epipactis phyllanthes* G. E. Sm.: An Orchid New to Ireland, *Irish Naturalist's J.*, **11**, 90—91, 1953.
80. WEBSTER, A. D.: Fertilisation of *Epipactis latifolia*; *Trans. and Proc. Bot. Soc.*, **16**, 347—352, 1886.
81. WEIJER, J.: The colour-difference in *Epipactis helleborine* (L.) Cr. Wats. & Coult., and the selection of the genetical varieties by environment; *Genetica*, **26**, 1—32, 1952.
82. WETTSTEIN, R. v.: Studien über die Gattungen *Cephalanthera*, *Epipactis* und *Limodorum*; *Österr. Bot. Z.*, **39**, 395—399; 422—430, 1889.
83. WHELDON, J. A. & TRAVIS, W. G.: *Helleborine viridiflora* in Britain; *J. Bot. (London)*, **51**, 307; 343—346, 1913.
84. YOUNG, D. P.: Studies in the British *Epipactis*. I. *Epipactis dunensis* and *E. pendula*; *Watsonia*, **1**, 102—108, 1948.
85. YOUNG, D. P.: dto. II. The differentiation of *E. pendula* from *E. vectensis*; *Watsonia*, **1**, 108—113, 1948.
86. YOUNG, D. P.: dto. III. *Epipactis phyllanthes* G. E. Sm., an overlooked species; *Watsonia*, **2**, 253—259, 1952.
87. YOUNG, D. P.: dto. IV. A. revision of the *phyllanthes-vectensis-pendula* group; *Watsonia*, **2**, 259—276, 1952.
88. YOUNG, D. P.: The Isle of Wight *Helleborine*; *Proc. Isle of Wight Nat. Hist. & Arch. Soc.*, 1952.
89. YOUNG, D. P.: Autogamous *Epipactis* in Scandinavia; *Bot. Not. (Lund)*, 1953, 253—270, 1953.
90. YOUNG, D. P.: A key of the Danish *Epipactis*; *Bot. Tidskr.*, **50**, 140—145, 1954.
91. YOUNG, D. P.: *Epipactis phyllanthes* in Yorkshire; *Naturalist*, **S. 65**, 1955.
92. YOUNG, D. P.: Le genre *Epipactis* en Belgique; *Bull. Jard. Bot. État Brux.*, **28**, 123—127, 1958.
93. YOUNG, D. P.: Studies in the British *Epipactis*. V. *Epipactis leptochila*; with some notes on *E. dunensis* and *E. muelleri*; *Watsonia*, **5**, 127—135, 1962.
94. YOUNG, D. P.: dto. VI. Some further notes on *E. phyllanthes*; *Watsonia*, **5**, 136—139, 1962.
95. YOUNG, D. P.: dto. VII. Seed dimensions and root diameters; *Watsonia*, **5**, 140—142, 1962.
96. YOUNG, D. P.: *Epipactis leptochila* (Godf.) Godf.; *Proc. Bot. Soc. Brit. Isles*, **5**, 27, 1963.
97. YOUNG, D. P.: *Epipactis*; *Proc. Bot. Soc. Brit. Isles*, **6**, 388—389, 1967.
98. YOUNG, D. P. & RENZ, J.: *Epipactis leptochila* Godf. — Its occurrence in Switzerland and its relationship to other *Epipactis* species; *Bauhinia*, **1**, 151—156, 1958.

99. ZIMMERMANN, W.: *Parapactis* W. ZIMM. nov. genus Orchidacearum. *Parapactis epipactoides* W. Zimm. nov. spec.; Mitt. Bad. Landesver. Naturk. & Natursch. N. F., **1**, 232—235, 1922.
100. ZIMMERMANN, W.: *Parapactis* nov. gen., eine übersehene Orchidaceengattung; Feddes Repert., **18**, 283—287, 1922.

B. Übrige Literatur

101. ADANSON, M.: Familles des plantes; hier X. Famille: Les Orchis, Orchides; Bd. II, Paris, hier S. 68—70, 1763.
102. ASCHERSON, P. & GREABNER, P.: Synopsis der mitteleuropäischen Flora; Bd. 3: Orchidaceae, Leipzig, 1907.
103. BARBER, H. N.: The pollen grain division in the Orchidaceae; J. Genetics, **43**, 97—103, 1942.
104. BLUME, C. L.: Bijdragen tot de Flora van Nederlandsch Indie; Batavia, 1825.
105. CAMUS, E. G., BERGON & CAMUS, A.: Monographie des Orchidées de l'Europe, de l'Afrique septentrionale, de l'Asie mineure et des Provinces Russes transcasiennes; Paris, 1908.
106. CAMUS, E. G. & A.: Iconographie des Orchidées d'Europe et du Bassin Méditerranéen; Paris, Bildband 1921, Textband 1928.
107. CLAPHAM, A. R., TUTIN, T. G. & WARBURG, E. F.: Flora of the British Isles; 2. Aufl., Cambridge, 1269 S., 1962.
108. COLEMAN, E.: 13 Arbeiten über australische Orchideen in: Victorian Naturalist, von 1927—1934.
109. COUTINHO, A. X. P.: Flora de Portugal; Paris, 1913.
110. CORRELL, D. S.: Native orchids of North America, North of Mexico; Waltham/Mass., 1950.
111. DARWIN, Ch.: Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen befruchtet werden; Stuttgart, 2. Aufl.; (259 S., 38 Fig.) übersetzt von V. J. Carus, 1899.
112. DOSTAL, J.: Květena ČSR (tschech.), Praha, 1948/50.
113. GODFERY, M. J.: Monograph and iconograph of native British Orchidaceae; Cambridge, 1933.
114. GRØNTVED, J.: Orchidéernes Udbredelse i Danmark; Bot. T., **47**, 278—351 + 37 Karten, 1948.
115. HAGERUP, O.: Notes on some boreal polyploids, Hereditas, **30**, 152—160, 1944.
116. HAGERUP, O.: The spontaneous formation of haploid, polyploid and aneuploid embryos in some orchids; Det. Kgl. Danske Vidensk. Selskab, **20**, 1—22, 1947.
117. HAGERUP, O.: Bud autogamy in some northern orchids; Phytomorphology, **2**, 51—60, 1952.
118. HAGERUP, O.: The morphology and biology of some primitive orchid-flowers; Phytomorphology, **2**, 134—138, 1952.
119. HEGI, G.: Illustrierte Flora von Mittel-Europa; Bd. 2, 2. Aufl. (3. Aufl. v. K. SENGHAS in Vorbereitung), München, 1939.
120. HELLMAYR, C.-E.: Notes systématiques et floristiques sur quelques Orchidées de l'Europe centrale; Boissiera (Genève), **7**, 381—397, 1943.
121. HOFFMANN, G. F.: Deutschlands Flora; 1. Teil, II. Abt., Erlangen, 1804.
122. HUNT, P. F.: African Orchids, XXXI.; Kew Bull., **22**, 489—492, 1968.
123. HUTCHINSON, J.: The families of flowering plants; Bd. 2, 1. Aufl., London 1934, 2. Aufl., Oxford, 1959.
124. JUSSIEU, A. L.: Genera plantarum; Paris, 1789.

125. KELLER, G., SCHLECHTER, R. & SOÓ, R. v.: Monographie und Iconographie a—b der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes (= Feddes Repert., Sonderbeih.)
 a) Bd. I: KELLER, G. & SCHLECHTER, R.: Monographie der Gattungen und Arten (mit Blütenanalysen); Berlin, 1928. — b) Bd. II: KELLER, G. & SOÓ, R. v.: Kritische Monographie, enthaltend die Beschreibung der Arten und Unterarten, Rassen, Varietäten, Formen und Bastarde nebst Literaturangaben und biologischen Anmerkungen; Berlin, 1930—1940.
126. KIRCHNER, O.: Blumen und Insekten; Leipzig u. Berlin, 1911.
127. KIRCHNER, O.: Zur Selbstbestäubung der Orchidaceen; Ber. dt. Bot. Ges., **40**, 317—321, 1922.
128. KIRCHNER, O.: Über die Selbstbestäubung bei den Orchideen; Flora, **115**, 103—129, 1922.
129. KLIPHUIS, E.: Cytological observations in relation to the taxonomy of the orchids of the Netherlands; Acta. Bot. Neerl., **12**, 172—194, 1963.
130. KRÄNZLIN, F.: Orchidaceae-Monandreae-Dendrobiinae; in A. Engler: Das Pflanzenreich, Bd. IV/50/II/B/21, Leipzig, 1911.
131. KULLENBERG, B.: Studies in Ophrys pollination; Zool. Bidr. Uppsala, **34**, 1—340, 1961.
132. LANJOUW, J. (Hrsg.): International Code of Botanical Nomenclature (= Regnum Vegetabile, Bd. **46**); Utrecht, 1966.
133. LINDLEY, J.: Nixus Plantarum; London, 1833.
134. LINDLEY, J.: The vegetable Kingdom; London, 3. Aufl., 1853.
135. LINDLEY & BAUER, F.: Illustrations of orchidaceous plants; London, 1830—1838.
136. LINNAEUS, C.: Species Plantarum; 1. Aufl., Vol. 2, Holmiae (Stockholm), 1753.
137. LINNAEUS, C.: Genera Plantarum; 5. Aufl., Holmiae (Stockholm). 1754.
138. LOVE, A. & D.: Cyto-taxonomical studies on boreal plants. III. Some new chromosome numbers of Scandinavian plants; Arkiv Bot., **31 A**, 1—22, 1944.
139. MANSFELD, R.: Zur Nomenklatur der europäischen Orchideengattungen; Feddes Repert., **44**, 145—154, 1938.
140. MANSFELD, R.: Über die Verteilung der Merkmale innerhalb der Orchidaceae-Monandreae; Flora, **142**, 65—80, 1954.
141. MARTENS, P.: L'autogamie chez l'Orchis et chez quelques autres orchidées; Bull. Soc. Roy. Bot. Belg., **59**, 69—88, 1926.
142. MATSUURA, H. & SATO, T.: Contributions to the idiogram study in phanerogamous plants. I; Fac. Sci. J. Hokkaido Imp. Univ. (Series V), **5**, 32—75, 1936.
143. MEUSEL, H., JÄGER, E. & WEINERT, E.: Vergleichende Chorologie der zentral-europäischen Flora; Text- u. Karten-Bd., Jena 1965.
144. NELSON, E.: Zur organophyletischen Natur des Orchideenlabellums; Bot. Jb. Syst., **84**, 175—214, 1965.
145. NELSON, E.: Das Orchideenlabellum, ein Homologon des einfachen medianen Petalums der Apostasiaceen oder ein zusammengesetztes Organ?; Bot. Jb. Syst., **87**, 22—35, 1967.
146. NEVSKI, S. A.: Flora U.R.S.S.; Vol., **4**, Orchidaceae, S. 589—730, Leningrad, 1935.
147. OEDER, F. C.: Icones Plantarum sponte nascentium in regnis Daniae et Norvegiae etc. (= „Flora Danica“); Havniae (Kopenhagen), Orchideen = Bd. **5**, 1782.
148. PFITZER, E.: Orchidaceae-Pleonandreae; in: Das Pflanzenreich (Hrsg. A. Engler), Bd. IV/50/I, Leipzig, 1903.
149. POGAN, E. & WCISLO, H.: in: M. SKALINSKA, E. BANACH-POGAN, H. WCISLO et al.: Further studies in chromosome numbers of Polish angiosperms; Acta Soc. Bot. Polon., **26**, 215—246, 1957.

150. RECHINGER, K. H.: Zur Flora von Syrien und Libanon; Ark. för Bot., Ser. 2, 5, Orchid. S. 94—98, 1960.
151. REICHE, C.: Orchidaceae chilensis; Ann. mus. mac. Chile II. Sect. Bot. 18, 1910.
152. REICHENBACH, H. G. L.: Flora Germanica Excursoria; Lipsiae (Leipzig), 1832.
153. REICHENBACH, H. G.: Die Orchideen der deutschen Flora nebst denen des übrigen Europas, des ganzen russischen Reiches und Algiers, also ein Versuch einer Orchideo-graphie Europas. = Bd. 13 von H. G. L. Reichenbach: Deutschlands Flora als Beleg für die Flora Germanica Excursoria; Leipzig, 1851.
154. REICHLING, L.: Herborisations faites dans le Grand-Duché de Luxembourg en 1953; Bull. Soc. Nat. Lux., 58, 76—134, 1953.
155. RICHARD, L. C.: De Orchideis Europaeis Annotationes; Mém. Mus. d'Hist. Nat., 4, 23—61, 1818.
156. RIDDELSDELL, H. J., HEDLEY, G. W. & PRICE, W. R.: Flora ouf Gloucester-shire; Cheltenham & Arbroath (Schottl.), 1948.
157. ROSBACH, H.: Flora von Trier; Trier, 1880.
158. ROTHMALER, W.: Exkursionsflora, Bd. IV, Kritischer Ergänzungsband (darin L. Reichling: *Epipactis*), Berlin, 1963.
159. SAMPAIO, G.: Flora Portuguesa; Porto, 1946.
160. SAUNDERS, E. R.: Ann. Bot., 37, 1923. A reversionary character in the stock (*Matthiola incana*) and its significance in regard to the structure and evolution of the gynoeceum in the Rhoeadales, the Orchidaceae and other families; Ann. Bot. 37, 452—482, 1923.
161. SCHLECHTER, R.: Orchidaceen von Deutsch-Neu-Guinea; Feddes Repert., Beih. 1, 1914.
162. SCHLECHTER, R.: Orchideologiae Sino-Japonicae Prodrumus. Eine kritische Besprechung der Orchideen Ost-Asiens; Feddes Repert., Beih. 4, 1919.
163. SCHLECHTER, R.: Das System der Orchidaceen; Notizbl. Bot. Garten u. Museum Berlin-Dahlem 9, 563—591, 1926.
164. SCHMEIL-FITSCHEN: Flora von Deutschland und seinen angrenzenden Gebieten. 84. Aufl., bearb. W. RAUH & K. SENGHAS, Heidelberg, 1970.
165. SHREMMER, F.: Blütenbiologische Beobachtungen in Istrien; Österr. Bot. Z., 106, 177—187, 1959.
166. SCHREMMER, F.: Beobachtungen über die Bestäubung der Blüten von *Ophrys tenthredinifera* durch Männchen der Bienenart *Eucera nigrilabris* Lep. (Pérez); Österr. Bot. Z., 107, 1960.
167. SCHREMMER, F.: Bemerkenswerte Wechselbeziehungen zwischen Orchideenblüten und Insekten; Natur u. Volk, 91, 52—61, 1961.
168. SCHULZE, M.: Die Orchidaceen Deutschlands, Deutsch-Österreichs und der Schweiz; Gera-Untermhaus, 1894.
169. SEELAND, H.: Die Orchidaceen der Flora von Hildesheim; Mitt. H. Roemer-Mus., Hildesheim, Nr. 34, 1929.
170. SEELAND, H.: Nachtrag zu „Die Orchidaceen der Flora von Hildesheim“; Mitt. Roemer-Mus., Hildesheim, Nr. 46, 1940.
171. SOÓ, R. v.: Revision der Orchideen Südosteuropas und Südwestasiens; Bot. Arch., 23, 1—196, 1929.
172. SOÓ, R. v.: Revision der Orchideae-Ophrydineae von Ostasien und dem Himalaya; Ann. Mus. Nat. Hung., 26, 339—384, 1929.
173. SUMMERHAYES, V. S.: Wild Orchids of Britain; London, 1951.
174. STRASBURGER, E. u. a.: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen; Stuttgart, 28. Aufl., 1962.

175. SUNDERMANN, H.: Europäische und mediterrane Orchideen. Eine Bestimmungsflora mit Berücksichtigung der Ökologie; Hannover, 1970.
176. SWAMY, B. G. L.: Vascular anatomy of orchid flowers; Bot. Mus. Leafl. Harvard Univ., Cambridge/Mass., **13**, 61—95, 1948.
177. SWARTZ, O.: Orchidernes slågter och arter upställde; Kongl. Vetensk. Acad. nya Handl., **21**, 202—254, 1800.
178. THOMAS, C.: Orchidaceae, in: Riddelsdell, H. J., Hedley, G. W. & Price, W. R.: Flora of Gloucestershire; Arbroath, 1948.
179. VERMEULEN, P.: Orchidaceae, in: Flora Neerlandica, Bd. 1, Fasz. 5, S. 1—127, Amsterdam, 1958.
180. VERMEULEN, P.: The different structure of the rostellum in Ophrydeae and Neottieae; Acta Bot. Neerl., **8**, 338—355, 1959.
181. VERMEULEN, P.: The system of the orchidales; Acta Bot. Neerl., **15**, 224—253, 1966.
182. VERMEULEN, P.: De Systematik van de Orchideeën; Orchideeën, Febr., S. 4—15, 1968.
183. VOGEL, St.: Organographie der Blüten kapländischer Ophrydeen — mit Bemerkungen zum Koaptationsproblem. I. Disinae und Satyriinae. II. Disperidinae — Über Beziehungssysteme und Koaptation der Ophrydeenblüten; Akad. Wiss. u. Lit., Abh. math.-nat. Kl. Nr. 6 u. 7, S. 264—402 und 403—532, 1959.
184. VOGEL, St.: Das sexuelle Anlockungsprinzip der Catasetinen- und Stanhopeen-Blüten und die wahre Funktion ihres sogenannten Futtergewebes; Österr. Bot. Z., **110**, 308—337, 1963.
185. VOGEL, St.: Parfümsammelnde Bienen als Bestäuber von Orchidaceen und Gloxinia; Österr. Bot. Z., **113**, 301—361, 1966.
186. WÄCHTER, J. K.: Über die merkwürdige Ortsveränderung der Antheren und Befruchtungsart der Linneischen Pflanzengeschlechter *Orchis*, *Ophrys*, *Serapias* und *Satyrion* nebst einigen botanischen Bemerkungen; Arch. Bot. **2**, 209—215, 1899.
187. WILLDENOW, C. L.: Species Plantarum; Vol. IV, Bd. 8, Berlin, 4. Aufl., 1805.
188. WILLKOMM, M. & LANGE, J.: Prodrömus Florae Hispaniae; Bd. I/1870; Suppl. 1893.
189. ZIEGENSPECK, H.: Orchidaceae; in O. v. KIRCHNER, E. LOEW & C. SCHRÖTER: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas; Bd. I, Abt. 4, Stuttgart, 840 S., 380 Abb., 1936.
190. ZINN, J. G.: Catalogus plantarum horti academici et agri Gottingensis; Gottingae (Göttingen), 1757.