

Jahresberichte
des Naturwissenschaftlichen
Vereins in Wuppertal



HEFT

33

Wuppertal 1980

Probleme der Evolution
bei europäischen und mediterranen Orchideen

Titelbild: Bestäubung von *Ophrys speculum*
durch *Campsocolia ciliata*, Südspanien (Foto: Claudia Gack)

Jahresberichte
des Naturwissenschaftlichen Vereins
in Wuppertal

Heft 33

Probleme der Evolution
bei europäischen
und mediterranen Orchideen

Redaktion:

Karlheinz Senghas
und
Hans Sundermann

Wuppertal 1980

Herausgegeben im November 1980

Dieses Heft stellt den erweiterten Bericht über die „6. Wuppertaler Orchideen-Tagung“ und damit die Fortsetzung der Sonderhefte „Probleme der Orchideengattung Ophrys“ (1964), „Probleme der Orchideengattung Dactylorhiza“ (1968), „Probleme der Orchideengattung Epipactis“ (1970), „Probleme der Orchideengattung Orchis“ (1972) und „Die Orchideen der Randgebiete des europäischen Florenbereiches“ (1977) dar.

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

Inhaltsverzeichnis

Programm der 6. Wuppertaler Orchideen-Tagung am 21. und 22. Oktober 1978	6
Liste der Tagungsteilnehmer	7
Begrüßung durch Oberbürgermeister GURLAND	9
Begrüßung durch Direktor Dr. KÖLBÉ	10
Begrüßungs- und Eröffnungsansprache durch D.O.G.-Präsident Dr. K. SENGHAS	11
F. EHRENDORFER: Hybridisierung, Polyploidie und Evolution bei europäisch-mediterranen Orchideen	15
J. RENZ: Entwicklungstendenzen bei den <i>Orchidoideae</i> – Einige Betrachtungen	35
H. SUNDERMANN: Modelle zur Evolution innerhalb der Gattung <i>Ophrys</i>	44
H. F. PAULUS & C. GACK: Beobachtungen und Untersuchungen zur Bestäubungsbiologie südspanischer <i>Ophrys</i> -Arten	55
H. BAUMANN & V. HOFFMANN: Ein Beitrag zur Sippendifferenzierung innerhalb des <i>Orchis mascula-provincialis</i> -Komplexes im westlichen Mittelmeergebiet	69
P. GÖLZ & H. R. REINHARD: <i>Ophrys „arachnitiformis“</i> – Ergebnisse einer statistischen Durchmusterung	102
W. TESCHNER: Sippendifferenzierung und Bestäubung bei <i>Himantoglossum</i> Koch	104
O. POTŮČEK: Die Verbreitungswege der Orchideen in die Tschechoslowakei	116
W. UPHOFF: Anthocyane und Evolution der europäischen Orchideen	123
W. VÖTH: Naturgegebenes Verhalten von <i>Gymnadenia conopsea</i> und <i>Listera ovata</i>	136
H. BAUMANN & S. KÜNKELE: Das OPTIMA-Projekt zur Kartierung der mediterranen Orchideen	146
R. GUMPRECHT: Pflegemaßnahmen zur Förderung von Erdorchideen am natürlichen Standort	164
P. VERMEULEN: Einige kritische Probleme in der Monographie der Orchideengattung <i>Dactylorhiza</i> (DeNecker) Nevski von E. NELSON	168
R. v. Soó †	175
E. Nelson †	177

Programm der 6. Wuppertaler Orchideen-Tagung am 21. und 22. Oktober 1978

Sonnabend, den 21. Oktober

- 9.30 Begrüßung und Eröffnung der Tagung durch Oberbürgermeister G. GURLAND, Wuppertal, den Direktor des Fuhlrott-Museums, Dr. W. KOLBE und den Präsidenten der Deutschen Orchideen-Gesellschaft, Dr. K. SENGHAS
- 10.00–11.15 Vorsitz K. SENGHAS
F. EHRENDORFER: Hybridisierung, Polyploidie und Evolution bei europäisch-mediterranen Orchideen
J. RENZ: Entwicklungstendenzen bei den *Orchidoideae* – einige Betrachtungen
Diskussion
- 14.00–15.50 Vorsitz: F. EHRENDORFER
H. SUNDERMANN: Modelle zur Evolution innerhalb der Gattung *Ophrys*
P. GÖLZ: Zur Evolution von *Ophrys arachnitiformis* Gren. et Phil. – Altes und Neues (statistische Grundlagen)
R. REINHARD: Eigenständige *Arachnitiformis*-Sippen
Diskussion
Kaffeepause
- 17.00–18.00 Vorsitz: J. RENZ
H. BAUMANN: Beitrag zur Sippendifferenzierung innerhalb des *Orchismaacula-provincialis*-Komplexes
W. UPHOFF: Anthocyane und Evolution der europäischen Orchideen
Diskussion
- 18.45 Schwebebahn-Sonderfahrt vom Bahnhof Döppersberg nach Oberbarmen und zurück
- 19.30 Gemeinsames Abendessen in der Bahnhofsgaststätte Wuppertal-Elberfeld

Sonntag, den 22. Oktober

- 9.00–10.30 Vorsitz: H. MEUSEL
C. GACK und H. F. PAULUS: Neue Beobachtungen zur Bestäubung süd- und mitteleuropäischer *Ophrys*-Arten (mit Film)
B. LØJTANNT: Täuschblumen und konvergente Blüten evolution bei *Orchis* und *Dactylorhiza*
W. TESCHNER: Sippendifferenzierung und Bestäubung von *Himantoglossum*
Diskussion
- 11.00–11.30 Vorsitz: K. SENGHAS
P. VERMEULEN: Einige kritische Probleme in der Monographie der Orchideengattung *Dactylorhiza* von Dr. E. Nelson
Diskussion

- 12.30 Empfang durch die Stadt Wuppertal für die Referenten im Restaurant Ratskeller
- 14.15–15.10 Vorsitz: W. GREUTER
S. KÜNKELE: Das OPTIMA-Projekt zur Kartierung mediterraner Orchideen
D i s k u s s i o n
K a f f e e p a u s e
- 16.00–16.45 Vorsitz: H. SUNDERMANN
W. VÖTH: Naturbedingtes Verhalten von *Gymnadenia conopsea* und *Listera ovata*
R. GUMPRECHT: Versuche zur Förderung von Erdorchideen an natürlichen Standorten
(vorgetragen durch H. FROBIN)
D i s k u s s i o n
- 17.00–17.45 Fragestunde für Tagungsteilnehmer: Kurze Mitteilung von Neufunden und Anfragen an das Gremium
(Bastarde ausgenommen!)
- 17.45 H. SUNDERMANN: Schlußworte

Teilnehmerliste 6. Wuppertaler Orchideen-Tagung

Aistleitner, Mag. Eyjolf, Kapellenweg 37/1, A-6800 Feldkirch
Außern, Franz-Josef
Bartosch, Siegfried und Frau, Unter Kirschen 7, 5000 Köln 30
Baumann, Dr. Helmut, Stuttgarter Straße 17, 7030 Böblingen
Bol, J., Kam. Onneslaan 21, 7535 CR Enschede/Holland
Beran, Ernst und Veronika, Sonnenmatt 12, CH-8136 Gattikon
Berner, Harald, Ludwig-Thoma-Straße 8, 8021 Strasslach
Blaschke, Dr.-Ing. Franz, Jägerstraße 24, 5810 Witten
Brantjes, Dr. N. B. M. und Frau, Wagenstraat 85 M, 2512 AS Den Haag/Niederlande
Brauckmann, Dr. Carsten und Frau, Vogelsangstraße 111, 5600 Wuppertal 1
Bruck, Georg van den, Berghauser Straße 52a, 5600 Wuppertal 12
Bruggen, H. W. E. van Linthorst, Homanstraat 19, 1963 KM Heemskerk/Niederlande
Canehl, Dr. med. Georg und Frau, Hunrodstraße 38, 3500 Kassel-Wilhelmshöhe
Diekjobst, Dr. Herbert, Maler-Vogt-Weg 10, 5860 Iserlohn
Ebbens, M. O. und Frau, Paterswoldseweg 604, 9728 BG Groningen/Holland
Edelmann, Dr. med. dent. Hermann und Frau, Guntherstraße 38, 8500 Nürnberg
Ehrendorfer, Prof. Dr. F., Botanisches Institut und Botanischer Garten der Universität
Wien, Rennweg 14, A-1030 Wien
Emde, Fritz, Am-Schops-Treck 42, 5600 Wuppertal 17
Errulat, Wilhelm, Poststraße 28, 5650 Solingen-Wald
Freytag, Bernd, Vorm Holz 4, 5600 Wuppertal 1
Frobin, Dr. W., Sonderforschungsbereich 88, Arbeitsgruppe C 1, Hüfferstraße 27,
4400 Münster
Gack, Claudia, Zoologisches Institut der Universität, Albertstraße 21a, 7800 Freiburg i. Br.
Gähler, Klaus-Ulrich, Gretchenstraße 37, 3000 Hannover 1
Geiger, Josef, Elisenhöhe 5, 5600 Wuppertal 1

Gölz, Peter, Trottenwiesenstraße 25, CH-8404 Winterthur
 Götze, Dr. Hans-Jürgen und Frau, Bergstraße 123, 4630 Bochum 1
 Greuter, Prof. Dr. W., Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem,
 Königin-Luise-Straße 6–8, 1000 Berlin 33
 Grube, Agnes, Am Weihergraben 5, 6450 Hanau/Main
 Halbauer, Dieter und Frau, Kapellenstraße 9a, 5000 Köln 91
 Hartberg, Werner und Frau, Fuchsküppelweg 12, 3500 Kassel
 Hauser, Herbert, Wörnetstraße 21, 7253 Renningen
 Hegendorf, Herbert, Kölner Straße 37, 5880 Lüdenscheid
 Hestermann, Hildegard, Ruhrstraße 10, 5800 Hagen 1
 Hoffmann, Helmut, Kemmannstraße 109, 5600 Wuppertal 12
 Hoffmann, Dr. Reinhold, Hoffmann-Löwer, Christel, Zum Pleßbach 36, 4322 Sprockhövel 1
 Houver, G., Rotdorn 1, 4030 Ratingen
 Jansen, Hans, Süthers Garten 9, 4300 Essen 1
 Jung, Dr. Eberhard, Arzt für Allgemeinmedizin, Gramerstraße 78, 2870 Delmenhorst
 Kadan, Dr. Helmut und Frau, Dittesgasse 1/7, A-1180 Wien, 18
 Kalteisen, Manfred, Ulmer Straße 91, 7906 Blaustein
 Kaminsky, Ulrich, Hauptstraße 58, 5830 Schwelm i. W.
 Karg, Christian und Frau, Zur Kaisereiche 100, 5600 Wuppertal 12
 Klein, Dr. Erich, Wiesenweg 50, 3450 Holzminden
 Kolbe, Dr. Wolfgang, Fuhlrott-Museum, Auer Schulstraße 20
 (Haus der Erwachsenenbildung), 5600 Wuppertal 1
 Künkele, Dr. S., Blumenstraße 6, 7016 Gerlingen
 Küstner, Wolf
 Kupka, Jutta und Marcus, Heuberger Torweg 15/108, 7400 Tübingen
 Lembeck, Max und Frau, Albertstraße 90, 4000 Düsseldorf
 Leuthard, Otto, Bächliweg 13, CH-3626 Hünibach
 Liebisch, Wolfgang und Frau, Gebbertstraße 146, 8205 Erlangen
 Løjtnant, Bernt, Botanical Institute University of Aarhus, 68 Nordlandsvej,
 DK-8240 Risskov
 Ludwigs, Dr. C. J. und Frau, Dürerstraße 11, 4630 Bochum
 Lückel, Emil und Frau, Bornemannstraße 2, 6000 Frankfurt 70
 Medler, Johannes, Adalbertstraße 11, 8480 Fulda
 Meusel, Prof. Dr. Hermann, Botanisches Institut und Garten der Universität, Im Neuwerk,
 DDR-402 Halle/Saale
 Meyer, Franz und Waltraud, Thomasiusstraße 31, 8500 Nürnberg
 Niessen, Kurt und Frau, Oppelner Weg 25, 4000 Düsseldorf
 Paterny, Ulrich, Bachstraße 37, 6380 Bad Homburg v. d. H.
 Peisl, Dr. Peter, Tagelswanger Straße 1, CH-8307 Effretikon ZH
 Pieper, Rudolf, Essenbacher Straße 6, 8520 Erlangen
 Pieper, Wilfried, Böhler Weg 28, 5600 Wuppertal 2
 Ramin, Ingrid von, Heilmannstraße 52, 6000 Frankfurt 50
 Rausch, Dr. K. A., Gesamthochschule Siegen, Adolf-Reichwein-Straße 2, 5900 Siegen 21
 Rechenberger, Wolfgang, Rathelbeckstraße 333, 4000 Düsseldorf 12
 Reinhard, H., Probsteistraße 77, CH-8051 Zürich
 Renk, Burkhard und 2 Personen, Goethestraße 16, 4740 Oelde 1
 Renz, Dr. J., Kirschblütenweg 12, CH-4059 Basel
 Reschke, Dr. C., Am Bruch 32, 5353 Mechernich (Kommern-Süd)
 Rohde, Dr. med. D., Robert-Koch-Straße 32, 5000 Köln
 Rysy, Dr.-Ing. Wolfgang, Steinheilstraße 22, 8520 Erlangen

Salkowski, Hans-Erich, Mittelstraße 81, 5450 Neuwied 1
 Schall, Oliver, Heinrich-Janssen-Straße 14, 5600 Wuppertal 2
 Schmid-Fisler, Walter, Obermattstraße 75, CH-8330 Pfäffikon ZH
 Schmidt, Wolfgang, Hegelstraße 9, 7410 Reutlingen
 Schneider, Kurt, Heidter Berg 61, 5600 Wuppertal 2
 Schumacher, Dr. Wolfgang, Steinfelder Weg 3, 5376 Nettersheim-Marmagen
 Schulz, Hartmut und Frau, Franz-Liszt-Straße 4, 6300 Lahn-Atzbach 1
 Schulze, Dr. Gerhard, Leuschnerstraße 46, 6700 Ludwigshafen/Rh.
 Senghas, Dr. Karlheinz, Botanischer Garten der Universität,
 Im Neuenheimer Feld 340, 6900 Heidelberg
 Sundermann, Prof. Dr. Hans, Gesamthochschule Wuppertal, Fachbereich 9 –
 Chemie – Biologie, Gaußstraße 20, 5600 Wuppertal 1
 Taubenheim, Gerd, Diepensiepen 20A, 4020 Mettmann
 Teschner, Dr. W., Im Knippert 12, 5620 Velbert 1
 Thiemann, Adolf und Frau, Hohensteiner Straße 28, 6478 Nidda 1
 Uphoff, Prof. Dr. Wilhelm, P. A., Fachhochschule Kiel, FB Technik, Legienstraße 35,
 2300 Kiel
 Vermeulen, Dr. P., De Blomhof 3, 1852 RE Heiloo/Niederlande
 Vöth, Walter, Haydngasse 29, A-2340 Mödling
 Wagner, Dr. Rüdiger, Haferbuckel 27, 4019 Monheim
 Waldmann, Heinrich, Steubenstraße 25, 3500 Kassel
 Walther, Herrmann, Haydnstraße 64, DDR-8019 Dresden
 Werner, Dr. Ulrich, Kiesbergstraße 56, 6100 Darmstadt
 Westphal, Hans, Apotheke, Am Sternenkamp 4, (Thiede-Steterburg),
 3320 Salzgitter 31
 Wieferspütz, Dr. W., Hansa-Alle 26, 5860 Iserlohn
 Wilhelm Guenter, Prof., Ramsbachstraße 82, 7000 Stuttgart 70
 Willing, Dr. Eckhard und Frau, Hackerstraße 5, 1000 Berlin 41
 Wirth, Dr. Hans Wolfgang, Ernst-von-Harnackstraße 11, 6200 Wiesbaden
 Wischmann, Finn, Bernh. Herres u. 30, Oslo 3/Norwegen
 Wörner, Rose und Gustav, Landschaftsarchitekten, Schimmelweg 14, 5600 Wuppertal 11
 Wolowski, Günther, Postfach 1868, (Lenastraße 12), 4300 Essen 1
 Zaiss, Heinz-Werner, Ing. (grad.), Hans-Geiger-Straße 49, 8520 Erlangen

Begrüßung der Tagungsteilnehmer durch den Oberbürgermeister der Stadt Wuppertal, Herrn Gottfried Gurland

Söchste Orchideentage in Wuppertal. Wer dies als Laie hört, denkt wohl zuerst an tropische Raritäten, die für teures Geld in unseren Blumenläden angeboten werden. In Wirklichkeit handelte es sich jedoch um ein Treffen international anerkannter Wissenschaftler aus mehreren Ländern im Wuppertaler Fuhlrott-Museum. Und mit Erstaunen vernahm der Laie, daß auch in unseren Breiten Orchideen heimisch sind, selbst in einer Großstadt wie Wuppertal.

Leider muß man in diesem Zusammenhang aber feststellen, daß die heimischen Orchideen ebenfalls wie ihre exotischen Verwandten durch ihre Farbenpracht – hinzu kommt noch die Seltenheit – bestechen und von Wanderern in Unkenntnis ausgerissen oder aber durch den Raubbau an der Natur zum Aussterben verurteilt sind.

Um so erfreulicher ist es, wenn durch Orchideentage, wie sie im dreijährigen Rhythmus in Wuppertal stattfinden, die Bürger auf die Gefahren, die diesen schönen Blumen drohen, hingewiesen werden. Man soll sich an der Schönheit und Vielfalt der Natur erfreuen, ohne sie zu zerstören, ohne aus falschem Besitzerstolz geschützte Pflanzen zu Hause in der Vase präsentieren zu wollen.

Möge die im Anschluß an die Tagung erstellte Broschüre, die über den Schriftentausch des Fuhlrott-Museums in viele Länder der Welt geht, nicht nur den Namen Wuppertal bekannt machen, sondern vor allen Dingen bei einem möglichst großen Kreis die Liebe zur Natur stärker als bisher entfachen und Verständnis für den Naturschutz wecken.

Begrüßung durch den Direktor des Fuhlrott-Museums, Herrn Dr. Wolfgang Kolbe

Meine sehr geehrten Damen und Herren,

es war kein geringerer als Johann Carl FUHLROTT, der Entdecker des Neandertaler-menschen, der 1846 den Naturwissenschaftlichen Verein in Elberfeld, einem heutigen Stadtteil von Wuppertal, gründete. Die Naturaliensammlung dieses Vereins, aus der später ein Museum wurde – es war also gewissermaßen der Vorläufer des heutigen Fuhlrott-Museums – geht ebenfalls auf eine Anregung von FUHLROTT zurück. FUHLROTT selbst und sein Naturwissenschaftlicher Verein arbeiteten in einer Reihe von Disziplinen, z. B. in der Paläobotanik, der Botanik, der Zoologie und Geologie. Der eigentliche Aktionsradius, in dem damals vor 132 Jahren gewirkt wurde, war das nördliche Rheinland. Heute kann man erkennen, daß der Naturwissenschaftliche Verein in Wuppertal in Zusammenarbeit mit dem Fuhlrott-Museum in gleichem Maße versucht, die Naturgeschichte des nördlichen Rheinlandes zu erkunden. Es sind z. T. ähnliche Probleme, die hier bei uns bearbeitet werden. Wenn FUHLROTT 1860 u. a. einen Aufsatz veröffentlichte mit dem Thema „Das Wuppertal in seiner Armut an Singvögeln“, so könnte ich mir vorstellen, daß 1980 Herr SUNDERMANN einen Aufsatz schreiben wird zum Thema „Das Wuppertal in seiner Armut an Orchideen“.

Es war schon FUHLROTTs Idee, nicht nur den Raum des nördlichen Rheinlandes zu erkunden, sondern er bearbeitete auch überregionale Themen. Einer seiner Aufsätze aus dem Jahre 1858 heißt beispielsweise „Die Klapper oder die Rassel der Klapperschlange“. Auch gegenwärtig ist es für den Naturwissenschaftlichen Verein in Wuppertal und für das Museum ein echter Höhepunkt, wenn wir überregionale Tagungen wie die, die heute und morgen in diesem Hause stattfindet, durchführen können. Der rote Faden, den FUHLROTT aufgenommen hat, möge sich auch künftig durch die gemeinsame Arbeit des Vereins und des Museums ziehen, sei es in der Naturraumerforschung des Landes oder bei Tagungen wie der der Orchideologen.

Erlauben Sie mir in diesem Zusammenhang noch ein Wort des Dankes zunächst an Herrn Prof. Dr. SUNDERMANN selbst, der keine Mühe gescheut hat und der mit rechter Strategie die Vorbereitung dieser Tagung durchführte. Wir alle, die mit solchen Dingen zu tun haben, wissen, was das für eine Sisyphusarbeit ist. Herzlichen Dank, Herr

SUNDERMANN! – Ich möchte aber auch meinen zahlreichen Mitarbeitern danken, die hinter den Kulissen für die Gesamtorganisation sorgen. Sie helfen, die vielfältigen Arbeiten, die erledigt werden müssen, zu bewältigen. Schließlich möchte ich dem Wuppertaler Presse- und Werbeamt herzlich für seine Mithilfe danken.

Meine Damen und Herren, ich wünsche Ihnen für heute und morgen eine erfolgreiche Tagung, positive Kontakte untereinander und weiterführende Gespräche, in erster Linie natürlich zum Themenkomplex „Die Evolution der europäisch-mediterranen Orchideen“.

Dr. Wolfgang Kolbe, 1. Vorsitzender des Naturwissenschaftlichen Vereins in Wuppertal

Begrüßungs- und Eröffnungsansprache des Präsidenten der Deutschen Orchideen-Gesellschaft, Dr. Karlheinz Senghas

Liebe Freunde heimischer und europäischer Orchideen,
meine sehr geehrten Damen und Herren!

Ich darf mich zunächst beim Herrn Oberbürgermeister der Stadt Wuppertal, Herrn GURLAND, im Namen des spiritus rector auch dieser 6. Wuppertaler Orchideentagung, Herrn Professor SUNDERMANN, aber auch im Namen der Deutschen Orchideen-Gesellschaft sehr herzlich dafür bedanken, daß er persönlich zu einer Begrüßung zu uns gekommen ist. Natürlich bedauern wir sehr, daß der Herr Oberbürgermeister auch diesmal wieder seiner Terminnot gehorchend nur kurz bei uns sein konnte. Ich möchte daher Sie, Herr TEMPEL, als Leiter des städtischen Garten- und Forstamtes bitten, Herrn Oberbürgermeister GURLAND bei nächstmöglicher Gelegenheit unseren herzlichen Dank dafür zu übermitteln, daß er uns hier begrüßt hat. Seien Sie versichert, daß wir alle auch anlässlich der 5. Wiederholung unserer Zusammenkunft die nun schon fast selbstverständlich gewordene Gastfreundschaft der Stadt Wuppertal zu schätzen wissen und auch, daß wir uns mit Sicherheit an diesem Wochenende in Ihrer Stadt wohlfühlen werden. Ich muß Ihnen und damit der Stadt Wuppertal auch herzlichen Dank sagen für die vielfältige, auch materielle Unterstützung, die unsere Arbeitsgemeinschaft erneut erfahren durfte, was sie ermuntern wird, schon heute und morgen über ein 7. Treffen hier in Wuppertal nachzudenken. Da ich schon beim Danken bin, möchte ich namens unserer Gesellschaft auch meinem Vorredner, Herrn KOLBE, sagen, daß wir uns alle freuen, wiederum ein gastfreundliches Museum und eine gewohnt gute Atmosphäre für unsere Arbeitstagung vorzufinden. Ihnen, lieber Herr KOLBE und allen Ihren Mitarbeitern Dank und Anerkennung zugleich für die geleistete organisatorische Vorausarbeit und schon für das, was Sie alle freiwillig für dieses Wochenende auf sich genommen haben. So manche von uns machen Ihnen diese Arbeit nicht leicht, ich selbst habe erst vor einer Woche bemerkt, daß ich völlig versäumt hatte, mich offiziell anzumelden! Solche schwarzen Schafe mag man als Organisator gar nicht gern, wie ich aus eigener Erfahrung weiß.

Mein Freund, Professor Hans SUNDERMANN, hat auch für diese 6. Tagung nicht nur ihren Anstoß, sondern auch die Programmgestaltung übernommen, an der auch ich ein wenig mitwirken durfte. Wir alle wissen, lieber Hans, daß ohne Deine unermüdliche Regsamkeit auch diese Tagung nicht hätte stattfinden können. So freue ich mich ganz

ehrlich darüber, daß ich endlich einmal Gelegenheit habe, Dir auch in dieser offiziellen Form zu danken für alle Deine Mühen, die Du in nunmehr 15 Jahren aufgewendet hast, um es uns zu ermöglichen, in dieser gastlichen Atmosphäre uns im 3jährigen Turnus zu treffen, um hier mit vielen Gleichgesinnten die Probleme zu diskutieren, die uns die europäischen Orchideen nach wie vor aufgeben.

Jetzt ist es aber endlich an der Zeit, Sie alle, meine Damen und Herren, im Namen von Herrn Professor SUNDERMANN und im Namen der Deutschen Orchideen-Gesellschaft ganz herzlich zu begrüßen. Ihnen allen wünsche ich die erhoffte Erweiterung Ihrer Kenntnisse in Sachen Orchideen, fruchtbare Diskussionen, die bereits konstatierte Wiedersehensfreude mit vielen Freunden, aber auch neue Begegnungen, die dann schon wieder zu künftigen Vorhaben, Reisen und Tagungen hinüberreichen mögen. Zu dieser 6. Wuppertaler Orchideentagung haben sich insgesamt fast 150 Teilnehmer angemeldet, die diesmal aus 7 Ländern kommen. Bitte erlauben Sie mir, daß ich einige Teilnehmer persönlich begrüße. Schon vom Tagungsthema her freuen wir uns über die Anwesenheit eines Ehrengastes, der wohl die längste Reise nach hier unternommen hat, Herr Professor EHRENDORFER von der Universität Wien. Ich werde nachher noch Gelegenheit haben – und darin liegt auch das Besondere unserer Freude über Ihre Anwesenheit in Wuppertal – Sie auch als Redner vorzustellen. Es ist für uns auch eine Ehre, daß der erst unlängst von Genf nach Berlin übersiedelte neue Direktor des dortigen Botanischen Museums und des Botanischen Gartens, Herr Professor GREUTER, heute unter uns weilte. Er wird uns ganz sicher zumindest zu einem besonderen Thema unserer Tagung Grundsätzliches aus erster Hand berichten können. Ich begrüße auch die übrigen Gäste aus dem Ausland, aus Österreich, der Schweiz, aus Dänemark, Norwegen und den Niederlanden, wobei neben einer Reihe deutscher Teilnehmer Herr Dr. VERMEULEN zu denen zählt, die diesem Kreis fast von der ersten Stunde her angehört haben. Vom Vorstand der Schweizerischen Orchideen-Gesellschaft heiße ich Herrn SCHMID-FISLER herzlich willkommen. Eines hat uns schon immer betrübt: die Schwierigkeiten, die uns vorgegeben waren, um auch unsere zahlreichen Orchideenfreunde aus dem östlichen Ausland unter uns zu haben. Immer waren es wenigstens einige, die unter uns weilten oder die uns sogar von Ihren Arbeitsergebnissen berichten konnten. Heute kann ich nur einen einzigen begrüßen, der uns dafür aber besonders willkommen ist, Herr Professor MEUSEL von der Universität Halle an der Saale. Ich freue mich ganz besonders über dieses ein wenig unverhoffte und vom Zufall diktierte Wiedersehen.

Grüße für ein gutes Gelingen der Tagung und Bedauern über ihr Nicht-dabei-sein-Können habe ich zu überbringen zunächst von meinen beiden Vorgängern im Amt, Herrn Dr. SCHOSER aus Frankfurt und vom Ehrenpräsidenten unserer Gesellschaft, Herrn Professor HABER aus Freising. Bis noch vor wenigen Tagen stand Herr HABER auf unserer Teilnehmerliste, erst in dieser Woche mußte er einsehbar einer nicht zu umgehenden dienstlichen Verpflichtung wegen, die mit dem Naturpark Bayrischer Wald zusammenhängt, absagen. Auch Herr Professor von SOÓ aus Budapest, wo immer es ihm gesundheitlich möglich war Teilnehmer in Wuppertal, läßt herzlich grüßen, auch er bedauert sehr, aus Rücksicht auf seine Gesundheit die überaus lange Reise nach Wuppertal nicht antreten zu können. Auch von Frau WILDHABER aus Zürich und von Herrn Georges FREY aus dem Tessin sind herzliche Grüße an Sie alle hier eingetroffen. Schließlich haben wir mit großer Freude herzliche Wünsche für einen erfolgreichen Verlauf dieser Tagung von Frau Hannelore SCHMIDT, der Gattin des Bundeskanzlers – die ja die Initiatorin der „Kuratoriums zum Schutz gefährdeter Pflanzen“ ist – erhalten.

Leider sind wir, meine Damen und Herren, diesmal nicht mehr in vollzähliger Runde, denn der Tod hat uns seit dem letzten Treffen einige besonders rührige Mitarbeiter

genommen. Noch auf dem Nachhauseweg von der letzten Tagung erhielt ich die Nachricht vom Tod von Andreas VOGT aus Stuttgart, dem Begründer und Leiter des AHO Baden-Württemberg, den er nach dem Vorbild von Herrn WIŚNIEWSKI mit viel Geduld und großem Idealismus aufgebaut und zu hohem Ansehen geführt hat. Nicht lange später verstarb auch in Berlin Herr Norbert WIŚNIEWSKI, der die erste deutsche Arbeitsgemeinschaft, die sich speziell den heimischen Orchideen und deren Schutz widmete, begründete und viele Jahre leitete. Die Deutsche Orchideengesellschaft hat diesen beiden Idealisten den Jahrgang 1976 ihrer Zeitschrift „Die Orchidee“ gewidmet. Mitten aus seiner Arbeit abberufen wurde Othmar WILDHABER aus Zürich, unser Orchideen-Karpologe, der sich mit einem sonst wenig beachteten Orchideen-Teilgebiet sehr intensiv befaßte und darüber auf etlichen Tagungen uns berichtete. Seine Arbeiten werden nunmehr im Heidelberger Institut auf elektronenmikroskopischer Ebene fort- und zu Ende geführt. Ich darf Sie bitten, sich zum Gedenken an die Verstorbenen von Ihren Plätzen zu erheben. – Ich danke Ihnen für die Ehre, die Sie damit den Herren VOGT, WIŚNIEWSKI und WILDHABER erwiesen haben.

Meine Damen und Herren! Wir treffen uns hier und heute zum 6. Mal in Wuppertal zu einer Arbeitstagung über Probleme unserer europäischen Orchideen. Manche von Ihnen sind heute zum 6. Mal hier, manche von Ihnen zum ersten Mal, die meisten stießen im Lauf der Jahre zu diesem stabil gewordenen Kreis. Persönlich meine ich, daß diese Symposien nunmehr an einem Wendepunkt angelangt sind. Das machte es notwendig, zurückzublicken und vorauszuschauen. Damals, Ende der 50er und Anfang der 60er Jahre gab es einen kleinen, äußerst arbeitsintensiven und geländeerfahrenen Kreis, der sich in Opladen im Hause der Familie Dr. STROH mit einer jährlichen Regelmäßigkeit traf, um in erster Linie floristische und taxonomische Fragen, die sich aus dem Erfahrungsbereich der Teilnehmer heraus ergaben, zu diskutieren und zu klären. Es war von Anbeginn an nicht nur die gleiche Interessenlage, welche die Teilnehmer miteinander verband, sondern auch die starken menschlichen Bindungen, welche diesen Treffen ihren besonderen Gehalt verliehen. In jene Zeit fiel das Erscheinen der großartigen Ophrys-Monographie von Herrn Dr. NELSON, und das mußte fast zwangsläufig zu dem Wunsch führen, die in dieser Monographie so zahlreich aufgezeigten Probleme in einem größeren Kreis zu analysieren, zu diskutieren und zu verdauen. Herr Professor SUNDERMANN war dann derjenige, der durch seine damalige berufliche Stellung am ehesten die Möglichkeit der Realisierung eines Treffens im vergrößerten Kreis erkannte und dieses Vorhaben dann auch mutig in die Tat umsetzte.

Ca. 50 Teilnehmer trafen sich 1963 bei den Farbenfabriken Bayer AG., um sich ein Wochenende lang ganz den „Problemen der Orchideengattung Ophrys“ zu widmen. Der auch in einer Publikation niedergelegte Erfolg gab den Initiatoren, gab dem Organisator Recht, und so gehörte schon nicht mehr ganz so viel Mut dazu, drei Jahre später eine weitere Tagung zu starten, diesmal mit einem sprunghaft vergrößerten Teilnehmerkreis und einem Thema, das frei vom Vorbild war und sich der nicht weniger schwierigen Gattung Dactylorhiza widmete. Die Auswertung jener 2. Tagung war ein dorniger Weg und sie konnte soeben noch vor der dann der Gattung Epipactis zugeachteten nächsten Tagung abgeschlossen werden. Noch einmal war 1971 eine distinkte Gattung, das Knabenkraut selbst, Tagungsthema, daneben drängten bereits Nachträge zu früheren Tagungen zum Vortrag und zur Niederschrift. Für das durch die deutsche Welt-Orchideen-Konferenz um ein Jahr auf 1975 verschobene 5. Treffen vereinbarten wir ein floristisches Rahmenthema, mit dem erstmals weniger der forschende als vielmehr der allerdings kaum weniger interessante deskriptive Aspekt über die Orchideenflora von den meisten von uns wenig oder nicht bekannten Ländern dominierte. Auch für diese jetzige Tagung wollten wir auf ein Rahmenthema nicht verzichten und entschieden uns, wenn auch

sehr zögernd, für die „Evolution“. Obwohl bereits zum Abschluß der letzten Tagung angekündigt, erbrachte dieses Thema doch nicht die erhofften Vortragsanmeldungen. Ob wir uns mit diesem Thema zu weit vorgewagt haben, wird erst der heutige und morgige Tag zeigen. Gewiß, wer sich auch nur mit dem Vergleich zweier nächstverwandter Taxa unter bestimmten Gesichtspunkten beschäftigt, betreibt schon ein klein wenig Evolutionsforschung, – dennoch erwünschten wir uns mehr den weiteren Rahmen. Man muß jedoch ganz klar sehen, daß es für den nicht hauptamtlich mit der Materie Beschäftigten außerordentlich schwierig, weil sehr zeitraubend geworden ist, sich mit moderner Taxonomie und Evolution aktiv zu befassen. Von hier aus erhoffen wir uns insbesondere von den beiden Eingangsvorträgen wesentliche Impulse für künftige Arbeiten und Beobachtungen. Dennoch wird mehr noch als 1975 morgen Abend die Frage verbleiben: Gibt es im europäisch-mediterranen Bereich überhaupt noch ein weiteres Rahmenthema, das uns für 1981 verbleiben könnte und das von den hier versammelten Teilnehmern zu bewältigen ist? Natürlich gibt es noch ein solches, u. zw. ein hochaktuelles: den Naturschutz mit seinen vielfältigen Grundlagen. Es scheint aber, als sei dieses Thema bereits von der Konkurrenz im eigenen Land mit Beschlag belegt. Der Arbeitskreis für Heimische Orchideen Baden-Württemberg hat bisher in Schwäbisch-Gmünd zwei Tagungen – Wochenendtagungen ähnlich den hiesigen – veranstaltet und bereitet eine dritte vor, die sich zielgerichtet mit dem Naturschutz und insbesondere seiner derzeit noch wichtigsten Grundlage, der Bestandserfassung im Rahmen einer Kartierung, befaßt. Das dahinterstehende Großprojekt wird uns morgen durch Herrn Dr. KÜNKELE vorgestellt werden. Es gibt erstgemeinte Stimmen, die Schwäbisch-Gmünd als echte gewollte Konkurrenz zu Wuppertal ansehen. Das ist ganz sicherlich nicht der Fall, denn es handelt sich hier um zwei Teilnehmerkreise, die einfach aus ihrer Geschichte heraus auf unterschiedliche Weise entstanden sind und daher von ihrer Interessenlage nicht unerheblich divergieren. Dennoch haben wir ein gemeinsames Objekt: die europäische Orchideenflora, und um ihren Schutz geht es uns hier im Westen wie dort im Süden. Immerhin war mein – und nicht nur mein – intensives Anliegen, beide Richtungen und beide Kreise innerhalb der Deutschen Orchideen-Gesellschaft zu vereinigen, damit wir umso mehr unserem Satzungsauftrag in bezug auf die heimischen Orchideen und ihrem Schutz entsprechen können. Diese Zusammenführung ist bedauerlicherweise mißlungen, doch möchte ich auf die Gründe hierfür an dieser Stelle nicht eingehen. Es hätte möglich sein können und müssen, unter dem Dach der Deutschen Orchideen-Gesellschaft alle vorhandenen Kräfte und Erfahrungen, mögen sie nun ihr Schwergewicht im forschenden oder konservierenden Bereich haben, zu sammeln, um gemeinsam und unter einheitlichen Vorzeichen an der Lösung bestehender Probleme zu arbeiten und um gemeinsam unserem identischen Ziel näherzukommen: Das ist die Bearbeitung wissenschaftlicher Probleme, das ist der Schutz der Orchideenflora unter Einschluß des Mittelmeergebietes und letztendlich die Lösung des Kulturproblems als Bestandteil eines aktiven Naturschutzes. Jede Verzettelung auf diesem Weg ist zu bedauern.

Sie sehen, meine Damen und Herren, daß wir es uns mit der Entscheidung über die 7. Wuppertaler Orchideentagung nicht leicht machen können, sofern wir uns nicht der Einfachheit halber darauf einigen wollen – was sehr zu bedauern wäre –, daß eine nächste Tagung ganz einfach die Fortsetzung der Summe aller bisherigen sein könnte.

Nutzen Sie bitte, meine Damen und Herren, heute und morgen in reichem Maß die durch die, wie ich meine, gute Programmgestaltung gegebenen Möglichkeiten zur allseitigen Kontaktaufnahme, nutzen Sie sie zur Fragestellung und Diskussionen so ausgiebig, daß Sie morgen Abend sagen können, der Besuch dieser Tagung habe sich mehr als gelohnt. In diesem Sinn eröffne ich hiermit die 6. Wuppertaler Orchideen-Tagung.

Hybridisierung, Polyploidie und Evolution bei europäisch-mediterranen Orchideen

Die Entstehung und Entfaltung der Mannigfaltigkeit der Lebewesen ist ein zentrales Problem der Biologie, eine Fragestellung, die uns immer wieder neue Rätsel und Probleme aufgibt. Es ist zwar unumstritten, daß dabei – wie uns die moderne synthetische Evolutionstheorie lehrt – Mutation und Rekombination, Selektion und Isolation als Hauptfaktoren des Evolutionsgeschehens gelten müssen. Über diesen großen Rahmen hinaus gibt es aber zahlreiche Einzelfragen, die noch einer weitergehenden und vertiefenden Klärung bedürfen. Dieser Aufgabe sollen auch die folgenden Ausführungen über die Bedeutung der Hybridisierung und Polyploidie für die Evolution europäisch-mediterraner Orchideen dienen. Die vielfach nur formalen taxonomischen Probleme der überaus kritischen Gattungs- und Artabgrenzung bei den Orchideen sollen dabei ausgeklammert bleiben.

Der Begriff „Hybridisierung“ bezeichnet Kreuzungsvorgänge zwischen sexuell unvollständig isolierten Sippen mit unterschiedlicher genetischer Struktur und unterschiedlicher Merkmalsausbildung. Innerhalb dieses breiten Rahmens soll zuerst die sogenannte **homoploide Hybridisierung** behandelt werden: Homoploide Hybriden entsprechen in der Zahl, vielfach auch in der Struktur der Chromosomen ihren Elternsippen; sie sind steril oder pflanzen sich \pm normal sexuell fort (EHRENDORFER 1978). Bei sexueller Fortpflanzung kommt es zur Rekombination und zur raschen Freisetzung einer ungeheuren Variabilität, einer Variabilität, die auf der Basis von Mutationen nur sehr viel langsamer entstehen könnte. Wenn man zwei Individuen kreuzt, die sich in zwei Erbanlagen (Genen) unterscheiden, dann entstehen in der zweiten Hybridgeneration (F_2) 9 erblich verschiedene Rekombinationstypen. Unterscheiden sich aber z. B. die beiden Kreuzungspartner in 10 Erbanlagen (wie dies bei Rassen- und Artkreuzungen häufig zutreffen kann), dann sind es in der F_2 bereits 59049 Rekombinationstypen!

Bei Hybriden, die sich über die F_1 und F_2 hinaus fortpflanzen, wird darüber hinaus noch folgendes wichtig: Die unterschiedlich angepaßten Erbsysteme (Genome) der Ausgangsippen werden bei den hybridogenen Nachkommen \pm eingeschmolzen und umgebaut. Wir wissen heute, daß in den Genomen der höheren Pflanzen und Tiere neben den früher allein beachteten und singulären Strukturgenen nicht direkt an der Merkmalsausbildung beteiligte, \pm stark wiederholte (repetitive) DNS-Abschnitte einen relativ großen Anteil am Erbgut ausmachen. Allein schon ein Umordnen dieser komplexen Systeme innerhalb eines Genoms kann zu beachtlichen Veränderungen im Phänotyp führen, bei der Rekombination verschiedener Genome im Rahmen der Hybridisierung ergeben sich daraus noch viel drastischere Konsequenzen und vielfach ganz entscheidende Impulse für die Evolution. Aus dem Gleichgewicht geratene hybridogene Genome haben wesentlich erhöhte Mutationsraten und tendieren zu neuen stabilen Organisationsformen. Homoploide Hybridisierung kann also zur teilweisen oder völligen Einschmelzung von Sippen führen, gleichzeitig aber auch wesentliche Anstöße für die divergente Evolution bedingen.

Im Verlauf der Evolution sind divergente Differenzierung und konvergente Hybridisierung vielfach so eng miteinander verzahnt, daß sie sich nur schwer voneinander trennen lassen. Dies wurde schon von ANDERSON (1949, 1953) betont und dann als Prinzip der Differenzierungs-Hybridisierungszyklen verallgemeinert (EHRENDORFER 1959).

Woran lassen sich Differenzierung und Hybridisierung nun im kritischen Fall tatsächlich unterscheiden? Dadurch, daß die Hybridderivate (B) vielfach gewisse Defekte der Meiose und Fertilität aufweisen, in ihrer Merkmalsausbildung zwischen den postulierten Elternsippn (A und C) liegen und variabler sind als diese, und daß sie im Vergleich zu diesen Elternsippn ökologisch und geographisch \pm intermediäre, vielfach jüngere Lebensräume besiedeln.

All dies trifft bei hybridogener Sippnkonvergenz $A \times C \rightarrow B$ häufig, aber keineswegs immer zu und kann in ähnlicher Weise auch durch Sippndivergenz bedingt sein, so z. B. dann, wenn man sich A und C aus B entstanden denkt: $A \leftarrow B \rightarrow C$. Dann ist selbst die erfolgreiche experimentelle Synthese von intermediären, B entsprechenden Individuen im Kreuzungsversuch nicht unbedingt ein Beweis dafür, daß B aus der Hybridisierung von $A \times C$ entstanden ist. Wie wir erst unlängst wieder und anfänglich der Bearbeitung hybridogener *Ophrys*-Sippn dargelegt haben (DANESCH & EHRENDORFER 1975): Nur die Korrelation und Kohäsion der Merkmale der vermuteten Elternsippn bei den Zwischenformen kann als definitiver Beweis für ihre hybridogene Entstehung gelten, und auch das nur dann, wenn die daraufhin analysierten Merkmale nicht auch schon bei den Elternsippn miteinander korreliert sind. Diese These geht darauf zurück, daß ANDERSON (1949, 1953) und viele andere Autoren (vgl. z. B. GRANT 1975, 1979 und dort angeführte Literatur) bei zahlreichen experimentellen und einwandfreien natürlichen Hybridnachkommen gezeigt haben, daß die Merkmalssyndrome der Elternsippn (also etwa A und C) innerhalb der Hybridpopulation (also etwa B) miteinander fast immer phänotypisch \pm verknüpft, also korreliert bleiben. Dieses Phänomen geht offenbar zum Großteil auf genetische bzw. physiologische Koppelung der Erbanlagen infolge der langen „Coadaptation“ innerhalb der Ausgangssippn vor ihrer Hybridisierung zurück und kann jedenfalls nicht als Ergebnis einer selbständigen Evolution der Zwischensippe interpretiert werden.

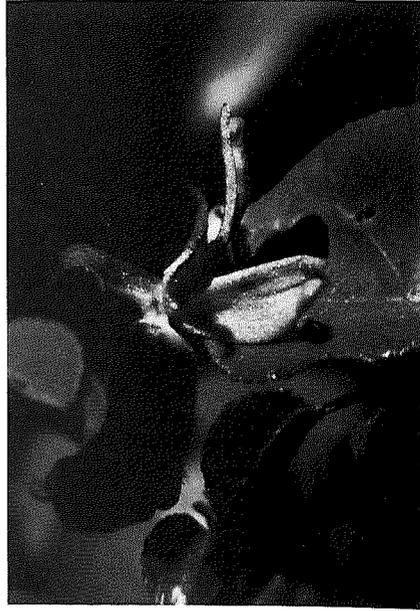
Besonders augenscheinlich läßt sich die Korrelation elterlicher Merkmale bei Hybridnachkommen anhand der von ANDERSON entwickelten Streudiagramme darstellen. Dabei bilden die Hybridindividuen zwischen den Elternsippn eine sogenannte Korrelationsspindel (vgl. z. B. Abb. 4): Individuen von B, die sich in einem Merkmal dem Elter A bzw. C annähern, zeigen meist auch in den anderen Merkmalen eine größere Ähnlichkeit mit A bzw. C; extreme Merkmalskombinationen von A und C würden außerhalb der Spindel liegen, sie sind nicht lebensfähig. Umgekehrt lassen sich durch Extrapolation und „Verlängerung“ aus solchen Korrelationsspindeln (etwa von B) auch Rückschlüsse auf die beteiligten Elternsippn (also A bzw. C) ziehen. Mehrfach ist es gelungen, noch nicht bekannte Elternsippn „vorauszusagen“ und dann tatsächlich in der Natur aufzufinden.

Im folgenden soll nun versucht werden, diese allgemeinen Feststellungen hinsichtlich der homoploiden Hybridisierung durch Beispiele aus den Orchideen zu illustrieren. Grundsätzlich ist ja gerade für diese hochentwickelte Angiospermenfamilie die Bedeutung von solchen Hybridisierungsvorgängen allgemein anerkannt (vgl. z. B. WITHNER 1959, 1974, DANESCH & DANESCH 1976a): Die Ausbildung von Kreuzungsbarrieren infolge von Veränderungen der Chromosomenstruktur und Chromosomenzahl ist hier gegenüber der überwiegend genmutativ bedingten, morphologischen und physiologischen Sippndivergenz stark verzögert. Daher sind Kreuzungsvorgänge auch zwischen sehr verschiedenen, als Arten und teilweise sogar als Gattungen eingestuften Sippn vielfach noch ohne wesentliche Einbußen an Fertilität und Vitalität bei den Hybridderivaten möglich.

Für den europäisch-mediterranen Raum lassen sich die Auswirkungen der homoploiden Hybridisierung am besten an der Gattung *Ophrys* demonstrieren: Sie ist bekanntlich



a



b



c



d

Abb. 1 Einzelblüten von *Ophrys bertolonii* in a) Frontal- und b) Seitenansicht, c) *Ophrys tommasinii* in Seitenansicht, d) *Ophrys x dalmatica* in Seitenansicht (Frontalansicht und Variation, vgl. Farbtafel 2).

überaus formenreich und ganz offenkundig noch in einer Phase aktiver Evolution. Abgesehen von zahlreichen allgemein anerkannten Hybridkombinationen, wo zwischen vermischt wachsenden Populationen klar abgegrenzter Parentalsippen vorübergehend und vereinzelt spontane Bastardpflanzen auftreten, sind bei *Ophrys* auch experimentelle Kreuzungsexperimente gelungen (vgl. z. B. NELSON 1962: 102 ff. und DANESCH & DANESCH 1972 sowie dort zitierte Literatur). Darüber hinaus gibt es aber auch viele Beispiele für offenkundig stabilisierte, individuenreiche und weiter verbreitete „Zwischensippen“, bei denen eine hybridogene Entstehung umstritten ist und die vielfach auch nur mit einer oder auch ganz ohne ihre postulierten Parentalsippen als „Halbwaisen“ oder „Vollwaisen“ vorkommen (vgl. dazu die frühen Hinweise von STEBBINS & FERLAN 1956). Zu diesem Erscheinungsbild passen die recht breit gestreuten karyologischen Untersuchungen der letzten Jahre (GREILHUBER & EHRENDORFER 1975, DEL PRETE 1978): Sie haben gezeigt, daß mit Ausnahme von tetraploiden Lokalpopulationen von *Ophrys fusca* agg. (sect. *Pseudophrys* = *Fusci-Luteae*) aus dem westlichen Mittelmeerraum, die Gattung durchgehend diploid, also homoploid, ist. Eine gewisse Oszillation der Chromosomenzahlen oberhalb der diploiden Basiszahl von $2n = 36$ resultiert aus Aneuploidie, Aneusomie bzw. dem Auftreten von B-Chromosomen. Die Karyotypen der verschiedenen Arten erscheinen sehr einheitlich.

Beginnen wir mit einem noch unveröffentlichten Beispiel aus Dalmatien, wo im Raum von Šibenik zwischen morphologisch klar umschriebenen Populationen von *Ophrys bertolonii* und *O. tommasinii* (*O. sphecodes* agg.) sehr zahlreiche Individuen einer ebenfalls durchaus distinkten Sippe auftreten, die als *O. dalmatica* angesprochen werden muß (VÖTH & EHRENDORFER 1980). Unsere Bilder (vgl. Farbtafel 2 und die 4 Schwarzweißbilder 1a – d der Abb. 1) und biometrischen Daten (vgl. dazu die Streudiagramme Abb. 2) demonstrieren die intermediäre Stellung dieser Sippe in den meisten Blütenmerkmalen, aber auch ihre relative Selbständigkeit. Sehr beachtlich ist die Tatsache, daß *O. dalmatica* hinsichtlich der geringen Größe des Lippenmales und der relativen Länge des Basalfeldes zur Lippenlänge noch deutlich über die Werte von *O. bertolonii* hinaus transgrediert, in diesen Merkmalen also eine autonome Entwicklung vor Augen führt. Trotz ihres sympatrischen Vorkommens zeigen die besprochenen drei *Ophrys*-Sippen bei Šibenik Ansätze zur raumzeitlichen Isolation. Während *O. tommasinii* buschig-schattige und tiefgründigere Lokalstandorte bevorzugt, wächst *O. bertolonii* im offenen, sonnigen und eher flachgründigen Terrain; dazwischen liegen die Hauptvorkommen von *O. dalmatica*. Am 24. April 1974 waren *O. tommasinii* fast völlig verblüht, *O. bertolonii* in erster Blüte und *O. dalmatica* in Spätblüte. Obwohl im vorliegenden Fall noch keine Korrelationsberechnungen vorliegen, ist an der hybridogenen Entstehung von *O. dalmatica* kaum zu zweifeln. Jedenfalls ist auf diese, ursprünglich aus dem Raum Zadar beschriebene Sippe im mittleren Dalmatien weiter zu achten. (Wegen der Verbreitung der Parentalsippen vgl. VÖTH & LÖSCHL 1978).

Am besten dokumentiert ist die hybridogene Sippenbildung bei *Ophrys* im Verwandtschaftskreis von *O. bertolonii*, *O. atrata* (*O. sphecodes* agg.) und ihren Zwischenformen, die man ebenso wie *O. dalmatica* aus praktischen Gründen dem *O. bertolonii*-Aggregat zurechnen kann. Die Befunde erscheinen deshalb so überzeugend, weil hier zwei voneinander völlig unabhängig arbeitende Autorengruppen (O. & E. DANESCH, F. & K. EHRENDORFER 1975 sowie GÖLZ & H. R. REINHARD 1975, 1979 und P. GÖLZ 1976) trotz der Analyse unterschiedlicher Populationen und der Anwendung ganz unterschiedlicher statistischer Methoden zu grundsätzlich übereinstimmenden Ergebnissen und Schlußfolgerungen gekommen sind (Abb. 3–10).

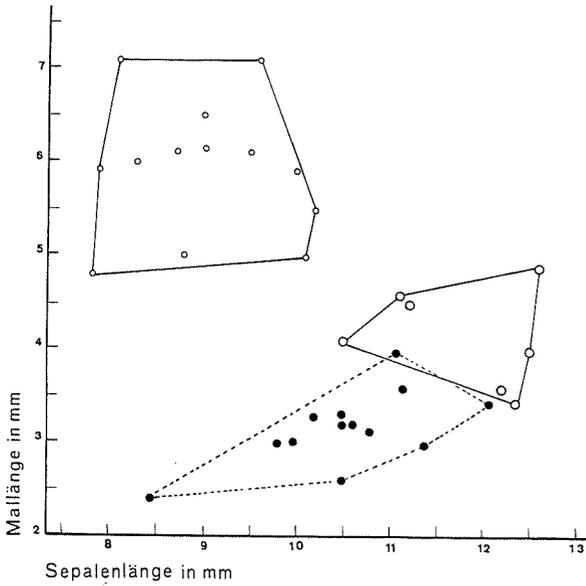
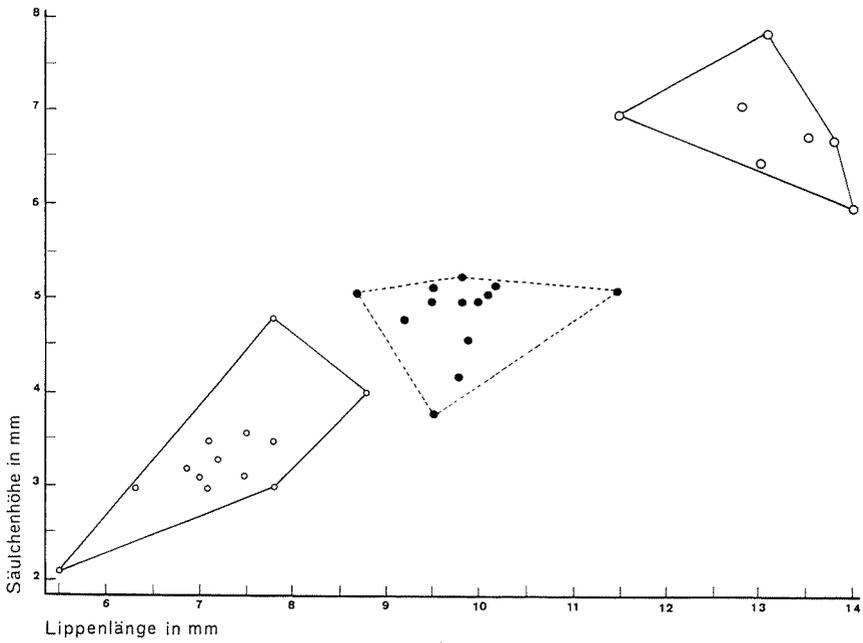
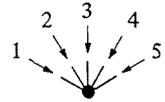


Abb. 2: Streudiagramme sympatrischer Populationen von *Ophrys tommasinii* (o), *O. dalmatica* (●) und *O. bertolonii* (O); Dalmatien, bei Šibenik (aus VÖTH & EHRENDORFER 1980).

Position der Striche an den Kreissymbolen der Individuen



1. Sepalenfarbe:	0	0-5, 5	0-2, 0-3, 2-5	2, 3, 4	: Indexwerte
	0	1	2	3	: Strichlängen
	●	●	●	●	
2. Petalenstellung: und Petalenrand:	∩	∩	∩	∩	: Indexwerte
	∩	∩	∩	∩	: Strichlängen
	●	●	●	●	
3. Lippenwölbung:	()	>	: Indexwerte
	0	1	2	3	: Strichlängen
	●	●	●	●	
4. Anhängsel:	0	↕ ↗	↘	↗	: Indexwerte
	0	1	2	3	: Strichlängen
	●	●	●	●	
5. Petalenlänge/breite:	-2,5	2,6-3,0	3,1-3,5	≡ 3,6	: Indexwerte
	0	1	2	3	: Strichlängen
	●	●	●	●	

Zu 1. Sepalenfarbe: 0 = grün, 0-5 = grün, leicht rot überlaufen, 5 = grün, starker Roteinfluß, 0-2 = grünlich-weiß, 0-3 = rosa, leichter Grüneinfluß, 2-5 = fast weiß, nur leichter Grün-Rot-Einfluß, 2 = weiß, 3 = rosa, 4 = rotviolett

Zu 4. Anhängsel: Die Pfeile bezeichnen die Richtung des Anhängsels

Abb. 3: Erläuterung der Symbole in den Streudiagrammen Abb. 4-6 (aus DANESCH & EHRENDORFER 1975).

In Süditalien sind *O. bertolonii* und *O. atrata* weit verbreitet und vielfach sympatrisch, aber durch etwas verschiedene Standortsansprüche, nur wenig überlappende Blütezeit und vor allem auch durch teilweise unterschiedliche Bestäuber ihrer Sexualtäuschblumen voneinander einigermaßen isoliert. So berichten KULLENBERG (1973) bzw. KULLENBERG & BERGSTRÖM (1974, 1976) über den Blütenbesuch von Männchen verschiedener *Andrena*-Arten auf *O. atrata*, dagegen von *Campsoscolia ciliata* ♂ auf *O. bertolonii*, während eine dritte Hymenopterengattung, nämlich *Eucera nigrilabis* ♂, von beiden *Ophrys*-Arten angelockt wird. Diesen Beobachtungen entspricht es, daß in Süditalien im allgemeinen nur vereinzelte Bastarde, seltener individuenreiche und dann sehr variable Hybridschwärme auftreten, in denen die Kohäsion der Parentalmerkmale noch sehr deutlich ist (Abb. 4).

Am Gargano ist unter starker Kanalisierung der Variabilität, dem Auftreten gewisser morphologischer Sonderentwicklungen und einer Abschwächung der parentalen Merkmalskohäsion aus solchen Hybridschwärmen eine durchaus selbständige und lokal

häufige Sippe entstanden, die O. & E. DANESCH *O. bertolonii*formis genannt haben (Abb. 5). Diese „Verselbständigung“ ist offenbar durch günstigere Konkurrenzbedingungen (*O. bertolonii* ist dort sehr selten), ein gewisses standörtliches und blütezeitliches „Ausweichen“ der jungen Tochtersippe und vielleicht auch durch einen Wechsel der Blütenbestäuber ermöglicht worden. Es ist sehr bemerkenswert, daß GÖLZ &

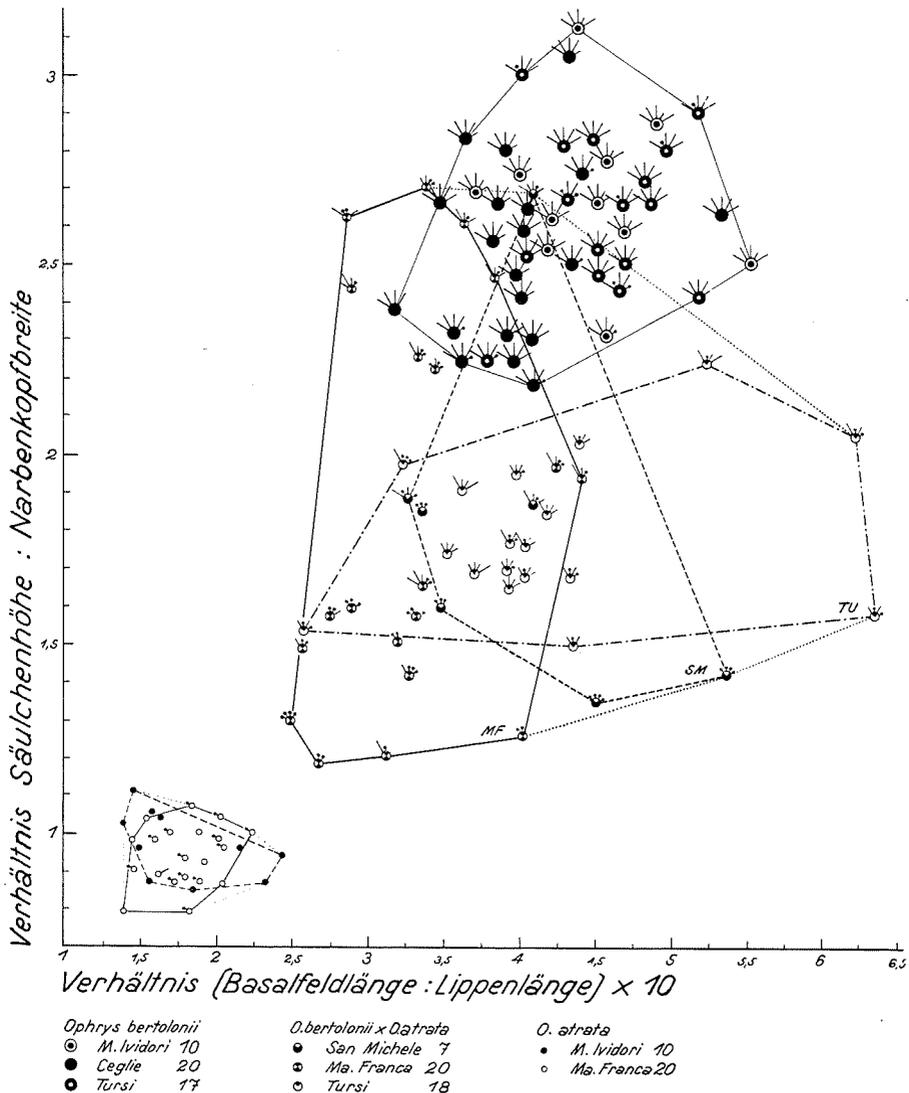
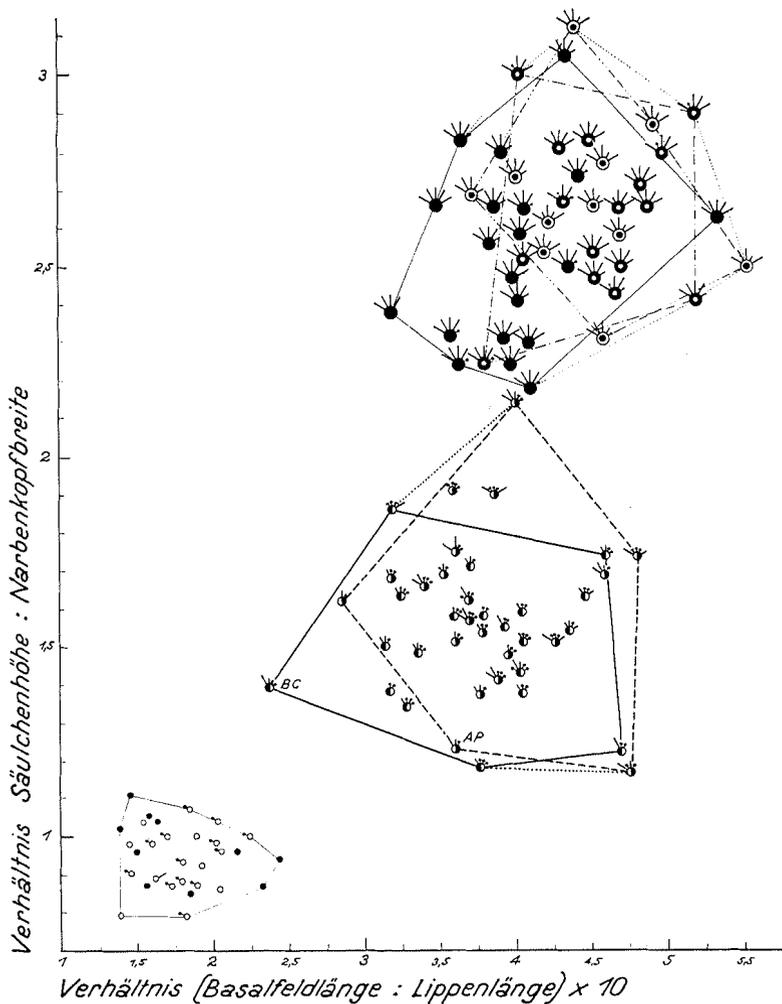


Abb. 4: Streudiagramm von 3 Populationen der *Ophrys bertolonii*, von 3 spontanen Hybridpopulationen und von 2 Populationen der *O. atrata* aus Süditalien (aus DANESCH & EHRENDORFER 1975).



O. bertoloniiformis ● *Apricens 20* ● *Borgo Celano 20*

Abb. 5: Streudiagramme von 2 Populationen der *Ophrys bertoloniiformis* s. str. vom Gargano; zum Vergleich auch die Populationen von *O. bertolonii* und *O. atrata* aus Abb. 4 (aus DANESCH & EHRENDORFER 1975).

REINHARD (1979) nunmehr über einen vergleichbaren Trend vom Hybridschwarm *O. bertolonii* x *O. sphecodes* agg. zur Lokalsippe aus Nordwest-Sizilien (und zwar aus dem Raum Palermo) berichten.

Die *O. bertoloniiformis*-Sippen vom Gargano und von Palermo sind wohl unabhängig voneinander, also polyphyletisch und polytop entstanden; sie heben sich von der umgebenden *O. bertolonii* s. str. deutlich ab. Dagegen vollzieht sich entlang der

tyrrhenischen Küste vom Mte. Argentario bis in den Raum Genua der Übergang von *O. bertolonii* s. str. sehr allmählich zu weiteren *O. bertoloniiformis*-artigen Populationen, die dann bis nach Südfrankreich und auf die Balearen ausstrahlen (GÖLZ & REINHARD 1979: Arealkarte Abb. 7). Dieser Entwicklungslinie stehen auch geographisch isolierte Vorkommen am insubrischen Alpensüdfuß nahe, wo *O. bertolonii* s. str. und auch

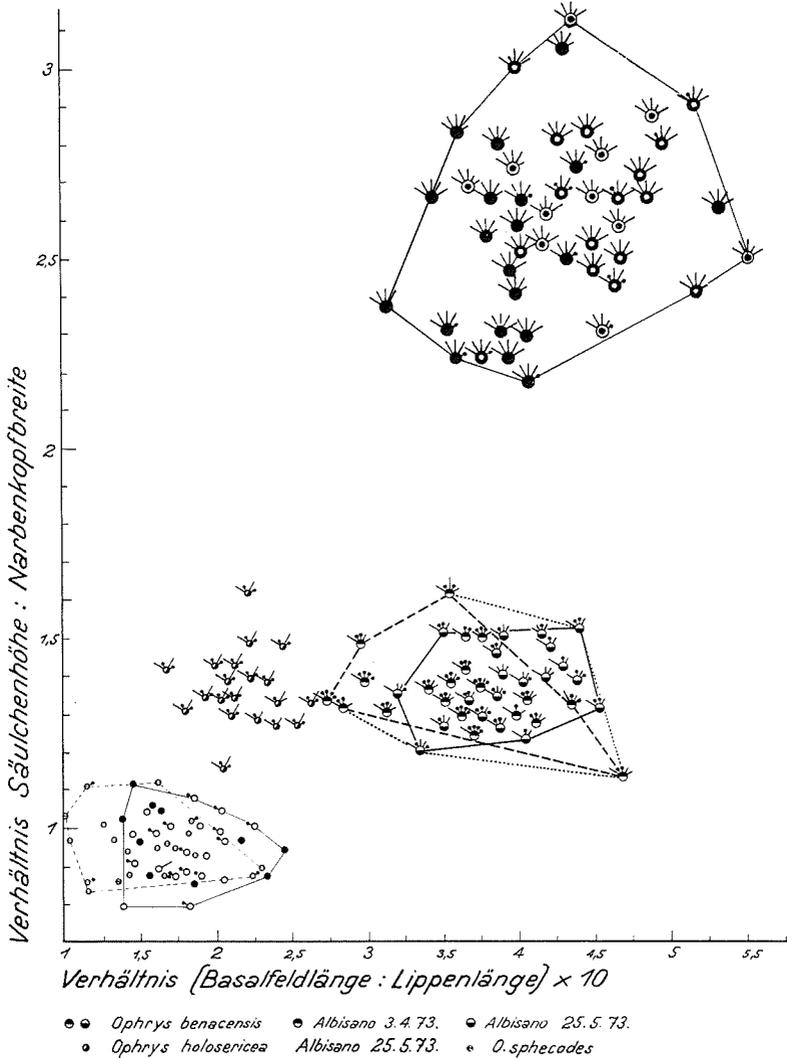


Abb. 6: Streudiagramm von 2 Populationen der *Ophrys benacensis* (*O. bertoloniiformis* s. lat.) vom Gardasee; Albisano; zum Vergleich dazu je eine Population von *O. sphecodes* subsp. *sphecodes* und von *O. holosericea* von der gleichen Lokalität sowie die Populationen von *O. bertolonii* und von *O. atrata* aus Abb. 4 (aus DANESCH & EHRENDORFER 1975).

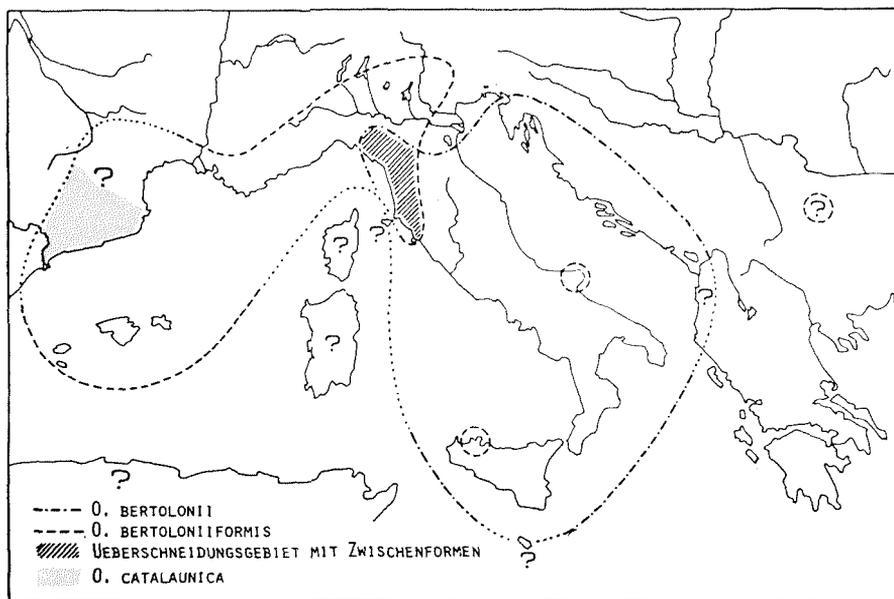


Abb. 7: Arealkarte von *Ophrys bertolonii* s. str., *O. bertoloniiiformis* s. lat. und *O. catalaunica* (aus GÖLZ & REINHARD 1979).

O. atrata heute völlig fehlen. Die hierher gehörenden Gardasee-Populationen haben DANESCH & EHRENDORFER (1975) ausführlich analysiert: Ihre hybridogene Herkunft aus *O. bertolonii* s. str. x *O. atrata* läßt sich noch heute demonstrieren, obwohl sie wahrscheinlich mit anderen mediterranen Sippen schon im früheren Postglazial (also vor 8000–10000 Jahren) eingewandert sind. Seither ist es dort offenbar zu einer zusätzlichen Merkmalsintrogression von seiten der sympatrischen *O. holosericea* gekommen (Abb. 6), einer Sonderentwicklung, der man durch die Anwendung des Namens *O. benacensis* Rechnung tragen kann.

Wie kompliziert die hybridogene Sippenbildung auch in anderen Bereichen des „Zwischenfeldes“ von *O. bertolonii* agg. und *O. sphecodes* agg. abläuft, sei zuletzt noch durch zwei abschließende Hinweise erläutert. Am Gargano ist es nach DANESCH & EHRENDORFER (1975) zur Ausbildung einer weiteren hybridogenen Brückensippe, nämlich der *O. promontorii*, gekommen: Sie verbindet die lokale *O. bertoloniiiformis* s. str. mit *O. garganica*, einer weiteren Sippe aus dem *O. sphecodes*-Aggregat. In Nordost-Spanien wird *O. bertoloniiiformis* s. lat. durch *O. catalaunica* ersetzt (vgl. Abb. 7). GÖLZ & REINHARD (1979 und unveröff.) weisen darauf hin, daß es sich dabei offenbar um eine „Halbwaise“ handelt, die aus *O. bertoloniiiformis* s. lat. und einer Sippe aus dem Formenkreis der sog. *O. arachnitiformis* entstanden sein könnte.

Die Beweisführung für die hybridogene Entstehung der oben besprochenen *Ophrys*-Sippen basiert auf der Analyse sehr zahlreicher Merkmale bei repräsentativen, individuenreichen Populationen. Für die statistische (Computer-unterstützte) bzw. graphische Auswertung haben GÖLZ & REINHARD (1975) ganze Populationen bzw. Sippen über Mittelwerte und Standardabweichungen auf ihre quantitative Differenz

und deren Signifikanz getestet. Die Abb. 8 gibt dazu eine Darstellung für 2 Merkmale bzw. Indices für 5 Populationen aus *O. bertoloniiformis* s. lat. sowie die Ausgangssippen. Das Sterndiagramm (Abb. 9) zeigt 5 Merkmale bzw. Indices und auf Sippenebene überzeugend die grundsätzliche Mittelstellung von *O. bertoloniiformis* s. lat. zwischen *O. bertolonii* s. str. und *O. sphecodes* agg. Besonders anschaulich ist die dreidimensionale Präsentation der Befunde aufgrund der „Verhältnis-Differenzen“ (Abb. 10). In ihrem zweiten Beitrag (GÖLZ & REINHARD 1979) kommen dazu noch „Leiterdiagramme“ und maßstabsgetreue Diagramme der Sippendifferenzen. Im Kontrast dazu stützen sich DANESCH & EHRENDORFER (1975) auf Streudiagramme mit Merkmalsangaben für die Einzelindividuen der analysierten Populationen (Abb. 3–6). Dadurch wird die Berechnung der korrelativen Bindungen, der „Kohäsion“ der Parentalmerkmale in den Hybridnachkommen möglich. Beide Ansätze ergänzen sich aufs beste. Danach kann

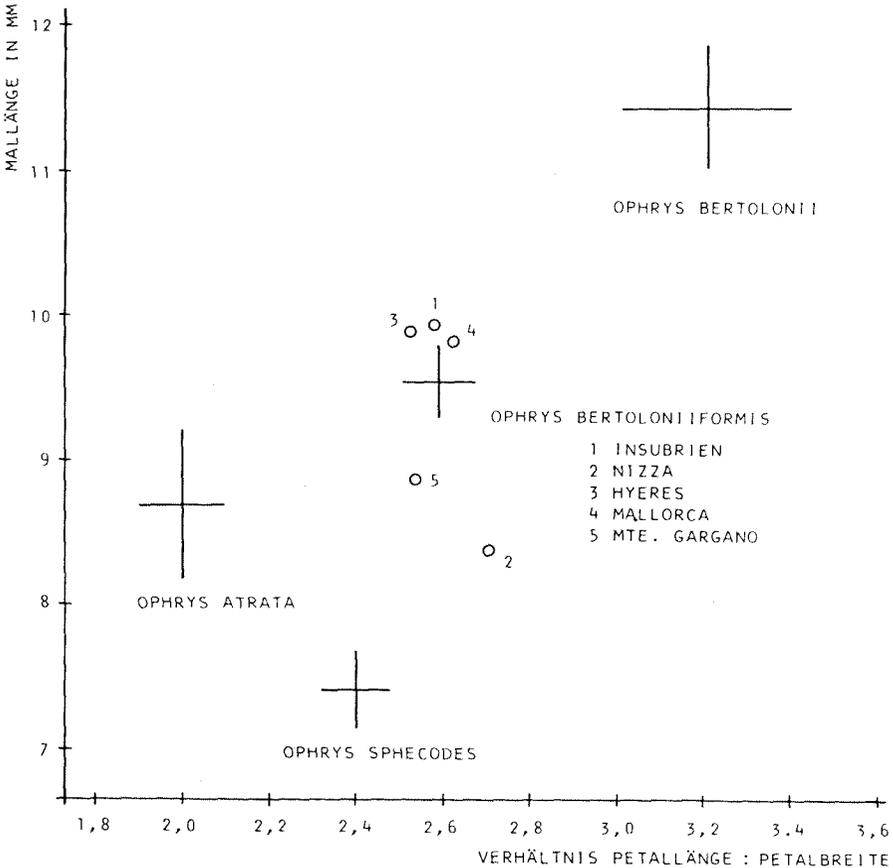


Abb. 8: Merkmalsdiagramm betreffend Mallänge und Petalenlänge: Petalenbreite (Mittelwerte; die Kreuzarme entsprechen dem 95 % Vertrauensbereich) für *Ophrys atrata* (2 Populationen), *O. sphecodes* (8 Populationen), *O. bertoloniiformis* s. lat. (5 Populationen) und *O. bertolonii* (3 Populationen) (aus GÖLZ & REINHARD 1975).

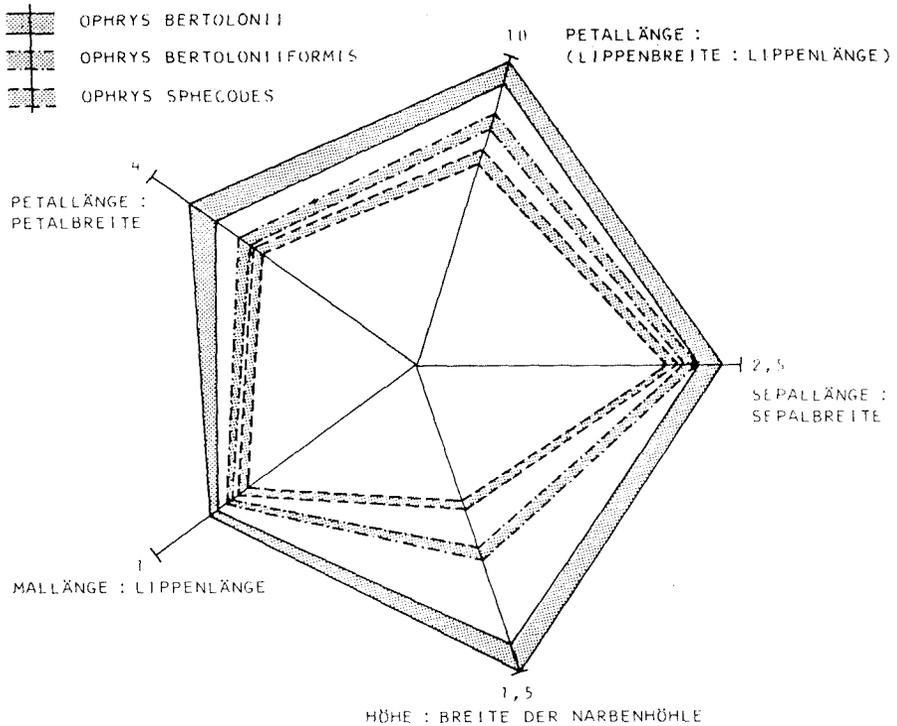


Abb. 9: Sterndiagramm betreffend 5 Verhältnismaße (Mittelwerte und 95 % Vertrauensbereich) für *Ophrys bertolonii*, *O. bertoloniiiformis* s.l. und *O. sphecodes* (vgl. Abb. 8) (aus GÖLZ & REINHARD 1975).

die komplexe hybridogene Entstehung und die darauf aufbauende raum-zeitliche Entfaltung vieler Populationen und Teilsippen aus den Verwandtschaftskreisen von *O. bertolonii* und *O. sphecodes* nach dem Prinzip der Differenzierungs-Hybridisierungszyklen nicht mehr bezweifelt werden.

Meine Ausführungen über die Bedeutung der homoploiden Hybridisierung bei *Ophrys* möchte ich abschließen mit Hinweisen auf die „Übergangsfelder“ zwischen den Formkreisen von *O. scolopax* einerseits und *O. argolica* bzw. *O. holosericea* andererseits. Sehr anschaulich haben DANESCH & DANESCH (1976b) durch Streudiagramme die Entwicklung von Einzelhybriden und Hybridschwärmen zwischen dem östlichen Repräsentanten des *O. scolopax* agg. *O. cornuta* und der am Peloponnes zentrierten *O. argolica* zu einer am südgriechischen Festland selbständigen Hybridsippe: *O. delphinensis* demonstriert. Auch hier kann die Kohäsion der Parentalmerkmale in der hybridogenen Tochtersippe festgestellt werden. BAYER, KÜNKELE & WILLING (1978) bestätigten durch Arealkarten die weite Verbreitung von *O. delphinensis* im Kontaktbereich der Parentsippen. – In Hybridpopulationen von *O. cornuta* und *O. holosericea* Dalmatiens treten *O. heldreichii*- und *O. apulica*-ähnliche Individuen auf (VÖTH & EHRENDORFER 1976). Dies muß, zusammen mit anderen Befunden (z. B. einer frühen Populationsanalyse aus Kreta: SCHMUCKER 1935), als ein Hinweis auf die große Bedeutung hybridogener Formbildung im östlichen Arealflügel dieser Verwandtschaftsgruppe gewer-

tet werden. Zu ganz ähnlichen Befunden kommt BAUMANN (1975, 1976) für den westlichen Arealflügel, wo *O. cornuta* durch *O. scolopax* s. str. vertreten wird und wo in Südfrankreich eine starke hybridogene Introgression von seiten *O. holosericea* festzustellen ist.

Wenn sich in einer Generationenfolge infolge einer Genom-Mutation die Chromosomenzahl vervielfacht, spricht man von „generativer Polyploidie“. In einer Verwandtschaftsgruppe finden sich dann z. B. die somatischen Chromosomenzahlen $2n = 20$, $2n = 40$ und $2n = 80$; hier sind aus diploiden ($2x$) teraploide ($4x$) und oktaploide ($8x$) Sippen entstanden. Werden genetisch völlig (oder weitgehend) gleichartige, also „homologe“ Chromosomensätze von Nicht-Hybriden verdoppelt, dann handelt es sich um Autopolyploidie (z. B. $AA \rightarrow AAAA$). Dagegen bezeichnet man die Verdoppelung von genetisch verschiedenartigen, nicht-homologen Chromosomensätzen bei Sippenbastarden als Allopolyploidie (z. B. $AA \times BB \rightarrow AB \rightarrow AABB$). Selbstverständlich gibt es Übergänge zwischen diesen beiden Typen der generativen Polyploidie, z. B. auch infolge von Hybridisierung zwischen Autopolyploiden (z. B. $AAAA \times BBBB \rightarrow AABB \rightarrow$

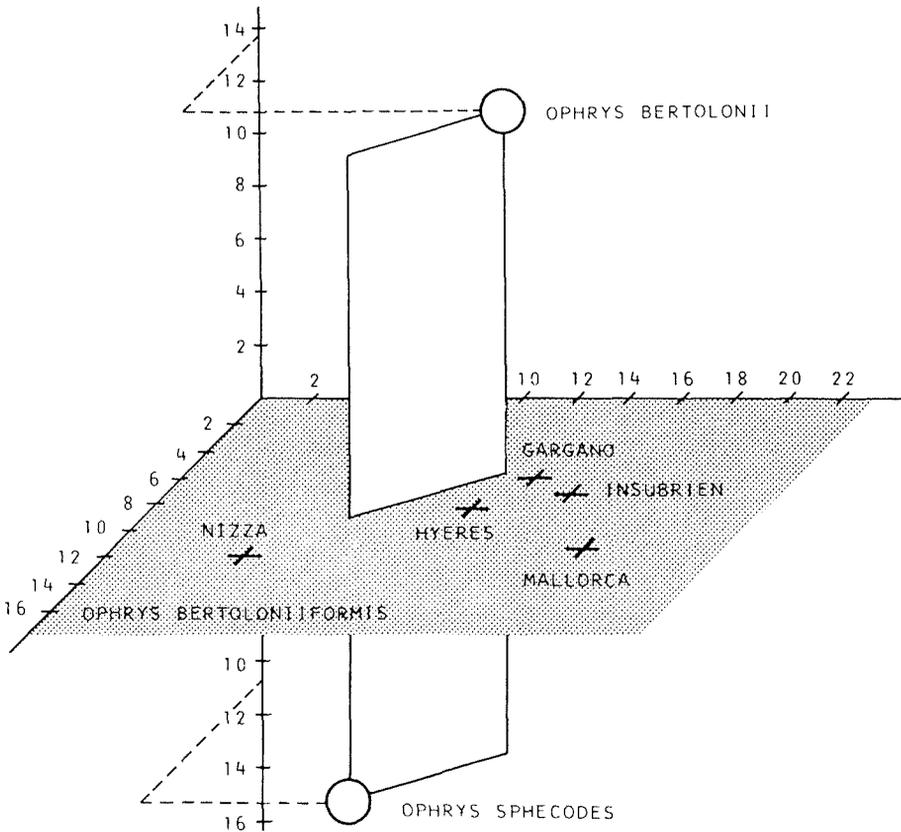


Abb. 10: Dreidimensionale Darstellung der Verhältnis-Differenzen von *Ophrys bertolonii*, *O. specodes* und von 5 Populationen der *O. bertoloniiiformis* s. lat. (aus GÖLZ & REINHARD 1975).

ABBB, AAAB etc.). Es besteht heute weitgehende Übereinstimmung dahingehend, daß bei der Entstehung natürlicher polyploider Sippen fast immer auch Hybridisierung im Spiel war, so daß wir von **hybridogener Polyploidie** sprechen können. Die Bedeutung dieses Evolutionsmechanismus erhellt aus der Tatsache, daß weit mehr als die Hälfte aller heute lebender Gefäßpflanzen polyploid sind.

Worin liegen die Vorteile von hybridogenen Polyploiden bzw. Allopolyploiden gegenüber ihren diploiden Ausgangssippen? Ich kann diesen Problemkreis hier nur ganz kurz anreißen (vgl. dazu etwa EHRENDORFER 1978: 522 ff.). Zuerst erleichtert Polyploidie die Kreuzung von Sippen, die auf der Diploidstufe genetisch isoliert sind und fördert damit hybridogene Rassen- und Artbildung. Gegenüber Autopolyploiden, ebenso aber auch gegenüber diploiden Bastarden, ist bei polyploiden Hybriden die Chromosomenpaarung und Fertilität gesteigert. Weiter wird durch Allopolyploidie die Heterosis, ein wichtiges wachstumsförderndes Phänomen bei F₁-Bastarden, fixiert, während es in den Folgegenerationen diploider Bastarde sehr rasch wieder verschwindet. Allopolyploidie ermöglicht durch das Wechselspiel zwischen homo- bzw. heterogenetischer Chromosomenpaarung die dosierte, sehr allmähliche Freisetzung hybridogener Variabilität und verbreitert die Rekombinations- bzw. Variationsmöglichkeiten gegenüber den Diploiden sehr wesentlich. Durch Polyploidie entsteht genetisches Rohmaterial, das im weiteren Verlauf der Evolution durch divergente mutative Differenzierung neue Funktionen übernehmen kann. Zuletzt, und das ist ein wichtiger, bisher aber noch wenig berücksichtigter Aspekt, kann durch Polyhaploidie eine „Halbierung“ polyploider Chromosomenzahlen zustande kommen. Ein derartiges stammesgeschichtliches „Reversieren“ ermöglicht eine zyklische Verknüpfung von Diploidie und Polyploidie. Ein ähnlicher Effekt wird natürlich auch durch das bekannte Phänomen der absteigenden Dysploidie, also durch eine schrittweise Reduktion der Chromosomenzahl erreicht.

Viele der besprochenen Aspekte der hybridogenen Polyploidie lassen sich am Beispiel der eurasischen Orchideengattung *Dactylorhiza* illustrieren. Die „erfolgreiche“ Evolutionsstrategie dieser Gattung hat einen ungeheuren Formenreichtum entstehen lassen und eine weite Verbreitung in sehr verschiedenartigen Lebensräumen ermöglicht. Dementsprechend liegt die systematische Gliederung und Gruppierung trotz vieler Ansätze (vgl. z. B. VERMEULEN 1947, SOÓ 1960, SENGHAS & SUNDERMANN 1968, NELSON 1976, SOÓ 1980) noch sehr im argen.

Besonders innerhalb und zwischen den Formenkreisen von *Dactylorhiza incarnata* agg., *D. majalis* agg. und *D. maculata* agg. sind mehrere parallele Polyploidreihen (2x – 4x – 6x, x = 20) und zahlreiche Beispiele für komplexe Hybridisierungsvorgänge bekannt geworden. Dabei ist bemerkenswert (HESLOP-HARRISON 1968), daß zwischen den diploiden Repräsentanten dieser Aggregate starke Kreuzungsbarrieren bestehen. Im Kreuzungsexperiment, etwa zwischen *D. incarnata* s. str. (2x) und *D. fuchsii* (2x),

Tab. 1: Neue Chromosomenzählungen von *Dactylorhiza*-Arten und in ihren Hybriden aus Kärnten und Tirol (GREILHUBER, unveröff.).

6x				122, 126				
4x		80	80 (81)	81, 82, 83	(78)	80 (82, 85)	80 (81)	80
			72					80
3x			60					
2x	40		40					
	incar-	— × —	macu-	— × —	cordigera	— × —		traun-
	nata		lata				×	steineri
	s. l.							

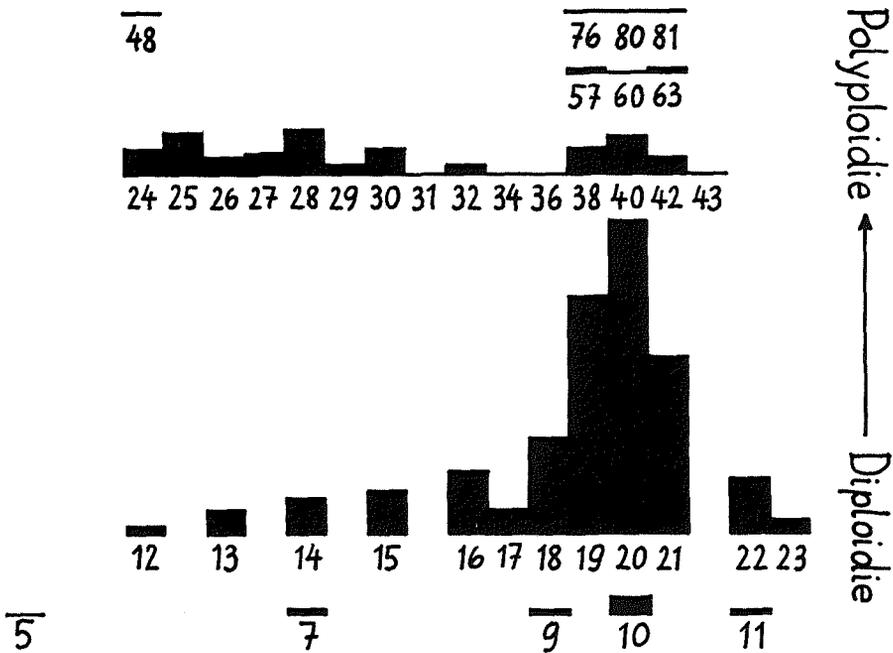


Abb. 11: Übersicht der bisher bei den Orchideen festgestellten haploiden Chromosomenzahlen; Höhe der Blöcke entspricht der Häufigkeit mit der die einzelnen Zahlen bei verschiedenen Gattungen auftreten (Daten aus WITHNER 1974).

äußert sich dies im schlechten Samenansatz, beim häufigen sympatrischen Vorkommen der beiden Sippen in der Seltenheit spontaner Hybriden. Dagegen sind die tetraploiden Vertreter der Aggregate im Experiment und unter natürlichen Bedingungen offenbar ohne Fertilitäts- bzw. Vitalitätseinbuße hybridisierbar. Sogar zwischen 2x und 4x-Populationen sind Kreuzungen möglich. Experimentell hergestellte triploide (3x) Bastarde haben zwar eine gestörte Meiose und stark gesenkte Fertilität (HESLOP-HARRISON 1953), sind aber – wie z. B. die vielen Hinweise auf polymorphe Hybridschwärme zwischen *D. incarnata* s. str. (2x) bzw. *D. fuchsii* (2x) einerseits und *D. majalis* s. str. (4x), *D. purpurella* (4x) bzw. *D. maculata* s. str. (4x) andererseits beweisen (vgl. z. B. HESLOP-HARRISON 1949, 1954, 1968, RICHARDSON 1970, SCHARFENBERG 1977, etc.) – durchaus in der Lage als Vermittler für einen sehr aktiven Genfluß über die Ploidiebarriere hinweg zu funktionieren. Vielfach sind die Hybriden infolge Heterosis besonders gut wüchsig und kräftig.

Neuere Untersuchungen an spontanen Hybridpopulationen, an denen neben *D. incarnata* (2x), 2x- und 4x-Cytotypen von *D. maculata* s. lat. sowie *D. cordigera* (4x) und *D. traunsteineri* (4x) beteiligt waren (vgl. dazu etwa DANESCH & DANESCH 1973), haben gezeigt, welche ungeheure Dynamik dabei hinsichtlich Veränderung der Chromosomenzahlen und Genome ausgelöst wird (Tab. 1): Da finden sich Triploide ($2n = 60$), offenkundige Derivate aus Kreuzungen von Tri- und Tetraploiden ($2n = 72$), Neuentstehung von Hexaploiden ($2n \pm 120$), anderswo auch 5x-Pflanzen mit $2n = 100$ sowie vielfach aneuploide Oscillation auf dem 4x- und 6x-Niveau. Verantwortlich für diese Phänomene sind

offenkundig verschiedene Abweichungen vom normalen Verlauf der Meiose, Befruchtung und Embryoentwicklung, wie sie zuerst HAGERUP (1944, 1947) für *Dactylorhiza* beschrieben hat: Unregelmäßige Aufteilung der Chromosomen in Meta- und Anaphase, Entstehung unreduzierter Gameten, Befruchtung einer Eizelle durch zwei Spermakerne bzw. zwei Pollenschläuche, parthenobenetische Entwicklung reduzierter (haploider) Eizellen zu Embryonen (Polyhaploidie!) etc.

Die spontane Neubildung von allohexaploiden Individuen aus der Kreuzung von 4x-*D. maculata* und 4x-*D. cordigera* geht offenbar auf die Funktion unreduzierter Gameten zurück (also $4x + 2x \rightarrow 6x$): Sie kann etwa als Modell für die Genese der hexaploiden nordosteuropäischen *D. russowii* gelten, an deren Entstehung neben *D. traunsteineri* vielleicht noch ein Vertreter von *D. masculata* agg. beteiligt war. Für die fast ausschließlich tetraploide Verwandtschaftsgruppe von *D. majalis* agg. hat schon seinerzeit HESLOP-HARRISON (1954) eine allopolyploide Entstehung aus diploiden Repräsentanten von *D. incarnata* agg. und *D. maculata* agg. postuliert, doch muß man wegen der Entdeckung von *D. majalis*-ähnlichen Diploiden (BILLENSTEINER 1978) auch an die Möglichkeit noch komplexerer stammesgeschichtlicher Entwicklungswege denken.

Von besonderem Interesse sind die verwandtschaftlichen Beziehungen von 2x- und 4x-Sippen innerhalb von *D. maculata* agg. In Westeuropa ist dabei besonders nach der Labellumform eine befriedigende morphologische Trennung in *D. fuchsii* (2x) und *D. maculata* s. str. (4x) möglich (vgl. dazu etwa HESLOP-HARRISON 1954). Im übrigen Areal (also von Mittel- und Südeuropa bis zum Baikalsee) geht diese Korrelation zwischen Ploidiestufe und morphologischen Differentialmerkmalen aber weitestgehend verloren, so daß eine morphologische Kennzeichnung der 2x- und 4x-Cytotypen dort praktisch unmöglich wird. Diese für Polyploidkomplexe der Angiospermen eher ungewöhnliche Situation wird durch eine Reihe von neueren Beiträgen für die Schweiz (VAUCHER 1966), die Toscana und Österreich (GROLL 1965, BILLENSTEINER 1978, VÖTH & GREILHUBER 1980), Südbayern (BÄR & ESCHELMÜLLER 1976) und die Sowjetunion (AVERYANOW 1979) bestätigt. Die 2x-Populationen sind weniger variabel, beschränken sich auf ein engeres Standortspektrum und sind stärker in südlichen Breiten vertreten; dagegen zeichnen sich die 4x-Populationen durch wesentlich größeren Formenreichtum und viel weiter ausgreifende ökologische Amplitude bzw. geographische Verbreitung aus. Dabei kommen 2x- und 4x-Cytotypen vielfach im gleichen Gebiet vor, allerdings meist in getrennten Populationen. Aufgrund dieser Verhältnisse und der bekannten karyologischen und embryologischen Verhaltensweise kann es als sicher gelten, daß innerhalb von *D. maculata* agg. 4x-Cytotypen immer wieder infolge Auto- bzw. Allopolyploidie aus 2x-Cytotypen entstehen, daß diese 4x-Cytotypen in mannigfacher Weise mit anderen 4x-, aber auch mit 2x- oder 6x-Cytotypen hybridisieren und dabei ganze Chromosomen, Chromosomenabschnitte bzw. Gene austauschen, daß aber gelegentlich infolge Parthenogenese und Polyhaploidie auch eine Rückentwicklung von der 4x- auf die 2x-Ploidiestufe möglich ist. Insgesamt resultiert daraus ein überaus komplexes Zusammenspiel von Evolutionsfaktoren, das uns die besonders auf den Polyploidstufen sehr aktive Formbildung bei *Dactylorhiza* und die daraus resultierenden taxonomischen Schwierigkeiten der Gattung gut verständlich macht.

Aus Tabelle 2 ist ersichtlich, daß sich die Evolutionsstrategie der Hybridisierung und Polyploidisierung außer bei *Dactylorhiza* noch bei einer ganzen Reihe anderer europäisch-mediterraner (und teilweise darüber hinaus verbreiteter) Gattungen der Orchideen durchgesetzt hat. Und wenn wir einen Blick auf die gesamte Familie und ihre bisher bekannten Chromosomenzahlen werfen, dann können wir erkennen, daß diese Evolutionsstrategie ganz offenkundig der stammesgeschichtlichen Entfaltung aller Orchideen zugrunde liegt: Die eigentliche und ursprüngliche Diploidstufe (etwa mit $n = 5 - 7 - 9 -$

Tab. 2: Chromosomengrundzahlen (x) und Polyploidiereihen bei Orchideengattungen Europas und der Mittelmeerlande (Daten aus WITHNER 1974).

	x	2x	4x	6x
Anacamptis	18, 20	x	x	
Dactylorhiza	20	x	x	x
Goodyera	14, 15, 16	x	x	
	(10) 11	x	x	
Gymnadenia	(19) 20, 21	x	x	x
Habenaria	19, 20, 21, 23	x	x	x
	14, 16	x	x	
Nigritella	19, 20	x	x	
Ophrys	18	x	x	
Platanthera	21	x	x	x
Spiranthes	12, 15 (16)	x	x	

10 – 11) ist bei den heutigen Vertretern nur mehr vereinzelt und fragmentarisch vertreten, z. B. bei vielen *Cypripedioideae*. Die durch Chromosomenumbauten und darauf aufbauende schrittweise Zahlenänderung (= Dysploidie) entstandene primäre Grundzahlenreihe (x_1) ist dementsprechend lückenhaft. Die Hauptmasse der rezenten Orchideen präsentiert sich demgegenüber auf dem Tetraploid-Niveau (etwa mit $n = 12 - 23$); wegen des Ausfalls von Stammes Sippen mit niedrigeren Chromosomenzahlen müssen wir sie allerdings meist als sekundäre Diploide mit sekundären Grundzahlen (x_2) einstufen

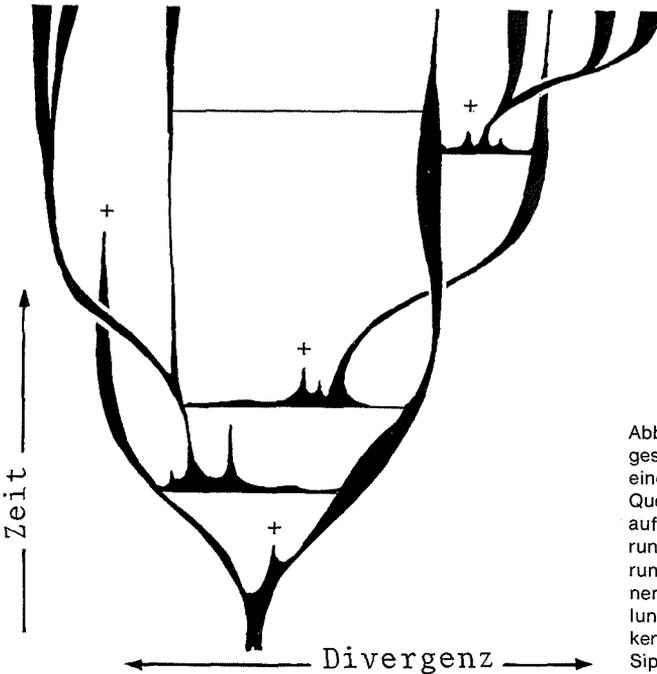


Abb. 12: Schema der stammesgeschichtlichen Entfaltung einer Verwandtschaftsgruppe; Querverbindungen verweisen auf konvergente Hybridisierungs- bzw. Polyploidisierungsvorgänge; aus ihnen können neue divergente Entwicklungslinien hervorgehen; + kennzeichnen ausgestorbene Sippen.

(z. B. *Ophrys* mit $x_2 = 18$, *Dactylorhiza* mit $x_2 = 20$). Die sekundäre Grundzahlenreihe von $x_2 = 12$ bis $x_2 = 23$ ist noch vollständig erhalten, was als Hinweis auf das geringere erdgeschichtliche Alter gegenüber der primären Reihe gewertet werden kann. Davon haben dann weitere Evolutionsphasen zu noch höheren und dementsprechend jüngeren Ploidiestufen weitergeführt. Bemerkenswert hoch ist aber auch die einzige bisher von den morphologisch besonders primitiven *Apostasioideae* (= *Apostasiaceae*) bekannte Chromosomenzahl, nämlich $2n = \text{ca. } 144$ für *Neuwiedea singapureana*; hier handelt es sich offenbar um eine uralte Paläopolyploide, den Rest einer Stammgruppe der Orchideen, die ursprünglich auch durch inzwischen ausgestorbene diploide und niederployploide Sippen vertreten war.

Ich hoffe mit meinen Hinweisen und Beispielen die grundlegende Bedeutung von Hybridisierung und Polyploidisierung für die Evolution und Sippenbildung der Orchideen anschaulich gemacht zu haben. Mit ihrer Mykorrhiza und ihren winzigen Samen sind Orchideen vielfach Pioniere und Spezialisten bei der Besiedlung humusreicher Standorte, wo sie oft nur in kleinen und voneinander räumlich getrennten Populationen wachsen. Die dadurch bedingte Inzucht und genetische Vereinheitlichung wird kompensiert durch die häufig nur partielle Isolation der Initialsippen (z. B. infolge blütezeitlicher oder blütenökologischer Differenzierung) und den verspäteten Einbau von chromosomal bedingten Kreuzungsbarrieren. Hybridisierung und Polyploidisierung können demnach auch bei schon lange selbständigen Entwicklungslinien immer wieder durch Rekombination die für Anpassung und Ausbreitung wesentliche genetische Mannigfaltigkeit hervorbringen. Darüber hinaus haben diese Evolutionsfaktoren aber auch noch eine wesentliche „stimulierende“ bzw. „katalysierende“ Auswirkung auf die divergente stammesgeschichtliche Entfaltung, wie dies ein kleines Schema (Abb. 12) abschließend andeuten soll.

Trotz dieser ein wenig euphorischen Perspektiven dürfen wir nicht übersehen, wie wenig bei Orchideen bisher vorliegt an exakten Populationsanalysen, quantitativen Bestimmungen der Variationsbreite von Sippen und Hybriden und an Untersuchungen der phänologischen Differenzierung sowie der ethologischen bzw. bestäubungsbiologischen Zusammenhänge, ganz zu schweigen von modernen Analysen der Chromosomenstrukturen und der DNS-Veränderungen. Wir stehen am Anfang, wirklich erst am Anfang mit der Erforschung der Evolution der Orchideen. Daher darf ich mit dem Wunsch schließen, daß sich möglichst viele Orchideenfreunde und Forscher auch in Zukunft mit diesen faszinierenden Fragen beschäftigen mögen.

Literaturverzeichnis:

- ANDERSON, E.: Introgressive Hybridization. – London – New York: Hafner; 1949.
 –: Introgressive hybridization. – Biol. Rev. **28**, 280–307, 1953.
 AVERYANOW, L. V.: On the intraspecific structure of the taxon *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó s. l. (*Orchidaceae*). – Bot. Žurn. **64**, 572–582, 1979.
 BÄR, A. & ESCHELMÜLLER, A.: Allgäuer Orchideen-Streiflicht: „*Orchis maculata*“. – Mitt. Naturw. Arb. Kr. Kempten **20**, 9–16, 1976.
 BAUMANN, H.: Zur Problematik der *Ophrys scolopax* Cav. s. l. in ihrem westmediterranen Teilareal. – Orchidee **26**, 222–230, 1975.
 –: Zum Polymorphismus von *Ophrys scolopax* Cav. s. l. im westlichen Mittelmeergebiet. – In: SENGHAS, K. (Ed.): Tagungsbericht der 8. Welt-Orchideen-Konferenz, Palmengarten Frankfurt, 10.–17. April 1975, 139–143; 1976. – Frankfurt: Deutsche Orchideen-Ges.
 BAYER, M., KÜNKELE, S. & WILLING, E.: Interimskarten zur Verbreitung der südgriechischen Orchideen. – Mitt. Bl. Arb. Kr. heim. Orchid. Baden-Württ. **10**, 114–216, 1978.
 BILLENSTEINER, H.: Beobachtungen an Orchideen im Oberen Gailtal. – Carinthia II **168/88**, 279–320; 1978.

- DANESCH, O. & DANESCH, E.: Orchideen Europas, *Ophrys*-Hybriden. – Bern–Stuttgart. Hallwag; 1972.
- : Die Bedeutung der Hybridisierung bei europäischen und mediterranen Orchideen. – In: SENGHAS, K. (Ed.): Tagungsbericht der 8. Welt-Orchiden-Konferenz, Palmengarten Frankfurt, 10.–17. April 1975, 126–128; 1976 a. – Frankfurt: Deutsche Orchideen-Ges.
- : Hybriden und Hybridschwärme aus *Ophrys argolica* Fleischm. und *Ophrys scolopax* Cav. ssp. *cornute* (Stev.) E. G. Cam. – In: SENGHAS, K. (Ed.): Tagungsbericht der 8. Welt-Orchideen-Konferenz Palmengarten Frankfurt, 10.–17. April 1975, 129–138; 1976 b. – Frankfurt: Deutsche Orchideen-Ges.
- , EHRENDORFER, F. & EHRENDORFER, K.: Hybriden und hybridogene Sippen aus *Ophrys bertolonii* und *O. atrata* (Orchidaceae). – Plant. Syst. Evol. **124**, 79–123, 1975.
- : Über die Hybridisierung einiger *Dactylorhiza*-Sippen in Tirol. – Veröff. Mus. Ferd. Innsbruck **53**, 95–124, 1973.
- DEL PRETE, C.: Contributi alla conoscenza delle „Orchidaceae“ d'Italia, VI. Tavole cromosomiche delle „Orchidaceae“ italiane con alcune considerazioni citosistematiche sui generi „*Ophrys*“, „*Orchis*“ e „*Serapias*“. – Inform. Bot. Ital. **10**, 379–389, 1978.
- EHRENDORFER, F.: Differentiation-hybridization cycles and polyploidy in *Achillea*. – Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. **24**, 141–152, 1959.
- : Evolution und Systematik: Allgemeine Grundlagen. Lehrbuch der Botanik für Hochschulen („Strasburger“), 31. Aufl., 477–540, 1978. – Stuttgart: G. Fischer.
- GÖLZ, P.: Statistische Untersuchungen an europäischen Orchideen (II). – Jahresber. naturwiss. Ver. Wuppertal **29**, 118–130, 1977.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertoloniiiformis* O. et E. Danesch. – Ber. Schweiz. Bot. Ges. **85**, 31–56, 1975.
- : Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertoloniiiformis* O. et E. Danesch (2. Teil). – Ber. Schweiz. Bot. Ges. **89**, 63–79, 1979.
- GRANT, V.: Genetics of flowering plants. – New York: Columbia University Press; 1975.
- : Character coherence in natural hybrid populations in plants. – Bot. Gaz. **140**, 443–338, 1979.
- GREILHUBER, J. & EHRENDORFER, F.: Chromosome numbers and evolution in *Ophrys* (Orchidaceae). – Plant. Syst. Evol. **124**, 125–138, 1975.
- GROLL, M.: Fruchtsatz. Bestäubung und Merkmalsanalyse bei diploiden und polyploiden Sippen von *Dactylorhiza* (*Orchis*) *maculata* und *Gymnadenia conopsea*. – Österr. Bot. Z. **112**, 657–700, 1965.
- HESLOP-HARRISON, J.: Notes on the distribution of the Irish *Dactylorchis*. – Veröff. Geobot. Inst. Zürich **25**, 100–113, 1949.
- : Microsporogenesis in some triploid *Dactylorchid* hybrids. – Ann. Bot., N. S. **17**, 539–549, 1953.
- : A synopsis of the *Dactylorchids* of the British Isles. – Ber. Geobot. Inst. Zürich **1953**, 53–82, 1954.
- : Genetic system and ecological habit as factors in *Dactylorchid* variation. – In: SENGHAS, K. H., SUNDERMANN, H. (Eds.): Probleme der Orchideengattung *Dactylorhiza*. – Sonderheft „Orchidee“ und Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal **21/22**, 20–27; 1968.
- HAGERUP, O.: On fertilisation, polyploidy and haploidy in *Orchis maculata* L. sens. lat. – Dansk Bot. Ark. **11** (5), 1–26, 1944.
- : The spontaneous formation of haploid, polyploid, and aneuploid embryos in some Orchids. – Kgl. Danske Vidensk. Selsk., Biol. Medd. **20** (9), 1–22, 1947.
- KULLENBERG, B.: New observations on the pollination of *Ophrys* L. (Orchidaceae). – Zoon Suppl. **1**, 9–13, 1973.
- & BERGSTRÖM, G.: The pollination of *Ophrys* orchids. – In: BENDZ, G. & SANTESSON, J. (Eds.): Chemistry in botanical classification. – Nobel Symp. **25**, 253–258, 1974. – Stockholm: Nobel Foundation.
- : Hymenoptera aculeata males as pollinators of *Ophrys* orchids. – Zool. Scripta **5**, 13–23, 1976.
- NELSON, E.: Gestaltwandel und Artbildung, erörtert am Beispiel der Orchidaceen Europas und der Mittelmeerländer, insbesondere der Gattung *Ophrys*. – Chernex-Montreux: E. Nelson; 1962.
- : Monographie und Ikonographie der Orchidaceen-Gattung *Dactylorhiza*. – Zürich: Speich; 1976.
- RICHARDSON, J. A.: Die Entwicklung von Orchideen-Populationen in Tongruben in der Grafschaft Durham (England). – Orchidee **21**, 173–178, 1970.

- SCHARFENBERG, K.: Beiträge zur Kenntnis der Sippenstruktur der Gattung *Dactylorhiza* Necker ex Nevski in den Bezirken Cottbus, Potsdam, Frankfurt (Oder) und Neubrandenburg. – *Gleditschia* **5**, 65–127, 1977.
- SCHMUCKER, Th.: Über eine *Ophrys*-Population aus Kreta. – *Beih. Bot. Centralbl. (Abt. A)* **53**, 427–438, 1935.
- SENGHAS, K. H. & SUNDERMANN, H. (Eds.): Probleme der Orchideengattung *Dactylorhiza*. – Sonderheft „Orchidee“ und Jahresber. Naturw. Ver. Wuppertal **21/22**; 1968.
- : Die Orchideen der Randgebiete des europäischen Florenbereiches. – Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal **29** und Sonderheft „Orchidee“,; 1977.
- SOÓ, R. v.: Synopsis generis *Dactylorhiza* (*Dactylorchis*) (Pars II: Conspecti Orchidearum Europaearum et Mediterranearum). – *Ann. Univ. Sc. Budapest., Sect. Biol.* **3**, 335–367, 1960.
- : *Dactylorhiza*. – In: TUTIN, T. G. et. al. (Eds.): *Flora Europaea* **5**, 333–336, 1980. – Cambridge etc.: Cambridge Univ. Press.
- STEBBINS, G. L. & FERLAN, L.: Population variability, hybridization, and introgression in some species of *Ophrys*. – *Evolution* **10**, 32–46, 1956.
- VAUCHER, C.: Contribution a l'étude cytologique du genre *Dactylorchis* (Klinge) Vermeulen. – *Bull. Soc. Neuchatel. Sci. Nat.* **89**, 75–85, 1966.
- VERMEULEN, P.: Studies on *Dactylorchis*. – Dissert. Utrecht; 1947.
- VÖTH, W. & EHRENDORFER, F.: Biometrische Untersuchungen an Populationen von *Ophrys cornuta*, *O. holosericeae* und ihren Hybriden (*Orchidaceae*). – *Plant Syst. Evol.* **124**, 279–290, 1976.
- : Biometrische Untersuchungen an einer hybridogenen Kleinart aus dem *Ophrys bertolonii*-Aggregat: *O. dalmatica* (*Orchidaceae*). *Plant. Syst. Evol.* 1980 (im Druck).
- : & GREILHUBER, J.: Zur Karyosystematik des *Dactylorhiza*-Aggregats und seiner Verbreitung, insbesondere in Niederösterreich. – *Linzer Beitr.* 1980 (im Druck).
- & LÖSCHL, E.: Zur Verbreitung der Orchideen an der östlichen Adria. – *Linzer Biol. Beitr.* **10**, 369–430, 1978.
- WITHNER, C. L. (Ed.): *The orchids, a scientific survey*. – New York: Ronald Press; 1959.
- : *The Orchids, scientific studies*. – New York etc.: Wiley & Sons; 1974.

Professor Dr. F. Ehrendorfer, Institut für Botanik und Botanischer Garten der Universität, A-1030 Wien, Rennweg 14.

Entwicklungstendenzen bei den Orchidoideae – Einige Betrachtungen.

Summary: Evolutionary trends in the subfamily of Orchidoideae. Some reflections.

On the assumption that a more primitive feature in the morphological structure of Orchid species is older in evolutionary history, compared with a more specialized one, it is postulated that the gynostemium, as it is developed in the European genera *Orchis*, *Ophrys* and related ones, can be considered of being the precursor of *Disa* and *Satyrium*, both having a more advanced structure of their gynostemium. The pattern of present-day distribution makes it likely that in the course of evolution a migration took place from the humid-hot asiatic tropics – probably Malaysia – in two distinct directions, establishing new centers in drier and more temperate climatic zones. A north-western path followed the mountain chain of the Himalaya towards the European Alps to the Mediterranean region. Representatives with better adaptive qualities for tropical environments could disperse on a south-westerly route towards the southern part of Africa via S-India and Madagascar. In the new habitats a dynamic evolution took place, stimulated by the change of climatic and environmental conditions, such creating the well known diversity of members of the *Orchidoideae* in two areas, isolated by an effective barrier, the large desert-region of the Sahara.

Versuche zur Deutung von Evolutionsvorgängen bei Orchideen auf über der Rangstufe der Art liegenden taxonomischen Einheiten beruhen weitgehend auf Analogieschlüssen und Annahmen. Unser Wissen stützt sich ausschließlich auf einen Zustand, der unserer Beobachtung direkt zugänglich ist. Biologisch-historisch gesehen ist diese Situation vergleichbar mit einer Momentaufnahme, basierend auf unseren Erfahrungen über gegenwärtig vorliegende Strukturen und die Dispersion einzelner Sippen in geographischen Räumen.

In den folgenden Ausführungen sollen vor allem die zur Gruppe von *Orchis/Ophrys* gehörenden Arten des europäisch-mediterranen Lebensraumes mit Vertretern der außer-europäischen Gattungen *Disa* und *Satyrium* verglichen werden, mit dem Versuch, Zusammenhänge im Licht ihrer Evolution zu deuten.

Beobachtungen an Orchideen-Populationen in unseren gemäßigten Zonen, wie auch in den Tropen, vermitteln uns den Eindruck, daß kontinuierlich eine Evolution im Gang ist, die mitunter zu einer recht verwirrenden Vielfalt im äußeren Erscheinungsbild Anlaß gibt. Diese Situation stellt den Taxonomen, der eine hierarchische Einordnung von Individuen in möglichst zweckmäßige, aber auch verwandtschaftliche Kriterien mit einschließende Kategorien anstrebt, vor Probleme, die selten eindeutig-objektivierbar zu lösen sind. Die diesbezüglichen Verhältnisse bei den Gattungen *Ophrys* und *Dactylorhiza* sind zur Genüge bekannt. Kaum anders verhält es sich bei manchen tropischen Riesengattungen, wie z. B. *Bulbophyllum* und *Habenaria*.

Soweit heute allgemein angenommen wird, reichen die Ursprünge der Orchideen nicht in allzu entfernte geologische Epochen zurück. Verschiedene Indizien weisen darauf hin, daß ihre Entwicklung im Pliozän (also im späten Tertiär) den Ausgang genommen hat. Das Alter der Familie kann somit auf etwa 25 Mio. Jahre geschätzt werden¹⁾. In dieser für geologische und biologische Vorgänge relativ kurzen Zeitspanne – 25 Mio. Jahre repräsentieren schätzungsweise 5–10 Mio. Generationen, gemessen am Fortpflanzungsrythmus unserer rezenten Orchideen – muß eine dynamische Evolution stattgefunden

¹⁾ Vergl. F. G. BRIEGER in R. SCHLECHTER, Die Orchideen, 3. Aufl., p. 124 (1971); als möglicher Anfang wird das frühe Tertiär in Erwägung gezogen. P. H. RAVEN & D. I. AXELROD, Ann. Missouri Bot. Garden **61**: 539–673 (1974) verlegen den Ursprung bereits in die Kreidezeit.

haben, die ihren Niederschlag in einer spektakulären Mannigfaltigkeit an Formen, Farben und Größen gefunden hat. Nach unseren derzeitigen Schätzungen stellen die Orchideen wohl eine der diversifiziertesten und artenreichsten Pflanzenfamilien dar. Leider wissen wir über das, was innerhalb dieser Zeitspanne vorgelegen hat, was gekommen und wieder gegangen ist, oder was uns aus der Anfangszeit eventuell noch bis heute überliefert worden ist, soviel wie nichts. Die Ereignisse der jüngsten Erdgeschichte – vor allem seit dem Pliozän – müssen besonders im euroasiatischen Florenbereich durch ihre wechselvolle Geschichte für eine genetische Differenzierung stimulierend gewirkt haben: z. B. Änderungen in der Topographie der Landmassen, die Entstehung und das Verschwinden von Landbrücken²⁾, die alpine Orogenese mit der Aufrichtung der Alpen und des Himalaya und vor allem der aus gesicherten Daten erkennbare häufige Wechsel von Warm- und Kaltzeiten. Andere Gebiete wiederum, wie das südliche Afrika, hatten eine weniger bewegte Vergangenheit³⁾.

Es ist erstaunlich, wie bei den Orchideen die vielfältige Abwandlung eines Bauprinzips, das entscheidend gegenüber den in Frage kommenden Vorfahren durch eine Reduktion im inneren floralen Bereich gekennzeichnet ist, eine Ausbreitung über alle Kontinente und in alle klimatischen Zonen, mit Ausnahme der Polargebiete, ermöglicht hat. Die Frage ist deshalb naheliegend, wo das oder die Ursprungszentren der Familie gelegen haben mögen, ferner ob irgendwelche Richtungen für die Besiedelung aller Erdteile erkennbar sind und ob letztlich daraus gewisse Zusammenhänge mit der evolutionären Differenzierung ableitbar sein könnten⁴⁾.

Der Prozeß der Diversifikation, der sowohl zur Neubildung als auch zur Eliminierung von Individuen führen kann, hat vermutlich von Zeit zu Zeit aktivere Phasen durchgemacht. Verschiedene Faktoren, wie Polyploidie⁵⁾, Hybridisierung⁶⁾, mutative Differenzierung und anderes mehr, werden eine kreative Rolle gespielt und zu neuen genetisch fixierten Individuen geführt haben. Diese mußten sich in ihrer Umwelt einem Selektionsdruck gegenüber behaupten. Das enge Zusammenspiel der Pflanze mit ihrem im Zeitablauf mehr oder weniger sich verändernden Lebensraum wird ihre Spuren hinterlassen und zu spezifischen Merkmalsausprägungen geführt haben. Deshalb ist auch zu erwarten, daß nach einer räumlichen Trennung von Individuen in auseinander liegende, isolierte Areale neben konvergierenden besonders divergierende Entwicklungen stattgefunden haben. Da viele Orchideen durch ihre hochspezialisierten und komplizierten Befruchtungseinrichtungen von der Anwesenheit spezifischer Bestäuber – im wesentlichen Insekten – abhängig sind, die ihrerseits ebenso empfindlich auf Veränderungen ihres Milieus reagieren können, so sind im Zug einer geographischen Aufspaltung einer ursprünglichen Sippe Bedingungen zu erwarten, welche entweder den Weiterbestand

²⁾ C. G. G. J. van STEENIS, The landbridge theory in Botany, *Blumea* 11: 235–372 (1962).

³⁾ M. J. A. WERGER (Editor), *Biogeography and Ecology of Southern Africa*. Monographiae Biologicae, Editor: J. Illies, Vol. 31 (1978).

⁴⁾ Leslie A. GARAY, Evolutionary significance of geographical distribution of Orchids. *Proceed. 4th World Orchid Conference 1963*, p. 170 (Singapore 1964).

F. C. BRIEGER, *Geographic Distribution and Phylogeny of Orchids*. *Proceed. 3th World Orchid Conference 1960*, p. 328–333 (London 1960).

⁵⁾ G. L. STEBBINS, *Chromosomal evolution in higher plants*. Arnold, London, p. 179–201 (1971).

⁶⁾ E. ANDERSON, Introgressive Hybridisation, *Biol. Review* 28: 280–307 (1953). Vergl. am Beispiel von *Ophrys* die folgenden Arbeiten: G. L. STEBBINS & L. FERLAN, *Population variability, hybridisation and introgression in some species of Ophrys*, *Evolution* 10(1): 32–46 (1956). Ferner in den *Jahresber Naturwiss. Verein in Wuppertal die Arbeiten von H. SUNDERMANN*, p. 142–145; H. R. REINHARD, p. 146–151; W. J. SCHRENK, p. 152–156 (1972).

eines Teiles in Frage stellen, oder die zu neuen Anpassungen den Weg öffnen⁷⁾. Die Orchideen-Evolution ist in hohem Maß geknüpft an die Evolution ihrer Bestäuber.

Als Beispiel für eine erfolgreiche Wechselwirkung in der Beziehung Pflanze – Tier, sei das in unseren Rahmen passende, kleine kapländische *Satyrium bicallosum* Thunb. erwähnt, dessen Blütenbau für einen Besuch durch Ameisen und andere kleine Insekten⁸⁾ eingerichtet ist.

Die kapuzenförmige Lippe dieses *Satyrium* ist so angeordnet, daß nur zwei getrennte, rundliche Öffnungen an der Blüte den Zugang zur Säule ermöglichen.

Aber nicht nur Bestäuber, sondern auch ganz andere Mechanismen vermögen anscheinend eine Evolution in eine bestimmte Richtung zu steuern. Eine ebenso vollkommene, wie auch rätselhafte Anpassung, die sich auch im südafrikanischen Raum abgespielt hat, liegt – um noch ein andersartiges Beispiel anzuführen – bei einer Art der pantropischen Gattung *Eulophia* vor. Auch diese hat, wie die für unsere Betrachtungen im Vordergrund stehenden *Disa*- und *Satyrium*-Arten einen ausgesprochenen Entwicklungsschwerpunkt in Afrika. Diese Art – *Eulophia macrantha* Rolfe – zwingt sich in den engen Lebensraum eines Bambus-Dickichts hinein, wo sie sich dem Lebensstil ihrer Umgebung so vollkommen angepaßt hat, daß sich selbst die jungen Triebe von den rasch emporschießenden Bambus-Schößlingen nicht mehr unterscheiden. Die Orchidee findet Schutz und genügend Halt um die oberen, helleren Regionen erreichen zu können, wo sich schließlich die auffallenden, großen Blüten entfalten können. Leider ist über eventuelle Bestäuber dieser seltenen, nur aus Malawi bekannt gewordenen und nur auf Bambusbestände angewiesenen Art, nichts bekannt geworden. Es sind dies sicher sehr komplexe Erscheinungen, die für die Art-Entstehung, besonders bei den Orchideen, eine entscheidende Rolle gespielt haben müssen, sei es im Sinn einer längerwährenden gleitenden Evolution, sei es durch eine sprunghaft auftretende Änderung von Genen⁹⁾. Um mehr Licht in solche Vorgänge bringen zu können, müßte eine Entwicklung über längere Zeiträume verfolgt werden können. Leider sind wir aber darauf angewiesen, Feststellungen an jetzigen Populationen zu machen, stellen doch die Orchideen ein höchst ungeeignetes Objekt dar, um aus vergangenen Zeiträumen Anhaltspunkte für Tendenzen in der Evolution zu erhalten. Über mögliche Vorfahren, die als Ahnen von heute noch lebenden Gruppen angesehen werden könnten, fehlen uns jede Spuren. Aus geologischen Erdperioden sind uns keine eindeutigen aussagefähigen fossilen Reste überliefert worden¹⁰⁾.

So besitzen wir auch keine Dokumente, die uns Hinweise geben könnten zur Frage, ob die Entfaltung der Familie von einem oder von mehreren Zentren ausgegangen ist und wo solche Zentren gelegen haben könnten. Ursprung und frühe Entwicklung haben sich im Dunkel der Vergangenheit verloren.

Für die hier anvisierte spezielle Betrachtung möchte ich einige für die Unterfamilie der *Orchidoideae* charakteristische Taxa herausgreifen und zu versuchen, Ihnen einige Gedanken zu möglichen Entwicklungen darzulegen, die in zwei weit auseinander liegenden

⁷⁾ C. H. DODSON, The importance of pollination in the evolution of the Orchids of tropical America, Am. Orch. Soc. Bull. **31**: 525–534, 641–649, 731–735 (1962). Siehe auch C. G. G. J. van STEENIS, Autonomous evolution in plants, The Garden's Bull., Singapore, Tropical Botany **29**: 103–126 (1977).

⁸⁾ S. GARSIDE, The pollination of *Satyrium bicallosum* Thunb., Ann. Bolus Herb. **3**, (part 3): 147–154 (1922), pl. VI.

⁹⁾ Elmer E. LEPPIK, Floral evolution in relation to pollinationecology. Internat. Bioscience Monograph, ed. by T. M. Varghese, publ. by Today & Tomorrow Printres & Publishers, New Dehli.

¹⁰⁾ Siehe die Übersicht von R. & M. SCHMID, Fossil history of the Orchidaceae in J. ARDITTI, Orchid Biology, Reviews & Perspectives I, Cornell Univ. 1977.

Arealen – Europa und Mediterrangebiet einerseits und das südliche Afrika andererseits – zu dem uns heute bekannten und für jedes dieser Gebiete einzigartigen Florenbestand geführt haben.

Die Vertreter der *Orchidoideae* sind fast ausnahmslos terrestrische Arten, deren Existenz, d. h. die Keimung ihrer Samen mit der Anwesenheit allerdings nicht artspezifischer Mycorrhiza-Pilze eng verknüpft ist. Für die Dispersion der Samen kann das Vorhandensein der Landverbindungen (z. B. auch in früheren Zeiten vorhandene Landbrücken) einer schrittweisen Wanderung zu Gute kommen. Die Kleinheit und das geringe Gewicht der Samen ermöglichen auch deren Verfrachtung auf weite Strecken, wahrscheinlich sogar über Ozeane, z. T. begünstigt durch vorherrschende Windrichtungen oder auch durch Tiere, wie Vögel auf ihrer jährlichen Wanderschaft. Als größere Hindernisse könnten sich eher Landmassen auswirken, die ökologisch so ungünstig sein können, daß selbst eine nur kurzfristige Ansiedlung nicht mehr gewährleistet wird. Dies kann entweder zu einer Isolierung von Arealen führen oder aber eine Migration in bestimmte Richtungen kanalisieren, eine Situation, die z. B. durch ausgedehnte Wüstengebiete ausgelöst werden könnte.

Auf der nördlichen und südlichen Hemisphäre findet man in ähnlichen Breitengraden Regionen, in denen sich eine immergrüne Hartlaub-Vegetation entwickeln konnte, wie sie der Mittelmeerregion ihren besonderen Charakter verleiht. Analoge Gebiete finden sich im südlichen Australien und im südwestlichen Afrika (insbesondere das kapländische Florenreich)¹¹⁾ (Abb. 1).

¹¹⁾ P. H. Raven, The relationship between „Mediterranean“ Floras, in P. H. DAVIS, P. C. HARPER & I. C. HEDGE, ed., Plant life in South-West-Asia. The Bot. Soc. of Edinburgh, p. 119 (1971).



Abb. 1: getönte Bereiche: Regionen mit Hartlaubvegetation nach Art des Mediterrangebietes



Abb. 2: getönte Bereiche: Wüstengebiete.

Das Fehlen jeglicher Vertreter von typisch mediterranen Gattungen, wie *Orchis*, *Ophrys*, *Serapias* usw. in Südafrika einerseits und der Ausschluß aller Vertreter der typisch südafrikanischen Gattungen, wie *Disa*, *Disperis*, *Satyrium* usw., im Mittelmeerraum andererseits, sind Phänomene, bei denen das dazwischenliegende, ausgedehnte Wüstengebiet der Sahara, als wirksame ökologische Barriere eine Rolle gespielt haben wird (Abb. 2). Südafrikanische Arten haben sich wohl noch bis in die Wald- und Savannengebiete südlich der Sahara angesiedelt, diese bildet aber dort eine sehr eindeutige Verbreitungsgrenze. In umgekehrter Richtung, also von Nord nach Süd, hat z. B. auch keine einzige mediterrane Art die Sahara überspringen können.

Wir wollen nun im speziellen bei den Gattungen *Orchis*, resp. *Ophrys*, als Vertreter der Mittelmeer-Region, und bei den Gattungen *Disa* und *Satyrium*, als Vertreter der südafrikanischen Flora, verbleiben und uns fragen, ob bei diesen Gattungen irgendwelche verbindende und grundsätzlich trennende Elemente vorhanden sind, hinter denen eine gewisse Tendenz der Evolution, z. B. von primitiveren zu komplexeren Mustern zum Ausdruck kommen könnte.

Für die Unterfamilie der *Orchidoideae* sind Säulenstrukturen charakteristisch, die auch für die Unterteilung in Triben herangezogen wurden¹²⁾ (Abb. 3).

Daß diese 3 bei ausgewachsenen Blüten stets vorhandenen Säulenstrukturen durch eine nahe verwandte Ausgangslage gekennzeichnet sind, geht aus dem Bauplan des Gynostemiums bei ganz jungen Knospen von *Disa* und *Satyrium* hervor, bei denen die Anthere noch aufrecht angelegt ist¹³⁾.

¹²⁾ In der folgenden Gliederung der Unterfamilie folge ich im Wesentlichen der neuen Bearbeitung von K. SENGHAS in der 3. Auflage von R. SCHLECHTER, Die Orchideen, p. 198–284 (1973–1974).

¹³⁾ St. VOGEL, Organographie der Blüten kapländischer Ophrydeen. Akademie der Wissenschaften und der Literatur in Mainz, Abh. der math.-naturw. Klasse, Nr. 6 und Nr. 7 (1959).

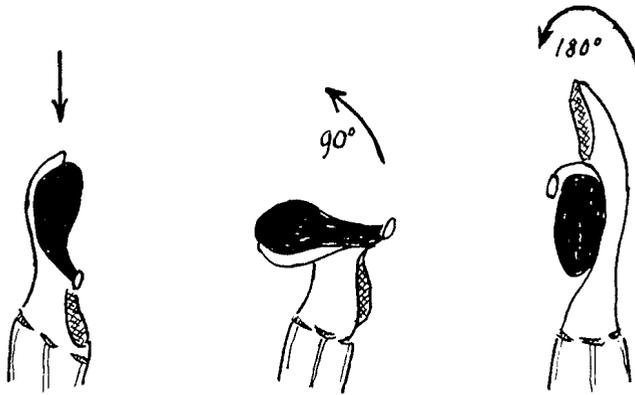


Abb. 3: Tendenzen in der Entwicklung des Gynostemiums der *Orchidoideae*. – a) Tribus *Orchideae* mit aufrechter Anthere. – b) Tribus *Diseae* mit um 90° von der Blütenachse abgewinkelter Anthere. – c) Tribus *Satyrieeae* mit einer um 180° von der Blütenachse abgewinkelter, d. h. abwärts hängender parallel zur Blütenachse orientierter Anthere.

Aus der numerischen Verteilung der 3 Triben in den verschiedenen Großarealen, lassen sich für *Orchidoideae* 2 deutliche Gruppen erkennen mit den Verbreitungsschwerpunkten Ostasien und südliches Afrika, und einem weniger bedeutsamen im mediterranen Europa (Abb. 4).

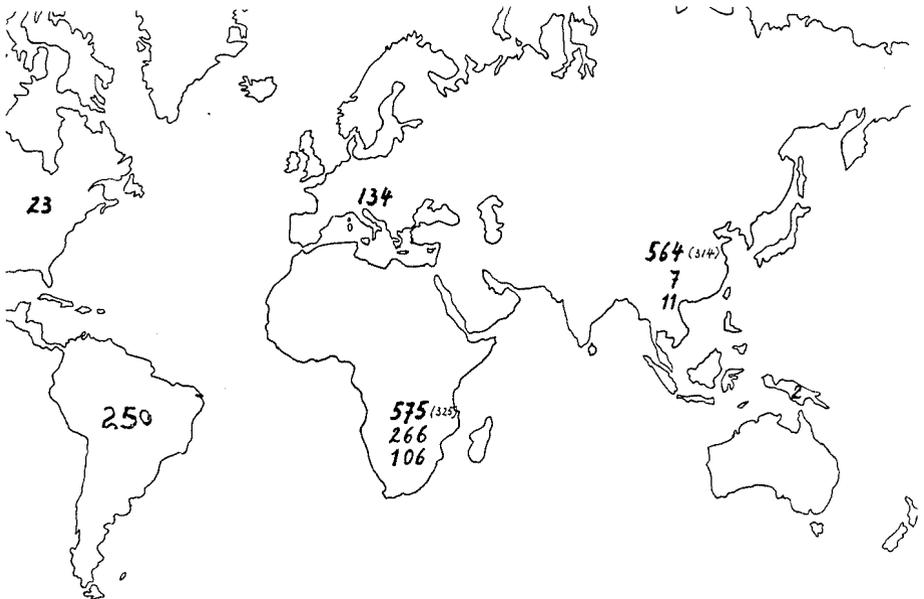


Abb. 4: Geographische Schwerpunkte der *Orchidoideae*, ausgedrückt durch die geschätzte Anzahl bisher bekannter Arten. Die einzige bzw. obere Zahl entspricht der Artenzahl der *Orchideae* (in Klammern: ohne *Habenaria*); mittlere Zahl: *Diseae* und untere Zahl: *Satyrieeae*. Bei den *Orchideae* ergibt dies insgesamt 63 Gattungen mit 1551 Arten (einschl. *Habenaria*) bei den *Diseae* 9 Gattungen mit 275 Arten, bei den *Satyrieeae* 3 Gattungen mit 117 Arten.

Der Schluß ist naheliegend, daß in den 3 Arealen – Ostasien, Südafrika und mediterranes Europa – unabhängige Entwicklungen stattgefunden haben, die für jedes der 3 Gebiete zur Ausprägung charakteristischer Merkmale geführt haben. Aus dem Rahmen fällt einzig die pantropische Gattung *Habenaria*, die im neotropischen Bereich ein weiteres Zentrum für eine umfangreiche Entfaltung gefunden hat. Die bei *Habenaria* zum Ausdruck kommende Flexibilität in der Anpassung an verschiedenen Biotope macht es schwer verständlich, daß die Ausbreitung vor Europa, dem Mediterrangebiet und dem nördlichen Amerika haltgemacht hat, obwohl die klimatischen wie ökologischen Voraussetzungen durchaus vorhanden gewesen wären.

Die Schwerpunktbildung in der Dispersion geht aus der Tabelle (Abb. 5) für die Subtriben noch deutlicher hervor.

Abb. 5: Tabellarische Übersicht, abgeleitet aus der Abb. 4.

Tribus	Subtribus	südliches Afrika	medi- terrane Europa	östliches Asien	Amerika	Total
Orchi- deae	Orchidinae	–	115	58	2	175
	Platantherinae	84	17	118	18	237
	Habenariinae ¹⁾	236 (486)	2	134 (384)	3 (253) ²⁾	375 (1125)
	Androcorythinae	–	–	4	–	4
	Huttonaeinae	5	–	–	–	5
Diseae	Disinae	148	–	–	–	148
	Disperidinae	118	–	9	–	127
Satyrieae	Satyriinae	106	–	11	–	117
Total		697 (947)	134	334 (584)	23 (273) ²⁾	1188 (1938)

¹⁾ Unter Ausschluß der über alle Kontinente außer Europa und dem nördlichen Amerika verbreiteten Gattung *Habenaria*. Die Zahlen für *Habenaria* sind geschätzt: die 700–800 Arten verteilen sich etwa gleichmäßig auf Afrika, Asien, sowie Süd- und Mittel-Amerika. Zahlen in Klammer = inklusive *Habenaria*.

²⁾ Inclusive *Habenaria* aus Süd- und Mittelamerika.

Das südliche Afrika ist mit Ausnahme der *Orchidinae* und der Gattung *Habenaria* ein deutlicher Schwerpunkt für die übrigen Subtriben. Die *Orchidinae* haben sich vor allem im Mediterrangebiet entwickelt. Die *Platantherinae* und die *Habenariinae* haben ein bedeutendes Zentrum in Ostasien. Bemerkenswert sind auch die *Disperidinae* und *Satyriinae*, von denen *Disperis* und *Satyrium* als weitaus vorwiegend südafrikanische Gattungen noch über je eine kleine Gruppe in Ostasien verfügen.

Auf Grund der bestehenden und in mancher Beziehung fundierten Ansicht, daß als Ausgangspunkt für die Entwicklung der Orchideenfamilie Malaysia, also Ostasien im weitesten Sinn, in Frage kommt¹⁴⁾, müßte man folgern, daß primär einmal zwei getrennte Richtungen für eine Expansion und Diversifikation nach Westen eingeschlagen worden sind (Abb. 6). Ein gewisser Hinweis dafür ergibt sich auch aus der schon angedeuteten Verteilung von ausgedehnten Wüstengebieten, die als wirksames Hindernis figurieren können. Die Lage dieser Wüstenzonen haben sich auch in der jüngsten Erdgeschichte kaum verändert.

¹⁴⁾ L. A. GARAY, On the origin of Orchidaceae. Bot. Mus. Leaflets, Harvard Univ. 19(3): 57–96 (1960).



Abb. 6: Verbreitungsmuster der Subtriben der *Orchidoideae*.

Eine nordwestliche Route führt längst der langen Gebirgskette des Himalaya in ihrer direkten Fortsetzung zu den Alpen; eine südwestlich orientierte über Südinien – Madagaskar nach dem südlichen Teil des afrikanischen Kontinents. Europa und insbesondere das Mediterrangebiet sind das Zentrum für die Entwicklung der *Orchidinae* geworden, wobei heute noch in Ostasien verschiedene Gattungen, wie *Ponerorchis*, *Galearis*, *Aorchis* und *Chondradenia*, aber auch noch *Dactylorhiza* angetroffen werden.

Die *Satyriinae* haben mit *Satyrium nepalense* einen weitverbreiteten Vertreter in Ostasien. Die Gattung hat sich aber hier gegenüber Südafrika kaum differenziert. Auf der Verbindung zum eindeutigen Entwicklungszentrum sind noch mehrere Stationen von *Satyrium* anzutreffen (so auf Ceylon und in Äthiopien).

Die Gattung *Disa* und die ihr nahestehenden Gattungen der Subtribus *Disinae* sind ausschließlich afrikanisch. Sie haben sich im afrikanisch-madagassischen Raum zu einer erstaunlichen Vielfalt an Farben und Formen, mit etwa 180 Arten entwickelt. Verwandt mit *Disa*, aber noch komplexer gebaut, ist die Gattung *Disperis* (zur Subtribus *Disperidinae* der *Diseae* gehörend). Von ihr kommen einige Vertreter in Ostasien vor; nach Südosten ist die Gattung bis nach Neu-Guinea vorgedrungen. *Disperis* hat aber auch einen unverkennbaren Schwerpunkt ihrer Entwicklung mit etwa 80 Arten im südlichen Afrika und auf Madagaskar.

Falls wir berechtigt sind, die gerade, aufrechte Säule, wie wir sie bei *Orchis* und *Ophrys* antreffen als die weniger differenzierte, also primitivere und somit ältere anzusehen¹⁵⁾, so könnte man folgern, daß ein Prototyp mit einem Säulen-Bauplan der *Orchidinae* als Vorläufer der differenzierteren *Satyrium*- und *Disa*-Baupläne (und auch für *Disperis*) in

¹⁵⁾ R. L. DRESSLER & C. H. DODSON, Classification and Phylogeny in the Orchidaceae, *Annals Missouri Bot. Gard.* 47: 25–68 (1960).

Frage komme. Für diese These eines gemeinsamen Ursprungs für die genannten Gattungen spricht auch die in den jungen Knospen von *Disa* und *Satyrium* als frühe Anlage noch vorhandene aufrechte Stellung der Anthere. Da in Ostasien Vertreter aller 3 Säulentypen vorkommen, hat in diesem Raum wohl eine weitere Differenzierung stattgefunden, die aber nie das Ausmaß und die Intensität erreichen konnte, die für die sekundären Zentren Europa und Südafrika so charakteristisch geworden sind. Das heutige Verbreitungsmuster mit den getrennten Schwerpunkten spricht dafür, daß die Formfülle, die uns bei den Gattungen *Orchis*, *Satyrium* und *Disa* entgegentritt, das Resultat von unabhängigen Entwicklungsabläufen darstellt. Unter diesen Gattungen stellt *Disa* eine ausschließlich afrikanische Entwicklung dar, die möglicherweise ihren Ausgang von *Disperis* genommen hat.

Die hier dargelegten Gedanken seien mit wenigen Worten zusammengefaßt: Gilt die naheliegende, aber sicher etwas zu vereinfachte Gleichung „je primitiver umso älter, je komplexer umso jünger“ so kann der Säulenbauplan von *Orchis*, *Ophrys* usw. als Vorläufer für denjenigen von *Disa* und *Satyrium* in Frage kommen. Im Lauf der Entwicklung hat eine Migration aus den ostasiatischen feuchten Tropen in westliche Richtungen stattgefunden, die schließlich zu neuen Schwerpunktbildungen in den weniger humiden Arealen, dem Mittelmeergebiet und dem südlichen Afrika geführt haben. An diesen durch wirksame Barrieren getrennten Areale haben unabhängig voneinander Diversifikationen stattgefunden, welche zu der heute vorliegenden Vielfalt und Eigenart geführt haben.

Dr. Jany Renz, Kirschblütenweg 12, CH-4059 Basel

Modelle zur Evolution innerhalb der Gattung *Ophrys*

Summary: Models of evolution within the genus *Ophrys*. – NELSONs and KULLENBERGs evolution models are confronted and discussed. The areas of *Ophrys*-Taxa allow the supposition that the origin center of this genus is the middle mediterranean region.

Zweifellos ist die Gattung *Ophrys* unter den europäisch-mediterranen Orchideen diejenige, die sich bezüglich der Aufstellung von Modellen zur infragenerischen Evolution – also zur Artbildung – am meisten aufdrängt. Dies insbesondere, seitdem wir durch die Forschungsergebnisse der Arbeitsgruppe um KULLENBERG (seit 1961) über die Bestäuber und ihr Verhalten gut unterrichtet sind. In Kenntnis der hochinteressanten Wechselbeziehungen zwischen der *Ophrys*-Blüte und ihren meist artspezifischen Bestäubern darf man wohl unterstellen, daß die Bestäuber innerhalb der durch Sexualmimikry hoch spezialisierten Gattung die bedeutendsten Faktoren der Artbildung sind.

Kein geringerer als DARWIN (1862) hat sich schon mit dieser Gattung beschäftigt und ihr zweifellos ein „evolutorisches Potential“ zugeschrieben, obgleich er weder die Formenvielfalt noch die Bestäuber kannte. Seine im Zusammenhang mit der Selbstbestäubung geäußerte Bemerkung: „Wenn mich eines wünschen ließe, noch 1000 Jahre zu leben, so wäre es die Begierde, zu sehen, wie *Ophrys apifera* degeneriert“ (zitiert nach NELSON, S. 91), bekundet sein besonderes Interesse an diesem Formenkreis.

Die Gliederung der Gattung in Sektionen (z. B. von SCHLECHTER 1928 oder SOÓ 1929) erfolgte ausschließlich nach morphologischen Kriterien, die kaum verwandtschaftliche Beziehungen erkennen lassen. Dabei werden sogar häufig nahe verwandte Sippen voneinander getrennt (z. B. *O. fuciflora* und *O. scolopax*) und andererseits weiter voneinander entfernt stehende (wie z. B. *O. fusca* und *O. speculum*) in einen Topf geworfen.

Grundgedanken zur Evolution bei E. NELSON

Ein nach evolutorischen Gesichtspunkten begründetes System wurde erstmals von E. NELSON (1962) aufgestellt. Grundlage dieses Systems und der dargelegten Entwicklungswege ist die von NELSON entwickelte Labellhypothese, nach der die Blütenlippe der Orchideen nicht dem 3. Kronblatt entspricht, sondern eine Neubildung unter Beteiligung von 3 ausgefallenen Staubblättern darstellt (Farbtaf. 2). Dabei entsprechen bei der Gattung *Ophrys* z. B. die Seitenlappen des Labellums den beiden ausgefallenen Stamina des äußeren Kreises, das Doppelstreifenmal (s. Abb. 1) und das Anhängsel dem oberen ausgefallenen Staubblatt des inneren Kreises, wobei das Anhängsel als Konnektivfortsatz gedeutet wird. Aus dieser Konstruktion ergibt sich für NELSON eine Hierarchie von ursprünglichen und abgeleiteten Merkmalen (Tabelle). Daraus folgt wiederum die Ableitung einer Stufenfolge innerhalb eines Verwandtschaftskreises, wie es hier am Beispiel der *Fuciflorae* dargestellt ist (Abb. 2). Dabei gilt *O. attica* Schltr. (= *O. carmeli* Fleischm. & Bornm.) mit ausgeprägter dreilappiger und gewölbter Lippe, mit stark behaarten Seitenlappen, einer ausgeprägten Malzeichnung, grünen Sepalen und nach vorn geneigtem mittleren Sepalum als Ursprungsform der Reihe. Diese Merkmalskombination wird stufenweise durch abgeleitete Merkmale ersetzt. Ein Endglied der Reihe ist z. B. *O. fuciflora* ssp. *exaltata*, bei der die Lippe ungeteilt, (manchmal) flach ausgebreitet und ± kurz und gleichmäßig behaart ist und die Höcker fehlen. Die Sepalen sind farbig und das mittlere aufgerichtet (was bereits bei *orientalis*, dem 2. Glied der Reihe, der Fall ist).

Abgeleitete Merkmale nach NELSON

	ursprünglich	abgeleitet
Labellum	dreilappig und stark konvex Randpartien stark behaart	ungeteilt ± flach Behaarung einheitlich
Höcker	ausgeprägt	reduziert oder fehlend
Mal	Doppelstreifen mit Lateralmalen	reduziert und abgeschmolzen
Staminodialpunkte	vorhanden	meist fehlend
Sepalen	grün	farbig
mittleres Sepalum	nach vorn geneigt	aufrecht

So bestechend dieses Evolutionskonzept auf den ersten Blick auch erscheint, kann man jedoch in einigen Punkten Bedenken anmelden. NELSON mißt der Einwirkung von Umwelt und Auslese keine besondere Bedeutung bei. Er verneint die identische Mutation identischer Gene ebenso wie die „identische Selektion“. Er spricht von einem orthogenetisch fortschreitenden, intrasomatisch gesteuerten Differenzierungsprozeß und nennt dies „homodyname Differenzierung homologer Organe“ (S. 81). Sein Konzept ist also durchaus im Sinn des (Psycho-)Lamarckismus zu verstehen, der ja innere richtende Kräfte (das „Streben nach Vervollkommnung“) voraussetzt. So bleibt die bedeutende

Entwicklungsreihe der Fuciflorae
nach NELSON

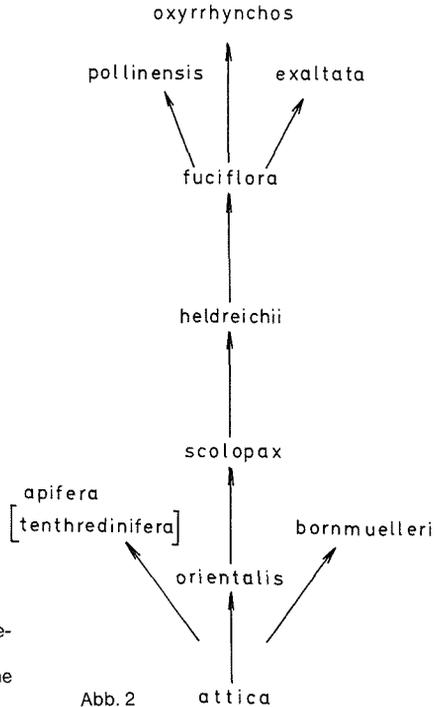


Abb. 2

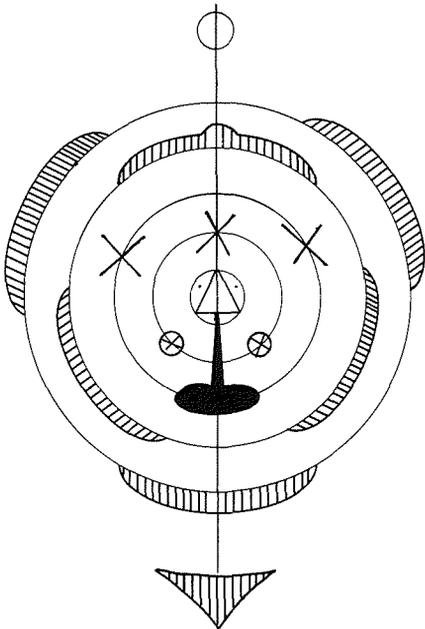


Abb. 1: Blütendiagramme von *Ophrys* zur Erläuterung der Labellhypothese von NELSON.

⊗ = Staminodialpunkte, X = total ausgefallene Staubblätter, denen die Lippe entsprechen soll.

Rolle der Bestäuber, die insbesondere bei dieser Gattung ganz offensichtlich ist, völlig unberücksichtigt.

Grundgedanken zur Evolution bei KULLENBERG

KULLENBERG & BERGSTRÖM (1976) haben kürzlich ein anderes Evolutionskonzept vorgestellt, das auf dem Gedanken beruht, daß sich die *Ophrys*-Sippen parallel mit den sie bestäubenden Hymenopterengattungen entwickelt haben könnten (Abb. 3). Dabei werden den stammesgeschichtlich älteren Hymenopterengruppen die vermutlich auch älteren *Ophrys*-Sippen zugeordnet. KULLENBERG geht dabei – im Gegensatz zu NELSON – davon aus, daß die morphologischen und chemischen Charakteristika der verschiedenen *Ophrys*-Sippen als adaptiv zu betrachten und demnach auf Auslesemechanismen zurückzuführen sind. Er unterscheidet dabei die bezüglich der Bestäuber streng spezialisierten Arten als die älteren und die von mehreren Hymenopterenarten bestäubten *Ophrys*-Formen als die jüngeren.

Zu dieser Gruppe der jüngeren Arten gehört auch die zur Selbstbestäubung übergegangene *O. apifera*. KULLENBERG und BERGSTRÖM betonen ausdrücklich, daß ihre Vorstellungen als hypothetisch zu betrachten seien und lediglich dazu dienen sollen, Diskussionen und Forschung auf diesem Gebiet anzuregen.

In diese Überlegungen sind auch die Ergebnisse der Untersuchungen über die von den *Ophrys*-Blüten produzierten Pheromone eingegangen, die chemisch identifiziert werden konnten und die ebenfalls für bestimmte *Ophrys*-Gruppen spezifisch sind (KULLENBERG & BERGSTRÖM 1976).

Da die Konzepte von NELSON und KULLENBERG ganz verschiedene Ansatzpunkte aufweisen, können die Schlußfolgerungen nicht identisch sein. So vertritt KULLENBERG die Auffassung, daß die *Orientalia* eine sehr junge Gruppe seien, die sich – möglicherweise unter dem Einfluß des Menschen – explosionsartig am Ostrand des Areal entwickelt haben könnte, während NELSON zumindest *O. kotschyi* Fleischm. & Soó zu den ursprünglichen Formen zählt. Auch andere Arten wie z. B. *O. apifera* und *O. bombyliflora* werden von NELSON als ältere Sippen, von KULLENBERG als junge Glieder der Evolutionsreihe betrachtet.

Geobotanische Gesichtspunkte

Bei evolutionstheoretischen Betrachtungen spielen zweifellos auch die Areale der Arten bzw. Sippengruppen (= Rassenkreise nach NELSON) eine bedeutende Rolle, besonders die Größe. Ebenso kann der Grad der „Konsolidierung“ – also der Merkmalskonstanz – möglicherweise als Gradmesser für das Alter einer Art herangezogen werden. Aber hier ergeben sich zahlreiche Widersprüche, was anhand folgender Beispiele erläutert werden soll. Die auf folgenden Skizzen eingetragenen Arealgrenzen dienen nur einer generellen Orientierung, sie erheben keinen Anspruch auf Vollständigkeit oder Genauigkeit im Detail. Offensichtlich unsichere Grenzen sind punktiert dargestellt.

Ophrys fuciflora s.l.

Zwischen *O. scolopax* Cav. und *O. fuciflora* (Schmidt) Moench* besteht eine so enge Beziehung, daß man beide Sippen als zu einer Art gehörig rechnen muß (SUNDERMANN 1975 a, b). Auch NELSON hat diese Ansicht bereits im Prinzip vertreten, ohne jedoch die erforderlichen nomenklatorischen Konsequenzen daraus zu ziehen. Er leitet *O. fuciflora* unmittelbar von der nach seiner Ansicht ursprünglicheren *O. scolopax* ab, die zwei

*) Nomenklatur nach WIRTH 1977

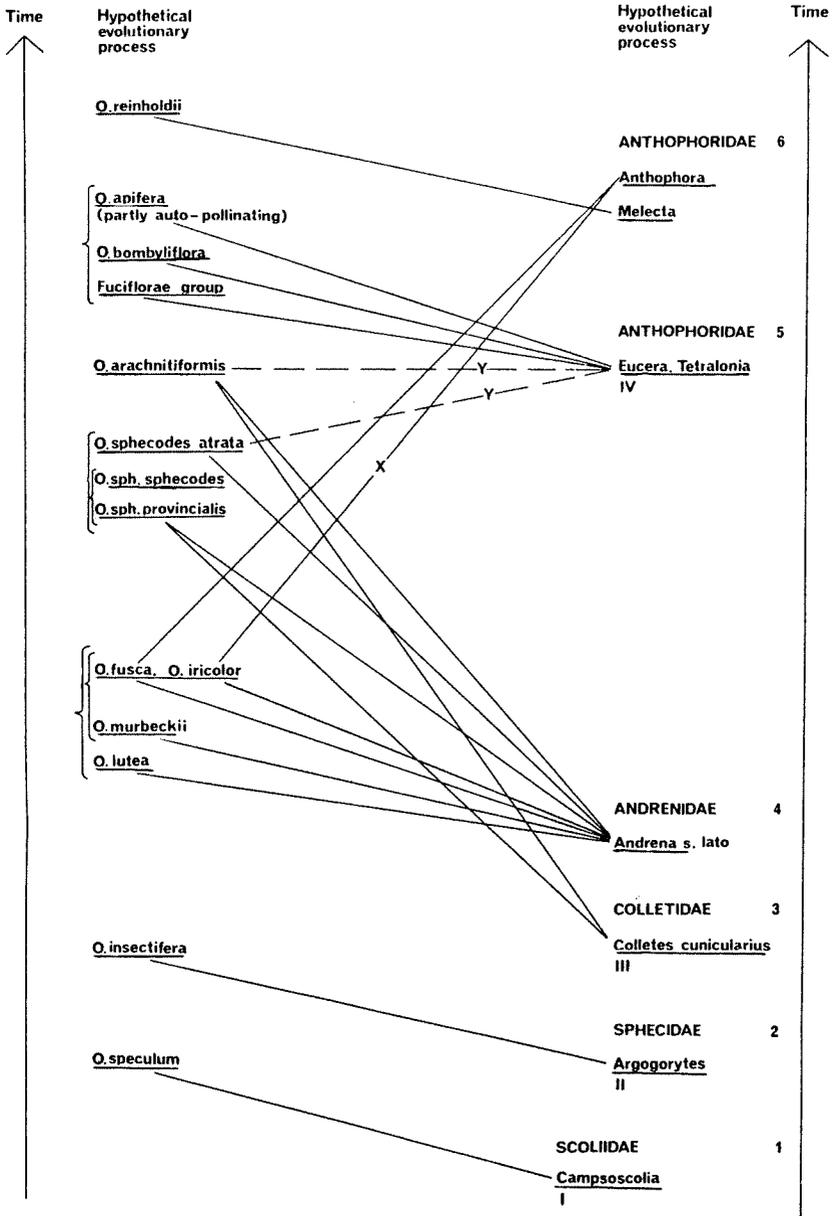


Abb. 3: Koevolutions-Vorstellung nach KULLENBERG und BERGSTRÖM.
Ophrys-Sippen und ihre Bestäuber.
 X = Beobachtung von S. VOGEL, Y = experimentelle Befunde (aus Zoologica Scripta).

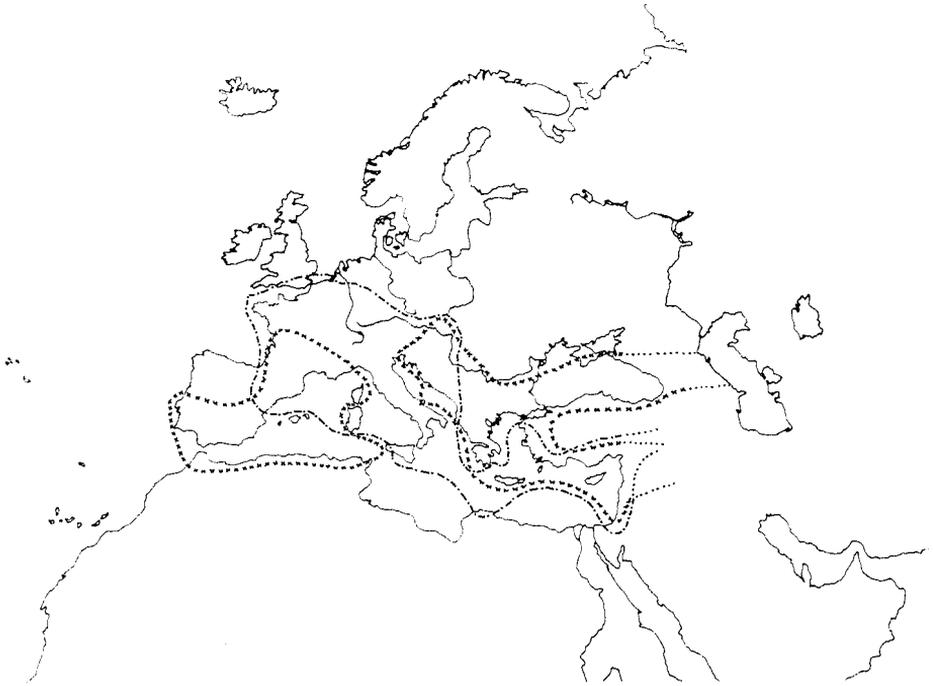


Abb. 4: Die zwei getrennten Verbreitungsgebiete von *Ophrys scolopax* Cav. s. l. (unter Einschluß von *O. carmeli* Fleischm. & Bornm.) xxxxx und Verbreitung von *O. fuciflora* (Schmidt) Moench s. l. (unter Einschluß von *O. bornmuelleri* Schulze & Bornm.). - - - - -

durch eine breite Lücke getrennte Verbreitungsgebiete (fehlt weitgehend in Italien) hat (Abb. 4). Danach müßte *O. scolopax* bei ihrer Ausbreitung von Osten nach Westen diese Verbreitungslücke übersprungen haben, wofür es aber keine geobotanische (bzw. ökologische) Erklärung gibt. Abgesehen davon, daß das bis in die äußerste Westmediterraneis reichende Vorkommen einer „Ursprungsform“ im NELSON-Konzept einen Widerspruch in sich darstellt, läßt sich daraus nur folgern, daß *O. fuciflora* als die ursprüngliche Form angesehen werden muß. Aus ihr hat sich bei der Ausbreitung nach Westen und Osten der *Scolopax*-Komplex in verschiedenen Ausprägungen ausgegliedert. Damit wird gleichzeitig die These in Frage gestellt, das Entstehungszentrum der Gattung *Ophrys* sei im östlichen Mittelmeergebiet gelegen.

Ophrys bombyliflora Link ist eine in hohem Grad stabilisierte, d. h. im gesamten Verbreitungsgebiet einförmig ausgeprägte Sippe. Diese Tatsache ließe an sich auf ein „hohes Alter“ schließen. Jedoch ist ihr Verbreitungsgebiet nicht so weit ausgedehnt wie das anderer, weniger stabiler Arten (wie z. B. *O. sphegodes*). Sie ist zwar die am weitesten nach Westen (bis zu den Kanaren) reichende Art, geht aber nur knapp bis zum westlichen Kleinasien und fehlt im Osten des *Ophrys*-Arealis ganz (Abb. 5). Daraus muß man schließen, daß auch diese Art bezüglich ihrer Entstehung dem mittleren Mittelmeergebiet zuzuordnen ist, wo sie auch am häufigsten vorkommt. Was das Alter betrifft, so kann man sich – trotz ihrer Stabilität – vielleicht der Auffassung von KULLENBERG anschließen.

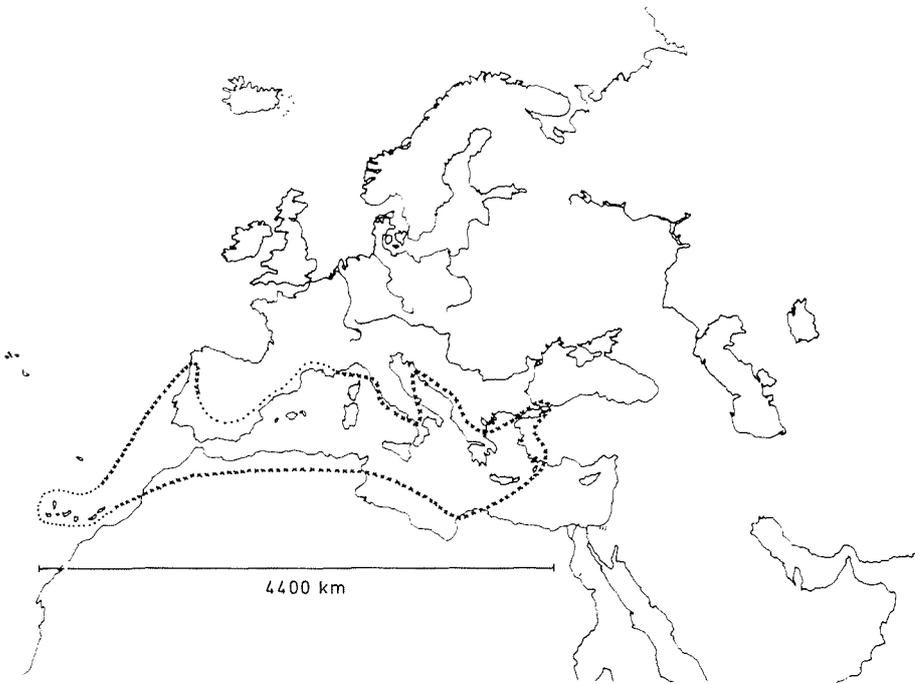


Abb. 5: Verbreitung von *Ophrys bombyliflora* Link xxxxxxxx

Ophrys speculum Link ist über weite Teile des Mediterrangebietes verbreitet; sie fehlt (sehr wahrscheinlich) im Norden und ist auf dem italienischen Festland bisher erst an zwei Stellen nachgewiesen worden. Zweifellos ist ihr Areal mit dem ihres einzigen (!) Bestäubers korreliert. Die Verbreitungsangaben von *Dasyscolia ciliata* (= *Campsoscolia ciliata*) (Abb. 6) sind sicher unvollständig, aber es läßt sich feststellen, daß der Bestäuber weiter verbreitet ist als *O. speculum*. Daraus darf man wohl schließen, daß der begrenzende Faktor für die Ausbreitung dieser zweifellos sehr alten Art im Klimabereich zu suchen ist. Sie gelangte z. B. nicht – wie andere *Ophrys*-Sippen – bis in das Gebiet des Kaspischen Meeres. Das Fehlen bzw. die extreme Seltenheit der Art in Süditalien könnte dagegen mit dem Bestäuber zusammenhängen, der von BERTEM für das italienische Festland nicht angegeben, aber für Sizilien und Sardinien als häufig bezeichnet wird. (Dort ist auch *O. speculum* häufig!).

Das Areal von *O. speculum* spricht nicht dagegen, daß sie ebenfalls im mittleren Mediterrangebiet entstanden sein könnte.

Ophrys sphegodes Mill. hat ein Verbreitungsgebiet mit sehr langer O-W-Achse (Abb.7) und sie könnte daher ein beträchtliches Alter aufweisen. Die von ihr abgeleitete *O. bertolonii* Moretti hat ein bedeutend kleineres Areal und gehört sicher zu den jüngeren Sippen wie z. B. auch *O. arachnitiformis* Gren. & Phil., die ebenfalls auf das zentrale MMG beschränkt ist. Auch dieser Umstand und die größere Variabilität dieses Sippenkomplexes im mittleren Mediterrangebiet machen es wahrscheinlich, daß das Entstehungszentrum eher hier zu suchen ist.

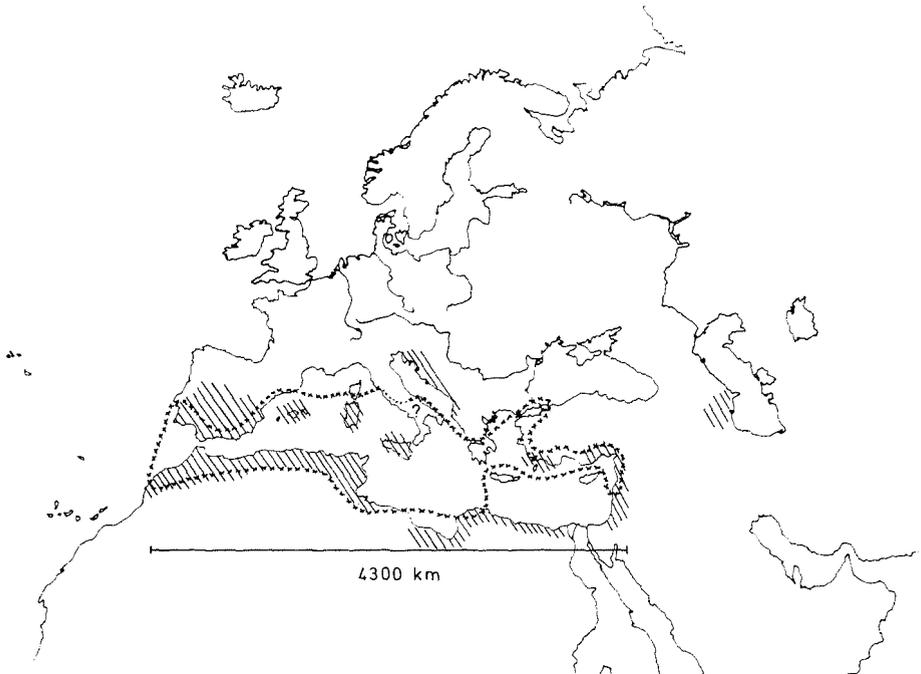


Abb. 6: Verbreitung von *Ophrys speculum* Link ×××××× und ihres vermutlich einzigen Bestäubers *Dasycolia ciliata* (Fabr.) \\\\\\ (bisher gesicherte Fundgebiete, schematisiert nach BETREM).

Ophrys apifera Hudson gehört ebenfalls zu den sehr weit verbreiteten Arten (Abb. 8), was im Zusammenhang mit ihrer innerartlichen Stabilität zu dem Schluß verleiten könnte, es handle sich um eine sehr alte Sippe. Da jedoch Autogamie immer eine „Neuerwerbung“ ist, muß diese Art als vermutlich vom *Fuciflora*-Komplex abgeleitet betrachtet werden, was bezüglich des Alters auch der Vorstellung von KULLENBERG entspricht. Sowohl ihre Einförmigkeit als auch ihr großes Areal können als Folge der Selbstbestäubung angesehen werden. Die Tatsache, daß sie weit mehr Samen produziert als alle anderen *Ophrys*-Arten, kann auch die Ursache einer schnelleren Verbreitung gewesen sein. Die ungewöhnlich große Fläche, die von dieser relativ jungen Art besiedelt wird, ist außerdem durch die Tatsache zu erklären, daß *Ophrys apifera* zu den „mediterranunabhängigen“ Arten gehört, sich also bis weit nach Mitteleuropa ausbreiten konnte.

Die Orientales (Beispiele: *O. reinholdii* Spruner und *O. kurdica* Rückbr.) haben ein relativ kleines Verbreitungsgebiet, das auf den östlichen Teil des *Ophrys*-Areal beschränkt ist (Abb. 9). Das könnte darauf hinweisen, daß es sich hier um einen relativ jungen Sippenkomplex handelt, was auch mit der Auffassung von KULLENBERG übereinstimmt. Die engen Beziehungen zwischen *O. reinholdii* und *O. kurdica* sind offensichtlich. Die blütenmorphologische Einförmigkeit von *O. kurdica* (Farbtafel 2) macht deutlich, daß dieses Kriterium bei der Gattung *Ophrys* wahrscheinlich nicht für eine „Altersbestimmung“ herangezogen werden kann.

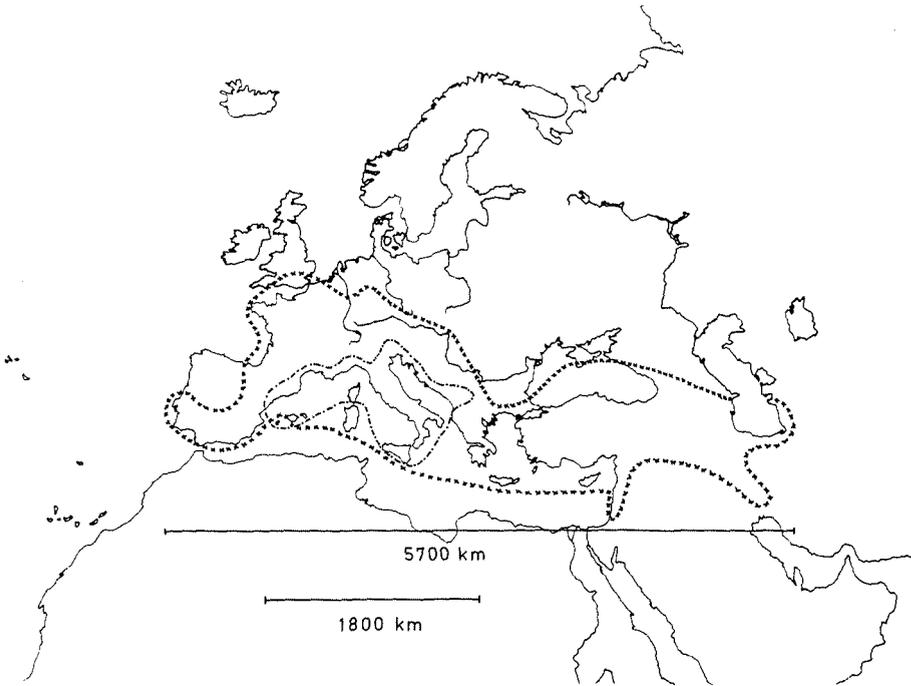


Abb. 7: Verbreitung von *Ophrys sphegodes* Mill s. l. ×××××× und *Ophrys bertolonii* Moretti s. l. - - - - -

Ophrys schulzei Bornm. & Fleischm., die wohl dem Verwandtschaftskreis der *Fuciflorae* zugerechnet werden muß, gehört ebenfalls zu den Arten mit extrem kleinem Verbreitungsgebiet (Abb. 9) und gleichzeitig höchster Formkonstanz. Aus dem ersten Kriterium könnte man schließen, daß es sich um eine stammesgeschichtliche junge Sippe handeln kann, während die Konsolidierung bezüglich der blütenmorphologischen Merkmale eher das Gegenteil vermuten läßt. Da sie allein auf den äußersten Osten des MMG beschränkt ist, müßte sie nach der Auffassung NELSONs ebenfalls zu den ursprünglichen Arten gezählt werden. Dem widersprechen aber die Merkmale: farbige Sepalen, das mittlere zurückgeschlagen und extrem kurze Petalen. Die Art war NELSON unbekannt, ebenso wie *O. kurdica*.

Bei dieser Sippe handelt es sich entweder um eine sehr alte, aber gut konsolidierte Form, die wenig Überlebenschancen hat und daher vom Aussterben bedroht ist; oder die Sippe ist sehr jung und wie die *Orientalis* erst mit der Einwanderung der Gattung in den ostmediterranen Raum entstanden. Die zuletzt genannte Vermutung müßte zutreffen, falls das Entstehungszentrum der Gattung im mittleren Mittelmeergebiet gelegen ist.

Ophrys insectifera L., die am weitesten nach Norden vordringende Art der Gattung, wird von KULLENBERG als sehr früh in der Entstehungsgeschichte angesetzt. Dem widerspricht auch nicht die Größe ihres Areals (Abb. 10), das sicher nur aus Gründen der klimatischen Adaptation eingeschränkt ist. Sie ist die einzige Art der Gattung, die in der mediterranen Vegetationsstufe völlig fehlt. Man darf vielleicht die Annahme wagen,

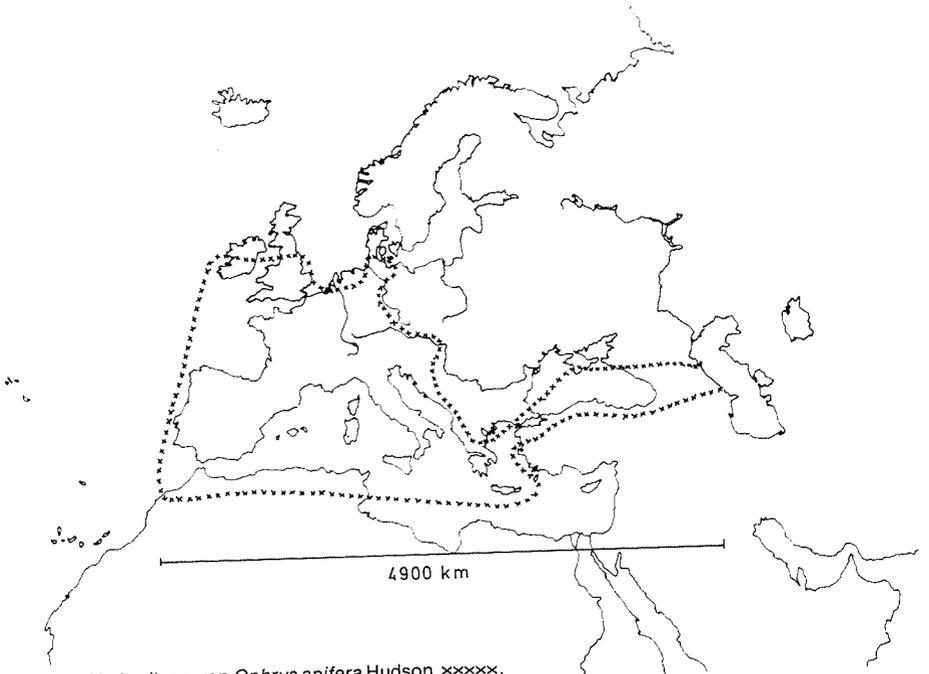


Abb. 8: Verbreitung von *Ophrys apifera* Hudson xxxxxx.



Abb. 9: Verbreitung von *Ophrys reinholdii* Spruner xxxxxx, *Ophrys kurdica* Rückbr. □ und *Ophrys schulzei* Bornm. & Fleischm. ○ (bisher bekannte Fundorte).

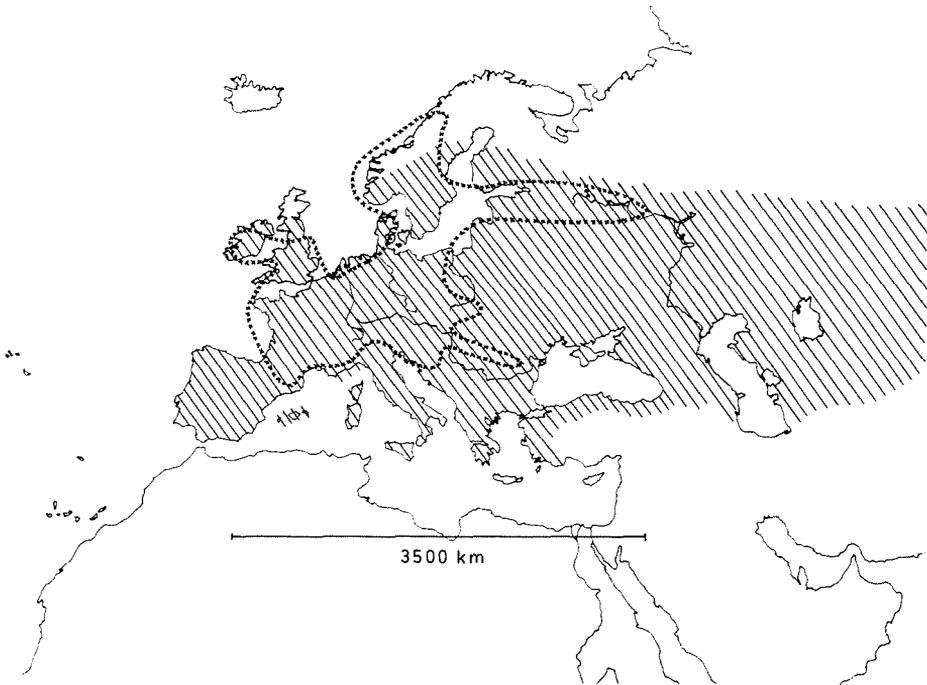


Abb. 10: Verbreitung von *Ophrys insectifera* L. (.....) und ihrem Bestäuber *Argogorytes mystaceus* (L.) (——) (nach briefl. Information durch Ole LOMHOLDT, Kopenhagen).

daß *O. insectifera* sich erst nach Ende der Eiszeiten nach Norden hin ausgebreitet und damit in kühlere Regionen zurückgezogen hat. Die Tatsache, daß sie keinen Anschluß an das von NELSON in der Ostmediterraneis vermutete Entstehungszentrum hat, läßt – wie die anderen angeführten Beispiele – eher vermuten, das Ursprungsgebiet der Gattung liege im mittleren mediterranen Bereich. Ein Vergleich mit dem Areal ihres hauptsächlichsten Bestäubers*) *Argogorytes mystaceus* zeigt, daß es – wie im Falle *O. speculum* – zweifellos klimatische Faktoren sind, die das Areal der Art begrenzen.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß es eine ganze Reihe von Gründen gibt, die das NELSON-Konzept infrage stellen. Nach unserer heutigen Kenntnis sind es ganz sicher die Bestäuber, die die Artbildung dieser hochspezialisierten Gattung nicht nur wesentlich beeinflußt, sondern vermutlich sogar gesteuert haben. Es ist also *Zuchtwahl* im DARWINschen Sinn – von NELSON als Wirkungsmechanismus abgelehnt – die uns an diesem geradezu klassischen Beispiel demonstriert wird. Jedoch dürfen wir keine vorläufigen Schlüsse ziehen, solange uns nicht die Bestäuber aller *Ophrys*-Sippen bekannt sind.

Was nun die Vorstellungen von KULLENBERG betrifft, die ja mit aller Vorsicht vorgetragen werden, so werfen sie zunächst keine Widersprüche auf. Dennoch ist die Annahme einer Koevolution nicht unbedingt zwingend. Es ist immerhin denkbar, daß die „Erfin-

*) Auch *Argogorytes fargei* (Shuckard) wurde als Bestäuber beobachtet. Da *Argogorytes* im westlichen Norwegen fehlt, müssen noch andere Bestäuber infrage kommen (briefliche Mitteilung von Ole LOMHOLDT).

dung“ der Sexualmimikry zu einem Zeitpunkt erfolgte, als bereits eine Vielzahl von Arten potentieller Bestäuber existierte.

Die ausgedehnten Areale auch derjenigen Arten, die über eine erhebliche Variationsbreite verfügen – wie *O. sphaecodes* und *O. fuciflora* – legen den Schluß nahe, daß die verschiedenen Grundtypen mehr oder weniger gleichzeitig entstanden sind. Dadurch wird nicht ausgeschlossen, daß die Sippen mit kleineren Arealen (*O. reinholdii*, *O. kurdica*, *O. schulzei*, *O. atlantica* und *O. bertolonii*) sich erst zu einem späteren Zeitpunkt aus dem „großen Topf“ (gemeint ist ein bereits differenzierter Genpool der Gattung *Ophrys*) während der Ausbreitungsphase ausgegliedert haben.

Widersprüche ergeben sich allerdings bezüglich der Merkmalskonstanz, die ja evolutionstheoretisch als Zeichen einer Stabilisierung und damit eines höheren Alters angesehen wird (vgl. z. B. *O. bombyliflora*). Andererseits sprechen Größe und Lage der Areale (z. B. *O. insectifera*) sowie die größere Variabilität im mittleren Mittelmeergebiet eher dafür, das Entstehungsgebiet („Genzentrum“) in diesem Bereich zu suchen. Wenn diese Annahme zutrifft, müßten die formkonstanten östlichen Arten *O. kurdica* und *O. schulzei* als abgeleitet angesehen werden.

Literatur:

- BETREM, J. G.: The African Campsomerinae: *Dasyscolia ciliata*; Mon. Ned. Ent. Ver. **6**, 313–318, 1971.
- DARWIN, Ch.: Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen befruchtet werden; 2. Aufl., Stuttgart; 1899 (Original 1862).
- KULLENBERG, B.: Studies in *Ophrys* pollination; Zool. Bidr. (Uppsala) **34**, H 1, 1961.
- KULLENBERG, B. & G. BERGSTRÖM: Hymenoptera Aculeata Males as Pollinators of *Ophrys* Orchids; Zoll. Scripta, **5**, 13–23, 1976.
- NELSON, E.: Gestaltwandel und Artbildung . . . Monographie und Ikonographie der Gattung *Ophrys*; Chernex-Montreux 1962.
- SCHLECHTER, R.: Monographie und Ikonographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes, Bd. I; Berlin 1928.
- SOÓ, R. v.: Orchideeologische Mitteilungen; Fedde Rep. **26**, 273–280, 1929.
- SUNDERMANN, H.: Europäische und mediterrane Orchideen, 2. Aufl.; Hildesheim, 1975 a.
- SUNDERMANN, H.: Zum Problem der Definition taxonomischer Kategorien (Spezies, Subspezies, Praespezies, Varietät) – dargestellt am Beispiel des Sippenkomplexes *Ophrys fuciflora* (Crantz) Moench – *Ophrys scolopax* Cav.; Taxon **24**, 615–627, 1975.
- WIRTH, H. W.: Zur Nomenklatur von *Ophrys fuciflora*; Acta Botanica Acad. Sci. Hung. **23**, 285–293, 1977.

Prof. Dr. Hans Sundermann, Gesamthochschule, Fachbereich 9, Gaußstraße 20,
D-5600 Wuppertal 1

Beobachtungen und Untersuchungen zur Bestäubungsbiologie südspanischer Ophrys-Arten

I. Einleitung

Die Beziehung zwischen Blüten und den sie bestäubenden Insekten ist in der Regel mutualistischer Natur, d. h. sowohl Blüten als auch Insekten ziehen aus dieser Beziehung Nutzen. Die Blüten werden bestäubt, die Insekten erhalten Nahrung für sich und/oder ihre Brut. In einem langen Prozeß der Coevolution haben sich die beiden Partner aneinander angepaßt, was zur gegenseitigen Coadaptation geführt hat. Die Pflanzen gleichen dabei den Nachteil aus, welchen ihre Sessilität mit sich bringt, indem sie sich flugfähiger Tiere bedienen. SCHREMMER (1969) prägte dafür die treffende Bezeichnung „geborgte Beweglichkeit“.

Es gibt nun Blüten-Bestäuber-Beziehungen, die offensichtlich nicht auf einer mutualistischen Beziehung beruhen. Es handelt sich dabei um sogenannte Täuschblumen, Blüten also, welche zwar Insekten anlocken, ihnen aber keinerlei Gegengabe für die geleistete Bestäubung bieten. Unter diesen Täuschblumen nehmen die Sexualtäuschblumen eine besonders bemerkenswerte Stellung ein, da sie einen ungewöhnlichen Modus der Anlockung verwirklicht haben. Sie täuschen nicht Nahrung vor, wie eine Vielzahl der Täuschblumen, sondern kopieren in verschiedensten Merkmalen Weibchen der jeweils bestäubenden Hymenopteren. Besonders der Einsatz bestimmter Duftstoffe, welche die Männchen in sexuelle Erregung versetzen, gewährleistet ein hohes Maß an Besucherspezifität (KULLENBERG 1961, 1973). Somit werden hier die Bestäuber zum direkten Isolationsmechanismus für die verschiedenen Orchideenarten. Diese Bestäubungsstrategie unterscheidet sich prinzipiell vom „normalen“ Bestäubungsmodus, da die Beziehung zwischen Sexualtäuschblumen und ihren Bestäubern nicht durch Coevolution – eine gemeinsame Evolution beider Partner – entstanden sein kann. Hier waren es allein die Blüten, die eine Evolution durchmachten und deren Merkmale sich immer perfekter in die bereits vorgegebenen Verhaltensschemata der jeweiligen Bestäuber einpaßten (PAULUS 1978). Mit VOGEL (1975) kann man deshalb dieses Phänomen durchaus als Parasitismus bezeichnen, denn es liegt auf seiten der Blüten ein Vorteil vor, die Insekten erhalten jedoch keinerlei Gegengabe. Dementsprechend finden sich nur bei den Blüten nicht jedoch bei den Bestäubern Anpassungen an eine Übertragung der Pollinien durch Pseudokopulation.

II. Der Stand der Kenntnis der Pseudokopulation auf Ophrys

1. Pollinien als Schlüsselmerkmal für die Evolution außergewöhnlicher Bestäubungsmechanismen bei Orchideen

Sexualtäuschblumen finden sich nur bei Vertretern der *Orchidaceae*. Innerhalb dieser Familie jedoch führen unabhängig voneinander mehrere Entwicklungslinien zu diesem Prinzip. So folgen ihm neben der europäischen Gattung *Ophrys* die australischen Gattungen *Cryptostylis* und *Drakaea* und mehrere Gattungen in Nord- und Südamerika (u. a. *Trigonidium*, *Trichoceros*). Außerdem fällt auf, daß dieser Bestäubungsmodus bei keiner anderen Pflanzenfamilie auftritt, und daß innerhalb der *Orchidaceae* weitere „ausgefallene Täuschmanöver der Blüten“ beschrieben sind, etwa die Übertragung des Pollens von revierverteidigenden Pracht-Bienenmännchen (DODSON, 1962), Täuschung der sammelnden Bienen durch Pollen- oder Staubgefäßattrappen (THIEN u. MARCKS, 1972; BECK v. MANAGETTA, 1914) oder die (noch nicht eindeutig nachgewiesene) Bestäu-

bung durch Dolchwespenweibchen, die einen geeigneten Eiablageplatz suchen (FORDHAM, 1946). Insekten, die solche Täuschblumen besuchen, erfahren im Anschluß an einen solchen Besuch keinerlei Triebbefriedigung, wie es bei Blüten der Fall ist, welche Nahrung bieten. Es gibt sogar Hinweise dafür, daß vergebliche Blütenbesuche auf Sexualtäuschblumen eine negative Rückkopplung beim Besucher erzeugen (PAULUS, GACK, ULLRICH, 1981). Aus diesem Grund sind Besuche an Täuschblumen immer selten und werden vom selben Individuum wahrscheinlich nur ein paarmal ausgeführt. Deshalb ist es für solche Blüten besonders wichtig, die Bestäubung so zu optimieren, daß die Übertragung von genügend Pollen bereits bei einem einzigen Insektenbesuch mit großer Wahrscheinlichkeit erfolgt. Dieser Forderung werden die Orchideenblüten in hohem Maß gerecht. Die Konzentration von Pollen in Pollinien und die Möglichkeit dadurch gleichzeitig sehr viele Samenanlagen zu befruchten, sind eine ideale Präadaptation für die Ausbildung von Täuschblumen und anderen Bestäubungsmodi, bei welchen nur selten ein Anflug erfolgen kann. In diesem Sinn kann man die Pollinien, die wohl zunächst aus der Notwendigkeit, viele Samen bilden zu müssen, entwickelt wurden, als Schlüsselmerkmal in der Evolution der Bestäubung der *Orchidaceae* sehen, denn sie erschlossen dieser Gruppe neue, konkurrenzlose Bestäubungsnischen. Die Arten, welche diese Nischen bildeten, „konnten es sich leisten“, während ihrer Blühzeit nur einmal von einem Bestäuber besucht zu werden, weil dieser Besuch bereits zur Bildung von tausenden von Samen ausreichte.

2. Strategien der *Ophrys*-Blüte – Prädestination der Bestäuber

Die Vortäuschung eines Sexualpartners ist eine Bestäubungsstrategie, welche sich an das Fortpflanzungsverhalten der Bestäuber – hier ausschließlich Hymenopteren – anlehnt. Partnerfindung und Begattung sind bei diesen Insekten in der Regel Prozesse, die als Instinkt-Reaktionsketten ablaufen. Die einzelnen Verhaltensweisen dieser Ketten folgen streng geordnet nacheinander und werden jeweils durch unterschiedliche angeborene auslösende Mechanismen (AAM, Schlüsselreize) eingeleitet, auf welche die Insekten instinktgebunden reagieren. Fehlt ein Schlüsselreiz an irgendeiner Stelle der Kette, bricht das Verhalten dort ab. Die *Ophrys*-Blüten haben sich nun in die bei der Begattung der Hymenopteren ablaufende Reiz-Antwort-Kette eingeschaltet. Dies konnte nur erreicht werden, indem die Blüten die spezifischen Schlüsselreize des jeweiligen Bestäubers so nachahmten, daß sie ausreichten, um Männchen anzulocken, sie zur Landung zu veranlassen und sich auf der Blüte zu orientieren sowie Kopulationsbewegungen auszuführen. Nur so ist die erfolgreiche Übertragung von Pollinien gesichert.

Im folgenden sind nun zum einen jene Merkmale der bestäubenden Hymenopteren zusammengestellt, die – soweit bekannt – bei ihrem Paarungsverhalten als Schlüsselreize wirken, zum anderen ergänzend Eigenschaften und Verhaltensweisen hinzugefügt, welche gerade diese Insektengruppe für die *Ophrys*-Bestäubung prädestiniert.

a. **Chemische Schlüsselreize:** Zur Partnerfindung werden bei Hymenopteren verbreitet Sexuallockstoffe in Form flüchtiger chemischer Substanzen eingesetzt, die in der Mandibeldrüse und sicher auch in der sogenannten Dufourdrüse des Hinterleibes gebildet werden. Bei allen *Ophrys*-Bestäubern sezernieren die Weibchen diese Pheromone und locken damit die Männchen an. Wahrscheinlich handelt es sich um ein Substanzgemisch, das durch verschiedene hohe Konzentration einzelner Komponenten spezifisch wirken kann. Vermutlich gibt es auch verschiedene „Düfte“ für die Fernanlockung und für die Wirkung im Nahbereich (KULLENBERG & BERGSTRÖM, 1973, 1976).

b. **Optische Schlüsselreize:** Hymenopterenweibchen setzen zweifelsfrei auch gewisse optische Reize z. B. durch ihre Körperform und durch ihre Färbung. Vor allem ist hier der Blauschiller der Flügel mancher Arten zu nennen. Es ist möglich, daß optische Reize die Männchen veranlassen, sich auf ein Weibchen zu stürzen. Sie scheinen jedoch nicht besonders spezifisch zu sein. Wahrscheinlich reagieren die verschiedenen Hymenopterenarten auch unterschiedlich in dieser Hinsicht.

c. **Taktile Schlüsselreize:** Sobald ein Hymenopterenmännchen auf einem Weibchen gelandet ist, werden taktile Reize nötig, um das Paarungsverhalten weiter ablaufen zu lassen. Da das Weibchen sich meist stark gegen das aufreitende Männchen wehrt und es abzustreifen versucht, müssen die Genitalstrukturen der Paarungspartner möglichst rasch verankert werden. Dazu ist es notwendig, daß sich das Männchen schnell auf dem Weibchen orientieren kann. Dies erfolgt taktill mit Hilfe der Weibchengestalt und der spezifischen Anordnung der Körperbehaarung des Weibchens. Da nun als nächstes die Abgabe des Spermas erfolgen muß, ist ein neuer Reiz zu erwarten. Es ist nicht bekannt, was die Spermaabgabe veranlaßt, man kann jedoch annehmen, daß vor allem das Einrasten der Genitalstrukturen eine große Rolle spielt.

Neben diesen „Schlüsselreizmerkmalen“ gibt es zwei weitere wichtige Eigenschaften, welche die Hymenopteren als Partner von Sexualtäuschblumen geeignet machen:

Hymenopterenmännchen schlüpfen generell etwa eine oder mehrere Wochen vor den Weibchen (Protandrie). Den Sinn dieses vorgezogenen Schlupfs kann man zum einen darin sehen, daß die Männchen in dieser Zeit einer Selektion unterworfen werden, welche nur die „fittesten“ zur Paarung kommen läßt. Zum anderen spielt vielleicht auch eine Sicherung der Begattung aller Weibchen eine Rolle, die sofort nach dem Schlüpfen der Weibchen an der Kolonie stattfinden kann.

Bei der Suche nach arteigenen Weibchen verfolgen Hymenopterenmännchen zwei verschiedene Strategien. Sie schwärmen entweder direkt an der Stelle, wo die Weibchen schlüpfen werden und suchen dort ständig den Boden ab, oder sie bilden regelrechte Schwarmbahnen aus, die über lange Zeit konstant abgeflogen werden. Alle Blüten, welche in einer solchen Schwarmbahn stehen, werden regelmäßig kontrolliert. Befindet sich ein nahrungssammelndes Weibchen oder ein anderes Insekt auf einer Blüte, wird es sofort angefliegen.

Die *Ophrys*-Blüten kopieren die Schlüsselreize, welche bei den als Bestäuber fungierenden Hymenopterenmännchen das Paarungsverhalten einleiten.

a. **Imitation der chemischen Schlüsselreize**

Wie KULLENBERG in vielen Arbeiten (1961, 1973) belegte, wirken die Duftstoffe von *Ophrys*-Blüten auf spezifische Bestäuber. Diese Wirkung könnte einmal dadurch hervorgerufen werden, daß eine *Ophrys*-Art die den Weibchen ihres Bestäubers eigenen Pheromone produziert. Eine andere Möglichkeit ist die Abgabe von Substanzen, die lediglich dieselbe Wirkung beim Bestäubermännchen hervorbringen wie die echten Pheromone. Dann würde es sich um eine wirkliche Imitation von Duftstoffen handeln. Für diese zweite Möglichkeit spricht die Tatsache, daß dieselbe *Ophrys*-Art in verschiedenen geographischen Lagen von unterschiedlichen Hymenopterenarten bestäubt werden kann, wie es z. B. bei *Ophrys fusca* der Fall ist. Als Konsequenz muß man hier spezielle geographische Duftrassen fordern.

b. **Die Imitation optischer Schlüsselreize**

Es ist offensichtlich, daß zumindest bei manchen *Ophrys*-Arten (z. B. *speculum*, *insectifera*) die Imitation optischer Reize eine nicht unbedeutende Rolle spielen muß. Dies ergibt sich etwa aus einem Vergleich einer *O. speculum*-Blüte und einem Weibchen

von *Campsoscolia ciliata*, ihrem Bestäuber. Die Blüte kopiert ausschließlich Thorax und Abdomen des Insekts, der Kopf scheint bedeutungslos. Die metallisch schimmernden Flügel (Spiegel), die Behaarung des Abdomens (roter Haarsaum am Rand der Lippe), Flügelsatzstellen (schwarz glänzende Leisten an der Lippenbasis) sowie die abwehrenden Mittelbeine des Weibchens (behaarte, abstehende Seitenlappen der Lippe) werden bis ins Detail nachgeahmt. Mit Sicherheit kann man in diesem Fall sogar von der morphologischen Ausbildung der Blüte auf die optischen Schlüsselreize des Insekts schließen.

Es fällt nun aber auf, daß nur wenige *Ophrys*-Arten für unser Auge solch perfekte optische Imitationen darstellen. Möglicherweise liegt der Grund hierfür darin, daß verschiedene Hymenopterenarten unterschiedliche „Ansprüche“ an die optischen Auslöser eines Weibchens haben. Es ist z. B. gut vorstellbar, daß ein Langhornbienenmännchen als optischen Schlüsselreiz nur einen „braunen, samtigen Fleck auf einer hellen Blüte“ benötigt um zu reagieren, während für ein Dolchwespenmännchen eben detailliertere optische Reize vorhanden sein müssen, um eine Pseudokopulation zu gewährleisten. Diese Überlegung würde auch folgende Tatsache erklären: *Ophrys*-Arten wie *O. speculum* oder *O. insectifera* zeigen in den wesentlichen Merkmalen eine sehr geringe Variabilität, während andere *Ophrys*-Arten, etwa *O. fuciflora* oder *O. scolopax*, in der Musterung, Färbung und Form ihrer Lippe so stark verschieden sind, daß keine Blüte der anderen gleicht. Daraus muß man nach dem oben Gesagten schließen, daß die Bestäuber der erstgenannten Arten eine optisch ziemlich starre weibchenähnliche Atrappe als Auslöser für ihr Kopulationsverhalten benötigen, während bei anderen Bestäubern ein recht ungenaues Bild bereits genügt. Die morphologische Ausprägung einer *O. speculum*-Blüte würde demnach durch einen starken Selektionsdruck ihres Bestäubers kanalisiert, denn jede Blüte, welche nicht diesem Schema entspräche, würde auch nicht besucht. Die Selektionsdrucke anderer Bestäuber auf die optischen Merkmale ihrer Blüten können jedoch weniger spezifisch sein, d. h. ein Variieren von Lippenmuster und Blütenform in gewissen Grenzen hätte hier auf die Besuchsrate keinerlei Einfluß.

c. Die Imitation taktiler Schlüsselreize

Die *Ophrys*-Blüten imitieren durch bestimmte Behaarung der Lippe taktile Reize, welche für die Auslösung von Orientierungs- und Kopulationsbewegungen auf der Blüte notwendig sind. Besonders wichtig scheint dabei der Haarstrich zu sein, da sich die Männchen auf Blüten mit verschiedenem Haarstrich ja unterschiedlich orientieren. In dieser Hinsicht finden sich, wie KULLENBERG (1961) zeigte, 2 Gruppen innerhalb der Gattung *Ophrys*. Die eine veranlaßt das Männchen sich mit dem Kopf, die andere mit der Abdomenspitze zur Narbenhöhle zu orientieren. Zur letzten Gruppe gehören *O. lutea*, *fusca*, *iricolor* und sicherlich auch *O. omegaifera* und *atlantica*. Eine gewisse Rolle spielen bestimmt auch die bei manchen Arten ausgebildeten Seitenhöcker der Lippe, die wahrscheinlich den Mittelbeinen eines Hymenopterenweibchens entsprechen, die bei der Paarung häufig nach oben gestreckt werden. Die Reaktionen, welche die Hymenopterenmännchen auf die Reizkopien der *Ophrys*-Blüten zeigen, brechen generell ab, bevor es bei einer echten Kopulation zur Spermaabgabe kommen würde. Imitationen der dafür benötigten, vermutlich taktilen Schlüsselreize bilden die *Ophrys*-Blüten nicht aus. Sie sind für eine erfolgreiche Übertragung der Pollinien auch nicht notwendig. Im Gegenteil, eine Spermaabgabe auf den Blüten würde für die Insekten einen enormen Nachteil bedeuten, der durch eine entsprechende Gegen Selektion bei den Bestäuberarten sofort aufgehoben würde.

Im folgenden sollen unsere Beobachtungen und Experimente geschildert werden, die wir im Frühjahr 1976 (4. 3.–18. 3.) in der weiteren Umgebung von Malaga (Südspanien) durchführen konnten. Die *Ophrys speculum*-Pseudokopulationen untersuchten wir bei Marbella, die *O. fusca* cf. *iricolor*-Bestäubung nördl. des Ojen-Passes, nördl. von Marbella. Die übrigen Beobachtungen gelangen uns in der Umgebung von Alhaurin de la Torre, nordwestl. von Malaga.

Für hilfreiches Mitprotokollieren und Beobachten haben wir Frau Reinhild HENSLE, Herrn Prof. Dr. G. OSCHER und Prof. Dr. Peter SAUER zu danken. Besonders danken wir Dr. Walter SUDHAUS, der uns seinen dabei gedrehten Film zur Verfügung stellte. Für die Determination der *Colletes* und *Andrena* haben wir Herrn Dr. GRÜNWALD (München), für die der *Eucera*-Arten Herrn B. TKALCU (Prag) sehr herzlich zu danken.

Eigene Untersuchungen in Südspanien

1. Die Pseudokopulation von *Campsoscolia ciliata* auf *Ophrys speculum*

Die Pseudokopulation von *Campsoscolia ciliata* mit *Ophrys speculum* ist bereits mehrfach beobachtet worden (u. a. KULLENBERG, 1961, JACOBSEN & RASMUSSEN, 1976). Gerade bei dieser Orchidee wurde ja das Phänomen der Pseudokopulation als Bestäubungsstrategie entdeckt bzw. richtig erkannt (CORREVEON & POUYANNE, 1916, 1923; GODFERY, 1925). Alle diese Beobachtungen wurden bisher in Algerien und Marokko einerseits und Mallorca andererseits gemacht. Wir konnten am Stadtrand von Marbella im Strandbereich unmittelbar zahlreiche Anflüge untersuchen, wo wir eine stattliche Brutkolonie von *Campsoscolia ciliata* entdeckt hatten. Im gleichen Gebiet wuchs auch nicht selten *Ophrys speculum* (Abb. 4, Farbtafel 1 u. Umschlagbild des Heftes).

Die Männchen – es flogen vom 6. 3. ab zunächst nur ♂♂, das erste ♀ fanden wir am 13. 3. – zeigten ein Schwärmerverhalten, wie es auch für Bienen typisch ist. Bis gegen 10.30 oder 11.00 Uhr waren die Männchen auf Nahrungssuche. Dann flogen sie im Beobachtungsgebiet weit umher und besuchten vor allem Blüten von *Oxalis pes-caprae*, *Muscari* spec., gelegentlich auch *Cistus albidus* und *Medicago maritima*. Dann setzte nahezu schlagartig ein Schwärmerverhalten ein, das man eindeutig als Suchverhalten erkennen konnte, keine Blüte wurde mehr beachtet. Die Tiere sammelten sich im wesentlichen im Bereich einer windgeschützten Wiese, über der sie in ca. 10 bis 20 cm Höhe permanent kreuz und quer umherflogen. Ausgesprochen konstant eingehaltene Schwärmbahnen konnten wir nicht erkennen. Die Zahl der dort fliegenden ♂♂ lag grob geschätzt bei etwa 40–50 Individuen. Um nun mehr *Ophrys*-Blütenbesuche zu erhalten, gruben wir einige *Ophrys speculum*-Pflanzen aus und verpflanzten sie in diese Wiese. Der Erfolg war geradezu verblüffend. Die Dolchwespen stürzten sich auf die Blüten und führten uns zahlreiche Pseudokopulationen vor. Gelegentlich balgten sich zwei und drei ♂♂ gleichzeitig um eine Blüte. Der Bewegungsablauf entsprach genau den Schilderungen von KULLENBERG (1961). Ein Männchen fliegt die Blüte blitzartig an, dann landet es und orientiert sich auf der Blüte. Während sich das Tier häufig mit den Mandibeln vor der Narbengrube an den zwei dafür prädestinierten Längswülsten verbeißt, führt der Hinterleib heftige Kopulationsbewegungen, die wie Stechbewegungen wirken, im Bereich des rostrot behaarten Lippensaums durch. Dabei ist der dreizackige Genitalapparat weit herausgestreckt. Nicht selten dreht sich nach einiger Zeit das Männchen auf der Blüte hin und her, um aber bald wieder die für diese *Ophrys*-Art richtige Position einzunehmen. Solche Besuche dauerten in aller Regel etwa 40 sec., wir konnten aber auch Aufenthaltsdauern von einigen Minuten messen. Häufig besuchte dasselbe Männchen unmittelbar danach eine zweite und eine dritte Blüte, um wiederum

mit unverminderter Heftigkeit Kopulationsbewegungen auszuführen. Die Verweildauer auf einer Blüte war nach unseren Beobachtungen übrigens stets länger als dies JACOBSEN & RASMUSSEN (1976) angeben (dort nur 5–10 sec.).

Ähnlich wie diese beiden dänischen Autoren machten wir einige kleinere Experimente (in Anlehnung an KULLENBERG, 1961) um die Attraktivität der Blüte zu testen. Dreht man die Blüte um 180°, verzögerte dies lediglich kurzfristig die richtige Orientierung der Dolchwespe. Das Tier landete zunächst wie gewohnt, orientierte sich dann stets für die Blüte richtig, d. h. nun kopfunter aber mit dem Kopf in die Narbengrube hinein. Allerdings drehten sich die Männchen jedoch nicht selten nach einem Kopulationsversuch auf der Blüte, orientierten sich danach aber stets wieder richtig. Das zeigt deutlich, daß allein die taktilen Reize der Blüte für die richtige Orientierung des Besuchers verantwortlich sind.

Um die Wirksamkeit des Blütenduftes der Blüten allein zu testen, steckten wir 3 Blüten in ein Glasröhrchen, verschlossen die Öffnung mit Gaze und vergruben es im Boden. Dementsprechend behandelten wir zwei *Campsoscolia ciliata*-♀♀. Im Wahlexperiment wurden Röhrchen mit Blüten und solche mit ♀♀, die ja für die fliegenden ♂♂ nicht sichtbar waren, immer wieder etwa zu gleichen Teilen angefliegen, was zeigt, daß auch der Duft allein eine anziehende Wirkung hat. Eine quantitative Auswertung der Wahlhäufigkeiten unterließen wir, da wir keine Möglichkeit hatten, alle ♂♂ individuell zu markieren. Zudem wußten wir nicht, ob die ♀♀ noch unbegattet waren. Nach unseren Erfahrungen (vor allem mit solitären Bienen) läßt die Attraktivität bereits begatteter ♀♀ erheblich nach (vermutlich weil sie nach der Paarung die Produktion ihrer Sexuallockstoffe einstellen; vielleicht werden sie aber auch durch das oder die zur Kopulation gelangten ♂♂ beduftet).

Das Ergebnis eines weiteren Experiments darf ebenfalls nur als Andeutung gesehen werden: Wir legten ein leicht betäubtes ♀ neben eine *O. speculum*-Blüte auf den Boden und beobachteten das Verhalten von einigen Männchen. Alle flogen zunächst die Blüte an, stiegen aber nach der Landung sofort auf das ♀ über. Daraus ergibt sich die Frage, ob hier die Blüte, zumindest optisch als übernormale Reizquelle wirkt, was experimentell und statistisch abgesichert werden müßte.

Das folgende Experiment haben wir etwas genauer quantitativ erfaßt. Es war uns schon seit Beginn unserer Beobachtungen aufgefallen, daß am Boden liegende Blüten (zumindest dort, wo sie frei liegend gut anfliegbar waren) offensichtlich eine höhere Attraktivität besaßen, also häufiger angefliegen wurden als solche in normaler Blühhöhe. Sollte also die Blühhöhe der Pflanze einen Einfluß auf die Anflughäufigkeit haben? Dazu stellten wir gleichzeitig 2 Pflanzen mit je einer Blüte einmal in 15 cm Höhe, einmal in 11 cm Höhe auf, eine dritte Blüte legten wir an einer vegetationslosen Stelle unterhalb auf den Boden. Bei allen drei Blüten registrierten wir am 17. 3. 1976 bei windstillem, sonnigem, warmem (ca. 20° C) Wetter die Zahl der Anflüge (als Anflug galt nur, wenn auch Kopulationsbewegungen ausgeführt wurden) und die jeweilige Dauer der Pseudokopulationen. In der Zeit von 11.25 Uhr bis 13.25 Uhr zählten wir insgesamt 206 Anflüge. Dabei erhielten die 15-cm-Blüte 18, die 11-cm-Blüte 55 und die am Boden liegende Blüte 132 Anflüge. Die zeitliche Abfolge einerseits der Zahl der Pseudokopulationen und andererseits der durchschnittlichen Dauer der Pseudokopulationen auf den drei Blüten sind jeweils in 10 Minuten-Intervallen zusammengefaßt in den Abb. 1–2 als Diagramme dargestellt. Wie leicht ersichtlich ist, hatte die am Boden liegende Blüte die größte Anziehungskraft, die höchste Blüte die geringste, während die mittlere (11 cm Höhe) dazwischen liegt. Das ist auch ohne weiteres verständlich, da man davon ausgehen muß, daß die umherschwärmenden ♂♂ die gerade frisch aus dem Boden schlüpfenden ♀♀ suchen. Ihr Suchbild wird daher von

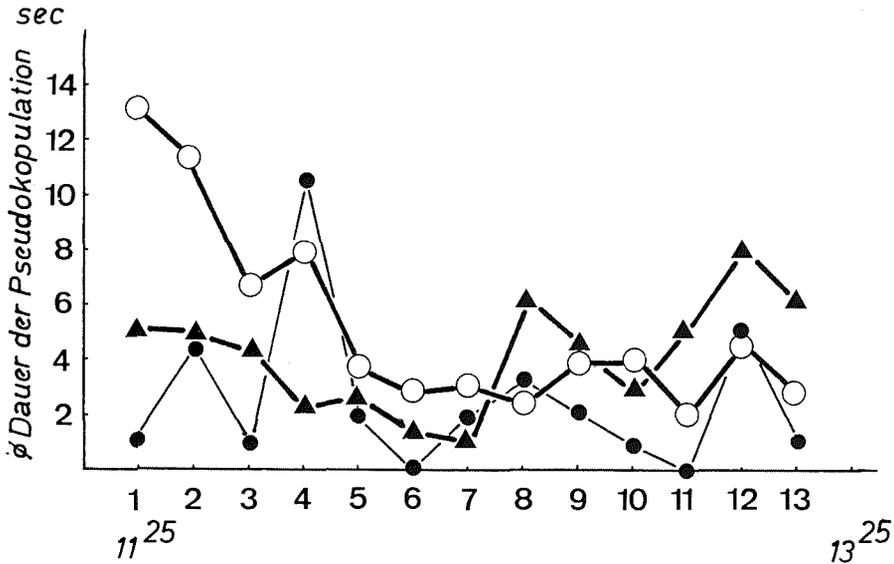


Abb. 1: Pseudokopulationen von *Ophrys speculum* durch *Campsoscolia ciliata*: Anzahl der Pseudokopulationen in Abhängigkeit von der Versuchszeit. ● = 2 1blütige Pflanzen, Blüten in 15 cm Höhe; ▲ = 2 1blütige Pflanzen, Blüten in 11 cm Höhe; ○ = 2 am Boden liegende Einzelblüten.

einer am Boden liegenden Blüte häufiger und besser angesprochen als von einer Blüte in Schwarmhöhe. Diese betrug in unserem Gebiet etwa 8–11 cm, da die Grasvegetation noch sehr niedrig war. Die 15-cm-Blüte lag für viele ♂♂ ganz offensichtlich sowohl außerhalb ihres Gesichtskreises als auch des Duftfeldes. Wir konnten während des Protokollierens häufig beobachten, daß ♂♂ einfach unter der Blüte hindurch flogen, ohne diese zu bemerken. Letzteres ist unverständlich, so daß höchstens angenommen werden kann, daß die ♂♂ duft-adaptiert waren (d. h. eine erhöhte Rezeptoren-Schwelle hatten). Sollte eine relativ rasche Duftadaptation bei *Campsoscolia* die Regel sein, könnten in diesem Fall optische Reize eine größere Bedeutung haben als Duftsignale. Letzteres würde auch die verblüffende optische Übereinstimmung von *O. speculum*-Blüten mit den *Campsoscolia* ♀♀ erklären (siehe Abb. 2, Tafel 3 bei PAULUS, 1978). Die optische Übereinstimmung (zumindest für das menschliche Auge) ist bei den anderen *Ophrys*-Arten ja bei weitem nicht so ausgeprägt, wie dies gerne in der Literatur dargestellt wird.

In Diagramm Abb. 3 ist die jeweilige durchschnittliche Dauer der Pseudokopulationen dargestellt. Hier zeigte sich für uns überraschend, daß auf der am Boden liegenden Blüte nicht nur häufiger kopuliert worden ist, sondern daß auch die Dauer der Pseudokopulationen zumindest in den ersten 30–40 Minuten jeweils größer war als auf den anderen beiden. Man sollte eigentlich erwarten, daß eine Blüte im wesentlichen immer dieselbe Reizqualität bietet und daher die Kopulationsdauer im Schnitt immer gleich ist. Die Kopulationsdauer ist aber sicherlich auch ein Maß für die Höhe der Bereitschaft bzw. Motivation des Männchens. Wenn man davon ausgeht, daß im Schnitt zu einem bestimmten Zeitpunkt alle ♂♂ gleich motiviert sind, so muß aus unserem Befund geschlossen werden, daß die Reizstärke (Größe der Attraktivität der Blüte) direkt korreliert ist mit der

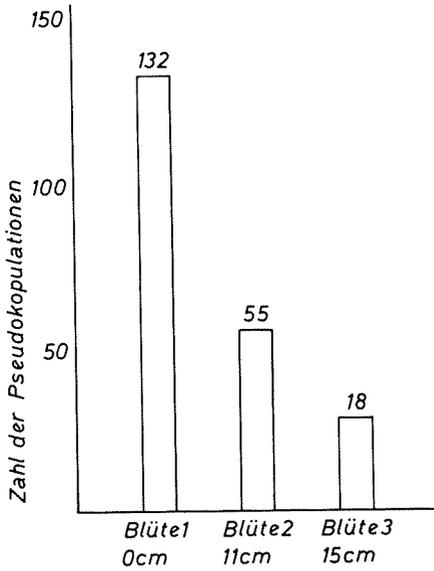


Abb. 2: Pseudokopulationen von *Ophrys speculum* durch *Campsoscolia ciliata*: Gesamtzahl der Pseudokopulationen während 2stündiger Versuchsdauer an Blüten in 0, 11 und 15 cm Höhe.

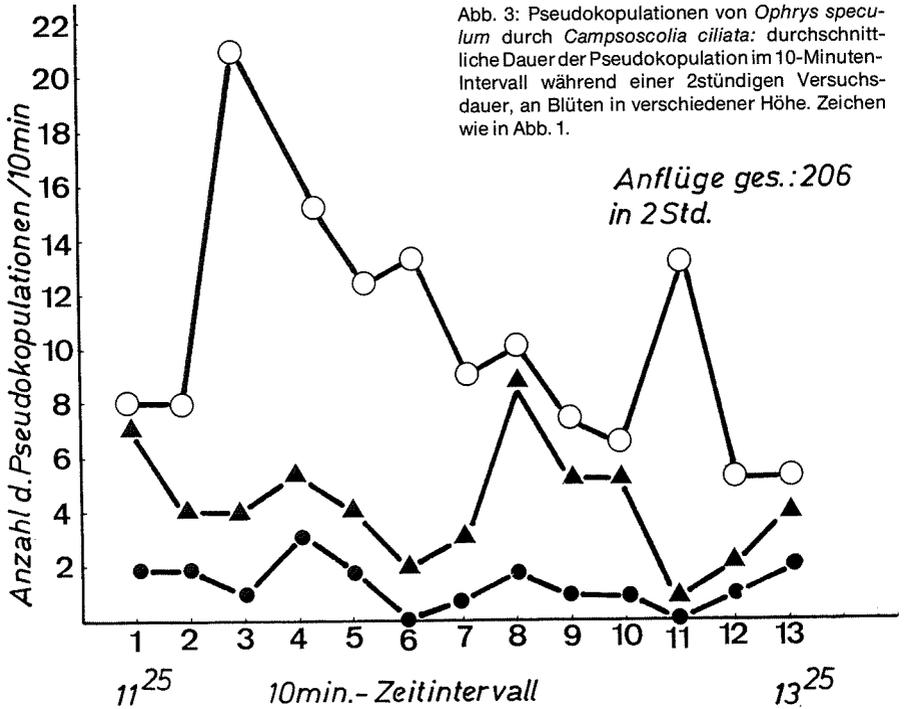


Abb. 3: Pseudokopulationen von *Ophrys speculum* durch *Campsoscolia ciliata*: durchschnittliche Dauer der Pseudokopulation im 10-Minuten-Intervall während einer 2stündigen Versuchsdauer, an Blüten in verschiedener Höhe. Zeichen wie in Abb. 1.

Dauer und Intensität der auf sie folgenden Handlung. Wenn auch dieses Experiment statistisch nicht genügend abgesichert ist – es hätte mehrmals wiederholt werden müssen –, so scheinen uns dennoch einige Deutungen und Konsequenzen angebracht:

1) Für eine *Ophrys*-Pflanze (zumindest *O. speculum*) ist es nicht gleichgültig, wie hoch sich ihre Blüten über dem Boden bzw. über dem an ihrem individuellen Standort herrschenden Wuchshöheniveau befinden. Nach unseren Beobachtungen und Messungen könnte es einen klaren Selektionsdruck auf die Blüthenhöhe einer Pflanze geben, der (sicherlich unter anderem) durch den Bestäuber ausgeübt wird. Die Blüten, die in der Flughöhe der Bestäuber-♂♂, besser noch darunter, stehen, haben vermutlich eine größere Chance befliegen zu werden (und damit einen höheren Fortpflanzungserfolg) als solche, deren Stengel zu hoch sind.

2) Auch für *Ophrys* gilt: je häufiger eine Blüte befliegen wird, um so größer ist der Fortpflanzungserfolg (sie erhält mehr Pollinienbruchstücke auf die Narbe und damit mehr Pollen). Außerdem hat eine längere Verweildauer auf einer Blüte zur Folge, daß mehr Pollinien-Bruchstücke desselben Polliniums auf die Narbe gelangen. Anders ausgedrückt, ein pollinien-tragendes ♂ kommt um so häufiger mit der Narbe in Berührung je länger es auf einer Blüte sitzt.

Eine besonders attraktive Blüte erhält damit a) mehr Besuche und b) der einzelne Besucher bleibt länger auf der Blüte. Ein weiteres Phänomen läßt sich aus der Kurve ablesen. Die Anflughäufigkeit sinkt nach einer gewissen Zeit deutlich. Dafür bieten sich mehrere Erklärungsmöglichkeiten an, die wir nicht näher überprüft haben.

1. Die Motivation der *Campsocolia* ♂♂ läßt nach, sie widmen sich wieder vermehrt der Nahrungsaufnahme.
2. Die Attraktivität der Blüte läßt nach dem Verlust der Pollinien und der Bestäubung nach.
3. Die Männchen markieren die von ihnen besuchten Blüten.

Zu 1.: Hierzu müßte das Verhalten individuell markierter ♂♂ beobachtet werden. Solche ♂♂ sollten etwa am nächsten Tage wieder mit gleicher Heftigkeit Blüten befliegen, wie sie dies zu Beginn des Vortages gemacht haben.

Zu 2.: Eine Verminderung der Attraktivität der Blüte könnte nur durch Einstellung der Duftproduktion erfolgen. Das wäre aber für die Blüte selbst nicht vorteilhaft, da weitere Anflüge auf jeden Falle ihren Fortpflanzungserfolg erhöhen würden.

Zu 3.: Dieser Punkt ist sehr naheliegend, da Hymenoptera-♂♂ vermutlich von ihnen begattete ♀♀ beduften (KULLENBERG & BERGSTRÖM, 1975). Daran können die ♂♂ wahrscheinlich begattete von unbegatteten ♀♀ unterscheiden.

Außer diesen Möglichkeiten wäre sicherlich noch denkbar, daß die ♂♂ lernen, daß die *Ophrys*-Blüte eben kein richtiges ♀ ist und sozusagen, nachdem sie einige Male herein gefallen sind, genauer hinschauen.

2. Die Pseudokopulation von *Colletes cunicularius* infuscatus auf *Ophrys fusca* (cf. *iricolor*).

Ophrys fusca fanden wir vor allem in der weiteren Umgebung von Alhaurin de la Torre. Die Pflanzen und die Blüten waren dort nicht nur ungewöhnlich häufig, sondern auch ungewöhnlich groß. Die Labellum-Länge lag bei 1,27 cm. Die Blüten haben damit fast die doppelte Größe von *Ophrys fusca* ssp. *fusca*, die zu diesem Zeitpunkt erst sehr einzeln zu finden war. Diese großblütige *O. fusca* erinnert an *O. fusca* ssp. *iricolor*, doch erreicht das Mal niemals den blauen Glanz von typischen *iricolor*. Außerdem blüht in der Ost-



Abb. 4: *Ophrys speculum*
mit *Campsoscolia ciliata*

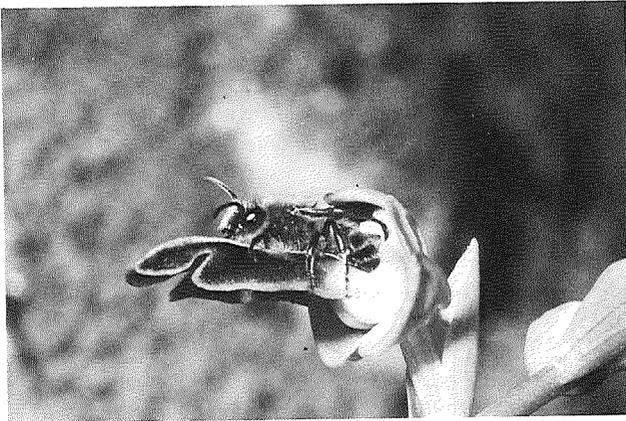


Abb. 5: *Ophrys fusca* cf.
iricolor und *Colletes cuni-*
cularius

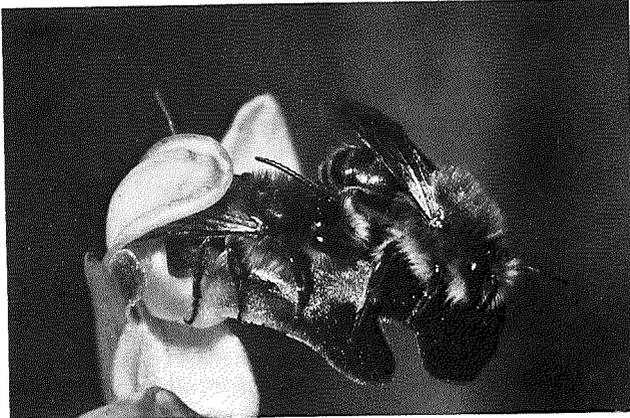


Abb. 6: *Ophrys fusca* cf.
iricolor und *Colletes cuni-*
cularius

mediterraneis *iricolor* stets 3–4 Wochen nach *O. fusca* ssp. *fusca* (NELSON, 1962, VOGEL, 1976). In Südspanien scheint dies umgekehrt zu sein. Nachdem wir im Blühgebiet zu dieser großblütigen *fusca* keinen Bestäuber ausfindig machen konnten, entschlossen wir uns (am 12. 3. 1976) mit einer Reihe in Yoghurt-Becher umgetopfter Pflanzen zu einer Stelle bei Ojen (nördlich Marbella) zu fahren, wo wir eine stattliche Brutkolonie von *Colletes cunicularius infuscatus* ausfindig gemacht hatte. Die Männchen schwärmten dort an einem Hang aus grusig verwitterndem Marmor dicht über dem Boden. Es gab bereits einzelne frisch gegrabene Löcher, in welchen ♀♀ saßen. Diese hatten für die ♂♂ eine besondere Anziehungskraft. Die Stelle befand sich in einem lichten *Pinus*-Wald (*P. halepensis*, *P. pinaster*, *P. pinea*) mit *Juniperus oxycedrus*, *Ulex minor*, *Calicotome spinosa* und *Rosmarinus officinalis* als Unterholz. Wir stellten zunächst *Ophrys lutea* und *O. speculum*-Pflanzen auf. Beide Arten erregten jedoch keinerlei Interesse bei den Bienen. Als wir uns jedoch mit den ersten *O. fusca*-Pflanzen näherten, stürzten sich sofort einzelne *Colletes* ♂♂ auf die Blüten, welche sich z.T. noch in der Plastiktüte befanden und führten zahlreiche Pseudokopulationen durch. Wir stellten einige Pflanzen auf und konnten so eine große Zahl von Anflügen beobachten, fotografieren und filmen (Abb. 5). Der Anflug lief dabei in aller Regel in folgender Weise ab: Ein Männchen gelangt bei seinem Schwärmflug in die Nähe und damit in das Duftfeld der Blüte. Ohne stehen zu bleiben, fliegt es daraufhin zielstrebig auf die Blüte zu und landet zunächst normal, d. h. mit dem Kopf voran. Danach erfolgt sofort ein Drehen des Körpers um 180° mit anschließenden heftigen Kopulationsbewegungen mit dem Hinterleibsende in die Narbengrube hinein. Dieser Vorgang ist häufig von heftigem Flügelschwirren und leicht trippelnden Beinbewegungen begleitet. Dies läuft innerhalb von 15–20 sec. ab. Danach sitzt das Männchen meist eine Weile regungslos, um dann wiederum unter Flügelschwirren und alternierenden Hinterbeinbewegungen heftige Kopulationsversuche auszuführen. Nicht selten dreht sich nach einer Pause das Männchen auf dem Labellum hin und her, nimmt sogar gelegentlich eine für diese Blüte falsche Stellung ein, um sich dann aber stets wieder richtig, d. h. mit dem Hinterleib in die Narbengrube hinein, zu orientieren. Viele ♂♂ saßen nicht selten zwischen 3 und über 7 Minuten lang auf einer einzigen Blüte! Die Pollinien wurden dabei stets auf dem vorletzten Tergit angeheftet und standen zunächst wie zwei gelbe gekaute Hörner senkrecht in die Höhe. Häufig kam es zu regelrechten Kämpfen um eine Blüte, wenn zwei oder drei, gelegentlich sogar vier Männchen gleichzeitig auf einer Blüte gelandet waren (Abb. 6). Überhaupt wurden besonders häufig solche Blüten von ♂♂ besucht, auf denen bereits ein ♂ saß. Offensichtlich erhöht (neben der Duftkomponente) ein sitzendes ♂ die Attraktivität. In einem Fall kopulierte ein Männchen auf einer Blüte „verkehrt“, d. h. mit dem Kopf in der Narbengrube und die beiden Pollinien wurden auf die Stirn geheftet. Doch wenige Sekunden später fielen beide Pollinien ab, da die Stirn dicht behaart ist und damit die Klebscheiben keinen richtigen Halt gefunden hatten.

Um ähnliche Experimente zu machen, wie wir sie mit *O. speculum* durchgeführt hatten, kehrten wir am nächsten und übernächsten Tag jeweils mit frischen Blüten zu diesem *Colletes*-Schwarmplatz zurück. Doch zu unserer Überraschung und Enttäuschung zeigten jetzt die ♂♂ nur noch geringes Interesse für die Blüten. Wir hatten am Vortag bereits festgestellt, daß die Anflüge nach relativ kurzer Zeit merklich nachgelassen hatten. Wir erhielten zwar noch ca. 1 Dutzend Pseudokopulationen pro Tag, doch für Experimente war die Zahl der Anflüge einfach zu gering.

Weitere Bestäuber dieser großblütigen *O. fusca* konnten wir trotz zahlreicher Tests im Schwärmgebiet verschiedener *Andrena*-Arten (darunter auch *Andrena nigroolivacea*,

die von Algerien als Bestäuber von *O. fusca* ssp. *fusca* bekannt ist: CORREVON & POUYANNE, 1916) nicht ausfindig machen.¹⁾

Die Pseudokopulation von *Eucera nigrilabris* auf *Ophrys tenthredinifera*

Hier können wir die Beobachtungen von KULLENBERG (1961, 1973) und SCHREMMER (1960) bestätigen. Als regelmäßige effektive Bestäuber konnten wir *Eucera nigrilabris* Lep. beobachten. Der Anflug erfolgte stets sehr schnell. Das ♂ verharnte häufig ca. 15 bis 20 cm vor der Blüte im Schwirrflyug, um sich dann blitzartig auf die Blüte zu stürzen („Angriff“). Es folgten heftige Kopulationsbewegungen mit der Labellumspitze, wobei der gesamte Bienenkörper häufig leicht vibrierte, zitterte und ein lautes dunkles und helles Summen erklang. Nach dem ersten Kopulationsversuch drehte sich das Männchen rasch meist mehrmals auf der Blüte und orientierte sich anschließend wieder richtig. Nach maximal 15–20 sec. (häufig noch viel kürzer) flogen die Tiere stets wieder ab. Verglichen mit *Colletes* erschien das ganze Verhalten der *Eucera*-Männchen immer erheblich hektischer. Auch bei *O. tenthredinifera* stellten wir bereits nach ca. 1 Stunde Beobachtungsdauer ein rapides Abnehmen der Anflughäufigkeit fest.

Wir konnten im Gebiet keinen weiteren Bestäuber feststellen. Es flogen dort noch die ziemlich große, rotbraune *Tetralonia berlandi* Dusmet (syn. *ruficollis* Brullé) (häufig), *Eucera caspica caspica* Morawitz (häufig) und *Eucera elongatula* Vachal (einzeln), die alle kein Interesse für diese *Ophrys* zeigten.

4. Einige Beobachtungen zu *Ophrys lutea*

Gegen Ende unseres Aufenthaltes (ab 11. 3.) blühten die ersten *Ophrys lutea*. Trotz aufmerksamer Beobachtung fliegender *Andrena* ♂♂ und Tests in Schwarmgebieten konnten wir keinen Bestäuber ermitteln. Als Negativ-Test muß vor allem *Andrena nigroolivacea* erwähnt werden, die von CORREVON & POUYANNE (1916) von Algerien als regulärer Bestäuber genannt wird. Die zahlreichen *A. nigroolivacea* ♂♂ zeigten keinerlei Interesse für *O. lutea*.²⁾

IV. Diskussion

Seit den intensiven Untersuchungen durch KULLENBERG (1961, 1973) und KULLENBERG & BERGSTRÖM (1976 a, b) sind eine Reihe effektiver Bestäuber von verschiedenen *Ophrys*-Arten bekannt geworden. Selbst wenn man die künstlich in Südschweden an dort nicht einheimischen *Ophrys*-Arten ermittelten Bestäuber hinzurechnet, ist die Zahl der nachgewiesenen *Ophrys*-Bestäuber gering. Insofern ist zunächst jede neue Beobachtung von Bedeutung. *Colletes cunicularius infuscatus* als Bestäuber von *Ophrys fusca* (cf. *iricolor*) ist, wenn man das schwache Interesse der Nominatart dieser Biene für *O. fusca* in Südschweden außer acht läßt (KULLENBERG, 1961), damit ein Neunachweis. Für *O. fusca* ssp. *fusca* sind bisher eine Reihe *Andrena*-Arten bekannt geworden:

Marokko: *A. bipartita*, *A. mactae* (KULLENBERG, 1961),
Algerien: *A. nigroolivacea*, *A. fulvicrus* (CORREVON & POUYANNE, 1916),
Südfrankreich: *A. nigroaenea*, *A. trimmerana* (GODFERY 1925, 1927, 1930),
Rhodos: *A. flavipes* (BAUMANN & HALX, 1972),
Mallorca: *A. flavipes* (KULLENBERG, 1973),
Cypern: *A. flavipes* (HALX, zit. nach KULLENBERG, 1973).

¹⁾ 1979 und 1980 stellten wir *Andrena flavipes* als einzigen Bestäuber für *Ophrys fusca* ssp. *fusca* fest. Die Konsequenzen für die Artbeurteilung der *O. fusca*-Gruppe wird in Plant Syst. Evol. (1981, im Druck) dargestellt.

²⁾ Zwischenzeitlich (1980) konnten wir bei Torremolinos *O. lutea*-Bestäubungen sehen und fotografieren: vor allem *Andrena cinerea* und gelegentlich *A. senecionis*.

Die von uns beobachtete *O. fusca*-Form hat eine ausgesprochen große Blüte, die Blütenhöhe betrug bei vielen Pflanzen über 30 cm (bis über 50 cm!). Alle bisher ermittelten *Andrena*-Arten wären für eine effektive Bestäubung dieser südspanischen Form viel zu klein. Die Blüte wäre am ehesten mit der ssp. *iricolor* vergleichbar, wenn auch SUNDERMANN (1975) diese Sippe ausdrücklich als nicht zu *iricolor* gehörig angibt. Die Eigenständigkeit könnte durch den neuen Bestäuber *Colletes cunicularius infuscatus*, dem die bedeutende Größe der Blüte offensichtlich gut angepaßt ist, angezeigt sein.

Der Befund zeigt aber noch ein anderes, offensichtlich weiter verbreitetes Phänomen. Die Bestäuber können, wie die Zusammenstellung für *O. fusca* ssp. *fusca* zeigt, regional verschieden sein. Dies ist auch nicht weiter verwunderlich, wenn es sich um Bienenarten mit beschränkter Verbreitung handelt. Die Blüten bedienen sich sozusagen des gerade an einer betreffenden Lokalität vorherrschenden Bienenangebots. Das setzt jedoch voraus, daß die von den Blüten dargebotenen Duftstoffe entweder einer gewissen Variabilität unterliegen oder eine bestimmte Blütenart ein Spektrum verschieden wirksamer Duftstoffgemische enthält. Der jeweils regional vorherrschende Bestäuber selektiert dann das für ihn wirksamste Duftgemisch, indem solche Blüten, die seine Reizerwartung nicht erfüllen, nicht oder viel weniger befliegen werden. Auf diese Weise können in einem bestimmten Gebiet auch mehrere Bestäuber gleichzeitig auftreten, solange einer der Bestäuber nicht auch noch von anderen *Ophrys*-Arten angelockt wird und es zur Bastardierung kommt. *Colletes cunicularius infuscatus* ist bisher als effektiver Bestäuber von *Ophrys sphecodes* (inclusive forma *arachnitiformis* und ssp. *provincialis*) in Südfrankreich bekannt (KULLENBERG 1973, 1976, 1977). Das zeigt, daß die großblütige südspanische *fusca* und zumindest die südfranzösischen *sphcodes*-Formen denselben Duftkomplex enthalten müssen, wenn man nicht annimmt, daß der Sexuallockstoff der Biene regional unterschiedlich ist. Gerade in diesem Fall könnten sich allerdings beide *Ophrys*-Arten denselben Bestäuber gleichzeitig leisten. Wegen der unterschiedlichen Pollinien-Transportareale (*fusca*: Abdomen, *sphcodes*: Kopf) käme es nicht zu einer Bastardierung. Zumindest in Süds Spanien kommen zwar großblütige *fusca* und *sphcodes* im selben Areal vor, sind jedoch phänologisch ohne Überschneidung weit getrennt. Zumindest ist die Flugzeit von *Colletes cunicularius* ♂♂ zur Blühzeit von *O. sphecodes* längst vorbei.

Die mögliche Bedeutung der Experimente über die Anflughäufigkeit in Abhängigkeit von der Blühhöhe bei *Ophrys speculum* wurde bereits besprochen. Die Ergebnisse zeigen, daß ein Selektionsdruck auf die Blühhöhe der Pflanzen auch durch den Bestäuber denkbar ist. Inwieweit dazu die Variabilität der Größe der Blüte bei *O. speculum* das Ergebnis der beträchtlichen Größenvariabilität von *Campsoscolia ciliata* ♂♂ ist, läßt sich nur vermuten. Ähnlich wie bereits KULLENBERG (1961, S. 134 f.) konstatierte, gibt es ♂♂, die zu groß oder zu klein für eine bestimmte Blüte sind. Damit gibt es auch keinen klaren Selektionsdruck auf eine bestimmte Blütengröße. Die von KULLENBERG (1961) gelegentlich festgestellten Selbstbestäubungen durch den Bestäuber konnten wir trotz der zahlreichen Pseudokopulationen (viele Hundert!) niemals beobachten, wenn auch die Zahl der jeweiligen Erstanflüge natürlich weit geringer waren. Bestäubungen von *O. tenthredinifera* am natürlichen Standort wurden bisher vor allem *Eucera nigrilabris* beobachtet: Marocco, Algerien (KULLENBERG, 1961), Mallorca (KULLENBERG, 1973), SW-Frankreich (SCHREMMER, 1960). Unser Befund in Süds Spanien paßt sich daher gut in das recht einheitliche Bild ein.

Literatur:

- BAUMANN, H. & HALX, G.: *Ophrys* – die Pflanze mit Sex – Kosmos 68 (Heft 2): 78–80, 1972
BECK v. MANAGETTA, G.: Die Pollennachahmung in den Blüten der Orchideen-Gattung *Eria* – Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien. math.-nat. Kl. 123: 1033–1046, 1914.

- CORREVEON, H. & POUYANNE, A.: Un curieux cas de mimétisme chez les Ophrydées. – J. Soc. nat. Horticult. France **17**: 29–31, 41–42, 1916.
- CORREVEON, H. & POUYANNE, A.: Nouvelles observations sur le mimétisme et la fécondation chez les Ophrys speculum et lutea – J. Soc. nat. Horticult. France **24**: 372–377, 1923
- DODSON, C. H.: The importance of pollination in the evolution of the orchids of tropical America Americ. Orch. Soc. Bull. **31**: 525–534, 641–649, 731–735, 1962.
- FORDHAM, F.: Pollination of *Calochilus campestris* Vict. Nat. **62**, 199–201, 1946
- GODFERY, M. J.: The fertilisation of Ophrys speculum, O. lutea and O. fusca. – J. Botany (Lond.) **63**: 33–40, 1925
- GODFERY, M. J.: The fertilisation of Ophrys fusca – J. Botany (Lond.) **65**, 350–351, 1927
- GODFERY, M. J.: Further notes on the fertilisation of Ophrys fusca and O. lutea – J. Botany (Lond.) **68**, 237–238, 1930
- JACOBSEN, N. & RASMUSSEN, F. N.: Über die Bestäubung von Ophrys speculum Link auf Mallorca – Die Orchidee **27**: 64–67, 1976
- KULLENBERG, B.: Studies in Ophrys pollination – Zool. Bidr. Uppsala **34**: 1–340, 1961
- KULLENBERG, B.: New observations on the pollination of Ophrys – Zoon. suppl. **1**: 9–14, 1973
- KULLENBERG, B.: Bestörning og artsdannelse hos *Flueblomstslægten* (Ophrys) – Kasketot (Hvalsö) 1977 (11): 6–9, 1977
- KULLENBERG, B. & BERGSTRÖM, G.: The pollination of Ophrys orchids. In: Chemistry in Botanical Classification (eds. G. Bendz & J. Santesson). Nobel Symp. **25**: 223–258, 1973
- KULLENBERG, B. & BERGSTRÖM, G.: Kommunikation zwischen Lebewesen auf chemischer Basis – Endeavour (deutsche Ausgabe) **34** (Nr. 122): 59–66, 1975
- KULLENBERG, B. & BERGSTRÖM, G.: Hymenoptera Aculeata males as pollinators of Ophrys orchids – Zoologica Scripta (Stockholm) **5**: 13–23, 1976
- KULLENBERG, B. & BERGSTRÖM, G.: The pollination of Ophrys orchids – Botaniska Notiser (Stockholm) **129**: 11–19, 1976
- NELSON, E.: Gestaltwandel und Artbildung erörtert am Beispiel der Orchideen Europas und der Mittelmeerländer, insbesondere der Gattung Ophrys. – Chernetex Montreux, 1962
- PAULUS, H. F.: Co-Evolution zwischen Blüten und ihren tierischen Bestäubern – Sonderbd. naturwiss. Ver. Hamburg **2**: 51–81, 1978
- PAULUS, H. F., GACK, C. und ULLRICH, R.: (Experimente zur Habituation und zum Lernverhalten bei der Pseudokopulation von *Eucera barbiventris* auf *Ophrys scolopax*; in Bearbeitung), 1981
- POUYANNE, A.: La fécondation des Ophrys par les insectes – Bull. Soc. hist. nat. Afrique **8** (1): 6–7, 1917
- PRIESNER, E.: Reaktionen von Riechrezeptoren männlicher Solitärbiene (Hym.) auf Inhaltsstoffe von Ophrys-Blüten. – Zoon, suppl. **1**: 43–54, 1973
- SCHREMMER, F.: Beobachtungen über die Bestäubung der Blüten von Ophrys fuciflora (= tenthredinifera) durch Männchen der Bienenart *Eucera nigrilabris* – Österr. Bot. Ztschr. **107** (1): 6–17, 1960
- SCHREMMER, F.: „Geborgte Beweglichkeit“ bei der Bestäubung von Blütenpflanzen – Umschau 1969 (8): 228–234, 1969
- SUNDERMANN, H.: Europäische und mediterrane Orchideen. 2. Aufl., Brücke-Verl., Hildesheim, 1975
- THIEN, L. B. & MARCKS, B. G.: The floral biology of *Arethusa bulbosa*, *Calopogon tuberosus* and *Pogonia ophioglossoides* (Orchidaceae). Can. J. Bd. **50**: 2319–2325, 1972
- VOGEL, S.: Mutualismus und Parasitismus in der Nutzung von Pollenträgern – Verh. Dt. Zool. Gesellsch. 1975: 102–110, 1975
- VOGEL, S.: Zur Ophrys-Bestäubung auf Kreta. – J. Ber. Naturwiss. Ver. Wuppertal **29**: 131–139, 1976

Prof. Dr. H. F. Paulus und Dr. C. Gack, Biologisches Institut I (Zoologie) der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg i. Br., Albertstraße 21a, D-7800 Freiburg i. Br.

Ein Beitrag zur Sippendifferenzierung innerhalb des *Orchis mascula*-*provincialis* Komplexes im westlichen Mittelmeergebiet

Zusammenfassung

Nach den Untersuchungen der Autoren gibt es im westlichen Mittelmeergebiet 6 verschiedene Sippen, die auf Grund der unterschiedlichen Blütenfarbe zu zwei Aggregaten mit jeweils 3 Kleinarten gruppiert werden können. Das rotblühende *Orchis mascula*-Aggregat umfaßt *Orchis mascula* (L.) L., *Orchis olbiensis* Reuter ex Barla und *Orchis hispanica* A. & Ch. Nieschalk, das gelbblühende *Orchis provincialis*-Aggregat *Orchis provincialis* Balbis, *Orchis pauciflora* Tenore und *Orchis laeta* Steinheil.

Mit Hilfe statistischer Verfahren (t-Test, F-Test) werden von verschiedenen nordwestafrikanischen Populationen jeweils 14 Abmessungen aus dem Bereich der Blüten miteinander verglichen. Die signifikant unterschiedlichen Merkmale zur Sippendiskriminierung werden herausgearbeitet, gleichzeitig werden Aussagen über Interkorrelationen und Populationsdifferenzen gemacht. Bei Anwendung der Sippendifferenz auf dem 5%igen Signifikanzniveau und der Cluster-Analyse ergeben sich stabile Zuordnungen für *Orchis mascula*, *Orchis pauciflora* und *Orchis laeta*, während *Orchis olbiensis*, *Orchis hispanica* und *Orchis provincialis* auf Grund der verwendeten Merkmale nur schwierig auseinanderzuhalten sind. Arealkarten für die 6 verschiedenen Sippen lassen aber durchaus ein unterschiedliches und eigenständiges Verhalten erkennen. Für *Orchis mascula*, *olbiensis* und *hispanica* werden Verbreitungskarten (Iberische Halbinsel und Nordwestafrika) im UTM-50-km-Raster beigefügt. *Orchis hispanica* konnte im Gelände erstmals für Marokko (3 Fundorte) nachgewiesen werden. Ein neues Taxon wird beschrieben: *Orchis* × *biidana* B. & H. Baumann hybr. nov.

Summary

BAUMANN, H. & V. HOFFMANN: About Taxa-differentiation in the complex of *Orchis mascula* – *provincialis* in the Western Mediterranean Sea Region.

The investigations of the authors point out 6 different taxa, which can be classified corresponding to the colour of flowers into two aggregates, both including three small species. The red flowering aggregate of *Orchis mascula* contains *Orchis mascula* (L.) L., *Orchis olbiensis* Reuter ex Barla and *Orchis hispanica* A. & Ch. Nieschalk, the yellow flowering aggregate of *Orchis provincialis* contains *Orchis provincialis* Balbis, *Orchis pauciflora* Tenore and *Orchis laeta* Steinheil.

By means of statistical procedures (t-test, F-test), different north west african populations are compared in 14 flower measures. Correlations and population differences are reported and the significant variables for taxa-discrimination are pointed out. By the use of taxa-differences on the 5%-significance level and by the use of cluster analysis stable groupings appear for *Orchis mascula*, *Orchis pauciflora* and *Orchis laeta*. As to *Orchis olbiensis*, *Orchis hispanica* and *Orchis provincialis* the difficulties of separating the taxa became apparent. On areal maps the 6 different taxa show a different and individual behaviour. For *Orchis mascula*, *olbiensis* and *hispanica* distribution maps (Portugal, Spain and Northwest Africa) in the UTM-50-km-grid are presented.

New taxa (*Orchidaceae*): *Orchis* × *biidana* B. & H. Baumann hybr. nov.

Nach der bekannten Arealkarte von MEUSEL, JÄGER & WEINERT (1965, K. 110a) scheint der Komplex um *Orchis mascula* (L.) L. im westlichen Mittelmeergebiet problemlos zu sein, da eine feinere taxonomische Untergliederung nicht vorgenommen wird. In den einschlägigen Floren Nordwestafrikas von QUEZEL & SANTA (1962) für Algerien, JAHANDIEZ & MAIRE (1931) für Marokko und MAIRE (1959) für das gesamte Nordwestafrika wird nur zwischen *Orchis mascula* ssp. *olbiensis* (Reuter ex Barla) Asch. & Gr. und *Orchis mascula* ssp. *eu-mascula* Maire¹⁾ unterschieden. Ein weiterer Vertreter dieses

¹⁾ Die Kombination von Maire (JAHANDIEZ & MAIRE, 1931, S. 151) ist nach den heutigen Regeln der Nomenklatur ein illegitimer Name. Die korrekte Bezeichnung dafür lautet: *Orchis mascula* (L.) L. ssp. *mascula*.

Komplexes wurde von A. & Ch. NIESCHALK (1970) als *Orchis hispanica* neu beschrieben. Es handelt sich vermutlich um die gleiche Sippe, die bereits von RIVAS GODAY & RODRIGUEZ (1946) als *Orchis mascula* ssp. *laxifloraeformis* ebenfalls aus Spanien benannt worden war. Inspiriert durch die Arbeit von A. & Ch. NIESCHALK (1970) beschäftigte sich SCHÄFER (1972) mit den Verhältnissen in Nordwestafrika. Auf Grund der Auswertung der Herbarien in Kew und Montpellier (Herbert Maire) konnte er ein Vorkommen von *Orchis hispanica* in Marokko wahrscheinlich machen, weniger gesichert sind seine Vermutungen für Algerien. Beim Studium der Verbreitungskarte von SCHÄFER (1972) fällt zunächst ein relativ hoher Anteil (20 %) an unbestimmbaren Sippen in Nordwestafrika auf. Nimmt man die nicht eindeutig zuzuordnenden Formen hinzu (SCHÄFER: „Zugehörigkeit nur bei weiter Definition“), so erhöht sich diese Zahl auf über die Hälfte (53 %). Dieser unbefriedigend hohe Prozentsatz unbestimmbarer Formen läßt auf erhebliche Schwierigkeiten der Zuordnung herbarisierten Materials schließen.

Ähnliche Unsicherheiten bestehen bei dem durch eine gelbe Blütenfarbe ausgezeichneten Komplex um *Orchis provincialis* Balbis s.l. SCHLECHTER (1928) stufte drei weitere gelbblühende Sippen (*Orchis pauciflora* Ten., *Orchis laeta* Steinh. und *Orchis pseudopallens* Tod.) als Varietäten von *Orchis provincialis* ein, von denen *Orchis pseudopallens* Tod. als identisch mit *Orchis pauciflora* angesehen werden muß (D'AFRICA, 1944) und folgte damit weitgehend der Ansicht von REICHENBACH (1851) und BOISSIER (1884). Auch SÓO (1968, S. 12, Fußnote 4) folgt noch in jüngster Zeit dieser Auffassung im Fall von *Orchis pauciflora*, da nach seiner Meinung kein eigenes Areal vorliegen würde. Von Maire (1959) wird *Orchis laeta*, eine endemische Sippe von Nordostalgerien und Nordwesttunesien, als eigene Varietät (var. *laeta* Maire & Weiller) von *Orchis provincialis* geführt. Die nahe Verwandtschaft von *Orchis mascula* s. l. und *Orchis provincialis* s. l. wird schon von REICHENBACH (1851) durch gemeinsame Gruppierung in der „Abtheilung Androrchis Rchb. fil.“ und in einer feineren Untergliederung bei den „Masculae varae“ (wohl Subsektion) zum Ausdruck gebracht. Da die leichte Kreuzbarkeit zwischen dem rotblühenden *Orchis mascula* s. l. und dem gelbblühenden *Orchis provincialis* s.l.-Komplex seit langem bekannt ist (CORTESI, 1907), wobei diese Hybriden selbst in jüngster Zeit noch irrtümlich als eine rot-gelb-Polychromie von *Orchis provincialis* oder *Orchis pauciflora* (Del PRETE, 1977) gedeutet werden, war es naheliegend, den gesamten Problemkreis im westlichen Mittelmeergebiet in einer vergleichenden Arbeit zu untersuchen, um so etwas über die Abklärung dieser Sippen beitragen zu können. Einen wichtigen Beitrag zu diesem Komplex leisteten bereits A. & Ch. NIESCHALK (1970).

In den letzten Jahren wurden einige Verfahren auf statistischer Grundlage entwickelt, die auch für Diskriminationsprobleme dieser Art Entscheidungshilfen zu liefern imstande sein können. Statistische Methoden können niemals einen endgültigen Bestimmungsschlüssel liefern, sondern sie können nur dazu beitragen, Entscheidungshilfen in relativ unabhängiger Weise abzusichern. Die Arbeit des Taxonomen, wie die Gewichtung von Merkmalen und Merkmalsunterschieden, kann letztlich durch kein mathematisches Verfahren ersetzt werden.

Die Gewinnung des verarbeiteten Materials geschah stets in frischer Form am Standort. Nach Möglichkeit wurde dabei die 4. oder 5. Blüte von unten gesammelt, in 70%igem Äthanol konserviert. Die Meßdaten wurden zuhause mit Hilfe einer 7fachen Meßlupe entnommen. Dabei wurden für die 6 verschiedenen Sippen je 14 Abmessungen aus dem Bereich der Blüten erhoben und zusätzlich erfolgte die Neubildung von 9 Merkmalsrelationen als zusätzliche Variable für jeden Fall. Um Schrumpfungsvorgänge während der Konservierung zu kompensieren, erhielt jeder Meßwert einen Zuschlag von 5%. Vegetative Maße wurden zwar erhoben, aber nicht für alle Berechnungen verwendet. Eine Berechnung der Interkorrelationen wäre nicht mehr möglich gewesen, da keine

Zuordnung von Pflanzen- und Blütenmaßen vorhanden ist. Auch die Blütenfarbe wurde nicht miteinbezogen, da bei *Herbarmatrial* dieses Merkmal meist nicht auswertbar ist, und da sie für das untersuchte Material über den Sippenamen erschlossen werden kann. Die Grundauszählung der Daten erfolgte nach Standorten und Sippen. Gruppenvergleiche wurden über den t-Test und einfache Varianzanalyse vorgenommen. Die Prüfung auf Normalität erfolgte mit Hilfe von Schiefe und Exzeß, die in den Tabellen mit schief und steil bezeichnet wurden. Ergab sich nach dem F-Test auf Varianzhomogenität eine Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% und weniger, so wurde der korrigierte t-Wert für inhomogene Varianzen herangezogen. Es wurden die üblichen Signifikanzgrenzen verwendet: $p < 0,05$ = signifikant *; $p < 0,01$ = hochsignifikant **; $p < 0,001$ = höchst signifikant ***.

Die Stichproben stammen von folgenden Fundorten:

Orchis mascula s. str.: 1. Marokko, Rif-Gebirge bei Ketama, Eichengestrüpp, 1500 m, 10. 6. 1976; 2. Algerien, Col de Tirourda in der Kabylie, alpiner Weiderasen, 1800 m, 15. 5. 1977.

Orchis olbiensis: 1. Algerien, Tlemcen, Eichengestrüpp, 1100 m, 15. 4. 1975; 2. Marokko, Hoher Atlas bei Marrakesch, Eichenwald, 1900 m, 25. 4. 1977; 3. Marokko, Mittlerer Atlas bei Azrou, Zedernaufforstung mit Steineichen, 1400 m, 19. 4. 1977.

Orchis hispanica: 1. Marokko, Rif-Gebirge bei Ketama, Eichengestrüpp, 1500 m, 10. 6. 1976; 2. Marokko, Mittlerer Atlas bei Oulmes, Eichenwald, 1100 m, 20. 4. 1977.

Orchis provincialis: 1. Italien, Mte. Faito bei Neapel, Kastanienwald N Maiori, 500 m, 20. 4. 1978; 2. Sizilien, Piana d'Albanesi, ca. 800 m, leg. GÖLZ & REINHARD; 3. Insel Chios, leg. GÖLZ & REINHARD.

Orchis pauciflora: 1. Italien, Mte. Faito bei Neapel, zwischen Castellamare di Stabia und Positano (terra typica), 1100 m, 20. 4. 1978; 2. Italien, Mte. Gargano, zwischen San Marco und Cagnano Varano, 800 m, 18. 4. 1978.

Orchis laeta: 1. Tunesien, Djebel Rorra, Eichenwald, 1100 m, 20. 3. 1974; 2. Algerien, Atlas de Blida, Zedernwald, 1500 m, 10. 4. 1975; 3. Algerien, El Kseur, Eichengestrüpp, 500 m, 18. 4. 1975.

Orchis laeta × *Orchis olbiensis*: Algerien, Atlas de Blida, 800 m, 10. 4. 1975.

Zunächst wurden die gleichen Sippen an verschiedenen Standorten mit Hilfe des t-Testes untersucht (Tabellen 1–6). Bei dem Vergleich zweier *Orchis mascula* s. str.-Sippen aus Marokko (Rif-Gebirge) und aus Algerien (Kabylie) zeigten sich nach dem genannten Verfahren (Tab. 1) praktisch keine Unterschiede; d. h. beide Stichproben sind mit Ausnahme der Spornbreite sehr homogen. Bei *Orchis olbiensis* (Tab. 2) weicht die Population (2) aus dem Mittleren Atlas Marokkos stark ab. Die Beobachtung am Standort ließ aber an den Blattspitzen und den untersten Blüten Frostschäden erkennen, die sich offenbar auch auf das Knospenstadium der Blüten auswirken. Die räumlich weiter getrennten Populationen aus Algerien (Tlemcen) und aus dem Hohen Atlas Marokkos sind relativ homogen mit Ausnahme der Spornlänge. An diesem Beispiel wird deutlich, wie wichtig einwandfrei entwickeltes Material für eine Datensammlung ist. Im Fall von *Orchis hispanica* (Tab. 3) haben wir bei einem Höhenunterschied von 400 m 9 signifikante Unterschiede vor allem in den Abmessungen der Brakteen und des Sporns. Noch inhomogener sind zwei verschiedene Stichproben im Fall von *Orchis pauciflora* (Tab. 4) mit 11 signifikanten Unterschieden. Eine Erklärung ist kaum möglich, da beide Populationen (Mte. Gargano und Mte. Faito in Süditalien) räumlich nicht sehr weit getrennt sind und auch die Höhenlage fast gleich ist. Tab. 5 zeigt den Vergleich von 3 räumlich weit getrennten *Orchis provincialis*-Populationen aus Sizilien, Süditalien und der griechischen Insel

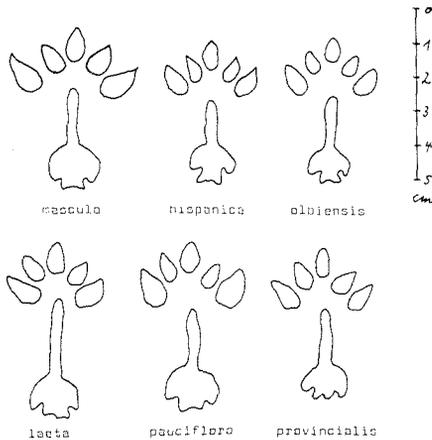


Abb. 1: Graphische Darstellung der Blütenanalysen der 6 verschiedenen Sippen nach den Mittelwerten aus Tabelle 8.

Chios. Im Fall Sizilien/Neapel finden sich 8, im Fall Sizilien/Chios erstaunlicherweise nur 5 und im Fall Sizilien/Chios 7 signifikante Unterschiede. Bei Sippen, die schon signifikant über verschiedene Standorte variieren, sind die Differenzen zu anderen Sippen vorsichtiger zu beurteilen.

Tab. 6 zeigt den Vergleich von *Orchis laeta* (Tunesien und Algerien) und einer *laeta*-ähnlichen, aber rosa gefärbten Population vom algerischen Atlas de Blida. Diese farblich abweichenden Pflanzen wurden bereits am Standort als Hybriden von *Orchis laeta* mit *Orchis olbiensis* angesprochen, wobei die überwiegende Zahl als Rückkreuzungsprodukte mit dominierendem *laeta*-Einfluß gedeutet wurden. *Orchis olbiensis* ist im engeren Bereich dieses Standortes nur noch selten in angenäherten Formen anzutreffen.

In den höheren Lagen dieses Bergstockes (1500 m) findet sich *Orchis laeta* ausschließlich in reiner Form. Aus Tab. 6 ergibt sich, daß sich *Orchis laeta* – außer der Blütenfarbe – kaum von der Bastardsippe unterscheidet, während die Unterschiede zwischen Bastardsippe und *Orchis olbiensis* einerseits und zwischen *Orchis laeta* und *Orchis olbiensis* andererseits praktisch identisch und durchgängig über alle Merkmale signifikant sind; eine elegante Bestätigung für die hybridogene Natur dieser Pflanzen.

In Tab. 7 sind die Mittelwerte mit ihren Standardabweichungen für alle 14 Messungen der 6 verschiedenen Sippen zusammengestellt. Um eine rasche Orientierung zu ermöglichen, wurden nach diesem Zahlenmaterial die entsprechenden Blütenanalysen graphisch dargestellt (Abb. 1).

Innerhalb des *Orchis mascula*-Aggregates nehmen die Abmessungen von *Orchis olbiensis* über *Orchis hispanica* zu *Orchis mascula* s. str. fast durchweg zu. *Orchis olbiensis* als die kleinwüchsige und kleinblütigste Sippe ist besonders durch die Spornlänge charakterisiert, die aber nur im Vergleich zu anderen Blütenteilen deutlich in Erscheinung tritt. Die Höhe der Pflanzen, die Länge des Blütenstandes und die Anzahl der Blüten, die schmalen und relativ kurzen Grundblätter und die eirunden, kaum zugespitzten Sepalen²⁾ sind weitere, wichtige Hilfen für eine exakte Zuordnung (vgl. die abschließende Zusammenstellung wichtiger unterschiedlicher Merkmale).

²⁾ In Südfrankreich gibt es jedoch gebietsweise deutlich zugespitzte Sepalen (BARLA, 1868, Tafel 45 und MOGGRIDGE, 1871, Tafel 18), die nach SCHÄFER (1972) auf Introgressionen mit *Orchis mascula* zurückgeführt werden müssen.

Das Aggregat *Orchis provincialis* zeigt die Eigenständigkeit der nordwestafrikanischen *Orchis laeta*, die ebenfalls durch die Sporn- und Fruchtknotenlänge besonders charakterisiert ist. Es handelt sich um die langspornigste derzeit bekannte *Orchis*-Art mit Spornlängen bis über 3 cm. Dieses Merkmal wurde bereits von STEINHEIL (1838) deutlich sichtbar gemacht, wie Abb. 2 zeigt. Der Unterschied zwischen *Orchis pauciflora* und *Orchis provincialis* liegt vor allem in der seitlichen und mittleren Sepalenbreite und in der Spornlänge. Die gleichen unterschiedlichen Merkmale hatten auch schon RUPPERT (1933) und GSELL in KELLER, SCHLECHTER, SOÓ (1930–1940, Tafel 337, 3 und 5) herausgearbeitet.

Betrachtet man Schiefe und Exzeß in Tabelle 7, so ist die überwiegende Zahl der Merkmale in allen Sippen näherungsweise normal verteilt. Der Einsatz des t-Testes für alle Sippen untereinander erscheint daher gerechtfertigt. Grob gesehen lassen sich alle Sippen durch eine ausreichende Anzahl signifikanter Merkmalsunterschiede trennen.

In Tab. 9 werden die Populationen jeder Sippe zusammengefaßt. Gleichzeitig wird die frostgeschädigte *olbiensis* (2)-Population und die Hybridpopulation *Orchis laeta* × *Orchis olbiensis* eliminiert.

Durch einfache Varianzanalyse werden die drei Vertreter der rotblühenden *Orchis mascula*-Aggregates untereinander verglichen (Tab. 9, Spalte 2). Als Ergebnis erhalten wir komplett signifikante Unterschiede. Auf die gleiche Weise werden die 3 Vertreter des gelbblühenden *Orchis provincialis*-Aggregates verglichen (Tab. 9, Spalte 3). Auch hier erhalten wir das gleiche Ergebnis. In Spalte 1 wird mit Hilfe des t-Testes ein Vergleich der 3 rotblühenden gegen die 3 gelbblühenden Sippen vorgenommen, wobei nur wenige signifikante Unterschiede erscheinen. Der t-Wert bei den 9 signifikanten Merkmalen verweist jedoch auf deutliche Unterschiede, die vor allem durch Spornlänge, Sporn-

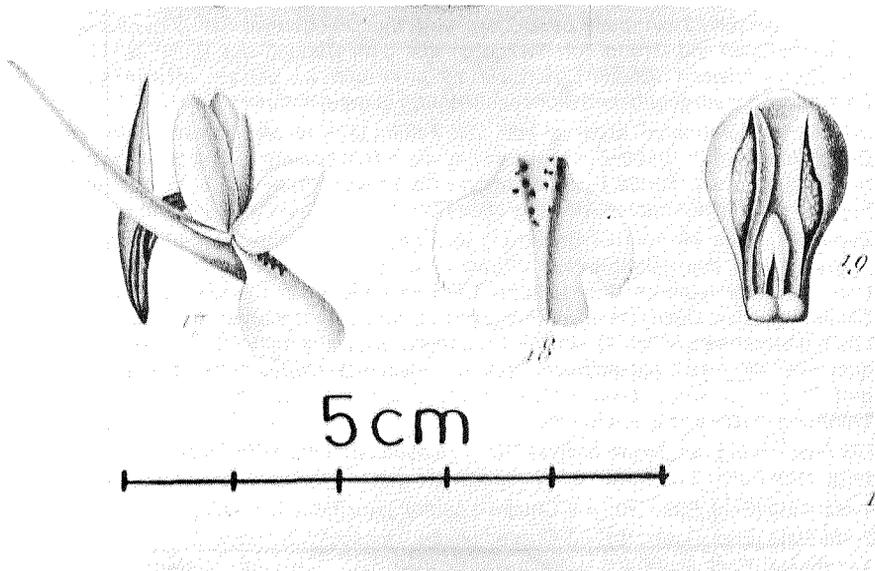


Abb. 2: *Orchis laeta* aus der Originalarbeit von STEINHEIL (1838, planche 7).

relation und Lippenrelation hervorgerufen werden; d. h. die Spornlänge von *Orchis laeta* macht sich deutlich bemerkbar.

In Spalte 4 werden alle 6 Sippen zusammen gegeneinander durch einfache Varianzanalyse verglichen. Als Ergebnis erhalten wir durchgängig signifikante Unterschiede, bedingt durch die hohe Zahl der 172 Fälle.

Das wichtigste Ergebnis aus Tab. 9 besagt, daß sich Rotblühende bzw. Gelbblühende in den Blütendimensionen jeweils deutlicher untereinander als voneinander unterscheiden.

Tab. 8 zeigt die Sippendifferenzen auf dem 5 %igen Signifikanzniveau nach der Methode von GÖLZ & REINHARD (1975). Die Mittelwertsdifferenzen aller signifikant unterschiedlichen Merkmale werden in Einheiten der mittleren Standardabweichung ausgedrückt und zur Sippendifferenz D 5 % aufaddiert. Dabei wird im vorliegenden Beispiel unterschieden zwischen der Maßdifferenz, der Verhältnisdifferenz, der Gesamtsippendifferenz durch Addition der beiden vorausgegangenen und der normierten Sippendifferenz als dem Quotienten aus der 5 %igen Sippendifferenz und der Anzahl der signifikanten Merkmale.

Die Auswertung von Tab. 8 zeigt, daß nach allen 4 Maßen für die Sippendifferenzen ziemlich stabile Zuordnungen erhalten werden. Daß *Orchis laeta* bei Verhältnisdifferenzen deutlicher abgetrennt wird, ist wesentlich auf den Einfluß der dreifachen Spornrelation zurückzuführen. Die Eigenständigkeit der nordwestafrikanischen *Orchis mascula* s. str. tritt besonders deutlich hervor und bleibt in jedem Einzelvergleich unverändert erhalten. Als zweitstabilste Sippe erweist sich nach diesem Verfahren *Orchis laeta*. Die Schwierigkeiten der Abgrenzung zeigen sich im Vergleich von *Orchis olbiensis* zu *provincialis* und *hispanica*, von *Orchis hispanica* zu *pauciflora* und *provincialis* und von *Orchis pauciflora* zu *provincialis* und *laeta*.

In den letzten Jahren wurde ein statistisches Verfahren für Diskriminationsprobleme dieser Art entwickelt, das als Cluster-Analyse, automatische Klassifikation oder numerische Taxonomie bezeichnet wird. Im vorliegenden Fall geht es also darum, Pflanzensippen auf Grund von Meßdaten aus dem Bereich der Blüte in kleinere und homogene Klassen (Cluster) zu diskriminieren und zu prüfen, ob die gefundenen Cluster mit der vorgegebenen Sippenzuordnung übereinstimmen.

Bei dem untersuchten Material von 162 Fällen und 14 Merkmalen ergibt sich eine Distanzmatrix mit 12960 Einzeldistanzen, die 14dimensional verarbeitet werden, d. h. wir erhalten etwa 180000 Einzeldistanzen. Damit wird verständlich, warum ein solches Rechenproblem nur noch auf einer großen EDV-Anlage gelöst werden kann.

Zunächst gehen wir von der Erwartung aus, daß sich das rotblühende *Orchis mascula*-Aggregat und das gelbblühende *Orchis provincialis*-Aggregat auf jeweils ein Cluster bzw. bei einer feineren Unterteilung alle 6 verschiedenen Sippen auf 6 verschiedene Cluster verteilen. Dazu lassen wir in hierarchischer Fusionsanalyse eine 2- bzw. 6-Cluster-Lösung errechnen. In Tab. 12 sind die Ergebnisse zusammengefaßt: 6 Cluster verteilen sich quer über die Arten. Als stabilste Sippe erweisen sich *Orchis mascula* s. str. (Cluster 3) und *Orchis pauciflora* (Cluster 5). Auch die 2-Cluster-Lösung bringt nicht die erwartete Trennung in rot- bzw. gelbblühend.

Die Anwendung der „Mode Analyse“ führt zu sogenannten „natürlichen Clustern“. Tab. 12 zeigt unter Punkt 2 von unten nach oben aufsteigend 4 relativ stabile Lösungen:

1-stabilste (Encl. Ratio .80) = 2-Cluster-Lösung: *pauciflora* 5 / restliche,

2-stabilste (Encl. Ratio .76) = 3-Cluster-Lösung: *mascula* (2) / *pauciflora* (3) / Rest (1),

3-stabilste (Encl. Ratio .61) = 5-Cluster-Lösung: *pauciflora* (5) / *laeta* (3) / *provincialis*, *olbiensis*, *hispanica* (2) / *hispanica* 1(4) / *mascula* (1),

4-stabilste (Encl. Ratio .43) = 4-Cluster-Lösung: *laeta* (4) / *pauciflora* (2) / *olbiensis, hispanica, provincialis* (1) / *mascula* (1, 2 und 3) / Teile von *provincialis* (3).

Bei einem Vergleich der Sippendifferenzen (Tab. 8) mit der Cluster-Analyse (Tab. 12) zeigen sich etliche Tendenzen parallel:

1. Die Ähnlichkeit von *Orchis provincialis, olbiensis* und *hispanica*.
2. Die Sonderstellung der nordwestafrikanischen *Orchis mascula* und *laeta* (Sporn).
3. Unterschiedlich ist die Stellung von *Orchis pauciflora*. In der Cluster-Analyse deutlich für sich, in der Sippendifferenz mit Ausnahme einer Verhältnisdifferenz nur mittlere und niedrige Differenzen. In diesem speziellen Fall bringt nur die simultane Merkmalsverarbeitung den Unterschied voll zur Geltung.

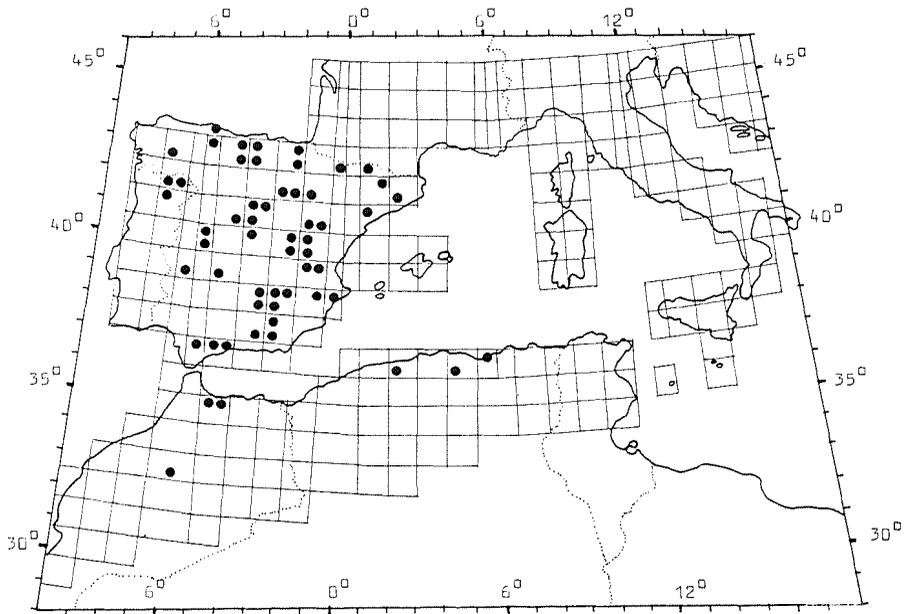
Tabellen 10–11 zeigen die Interkorrelationen (Pearsons r) der 14 gemessenen Blütenmerkmale von 2 verschiedenen Sippen. Über alle hinweg sind fast sämtliche Merkmale signifikant interkorreliert. Bedingt durch die große Zahl der Fälle ($N = 163$) liegt die Signifikanzgrenze jedoch auch sehr niedrig, bei $r > .15$. Innerhalb der 6 verschiedenen Sippen haben wir meist über 50 % signifikante Korrelationen, wobei aber die Tendenz nicht immer gleich ist.

Eliminiert man korrelierte Merkmale, wie es DANESCH & EHRENDORFER (1975) fordern, so bleiben für die Sippendifferenzen oft nur noch 2–3 übrig. Dies erscheint unpraktisch, da zahlreiche Korrelationen der Blütenabmessungen untereinander auch theoretisch zu erwarten sind. Bei Vorlage weiteren Materials über Korrelationen sollten die Merkmale mit den höchsten Interkorrelationen (z. B. $r > .70$) eliminiert werden; damit würde auch das Verfahren bei künftigen Messungen vereinfacht werden.

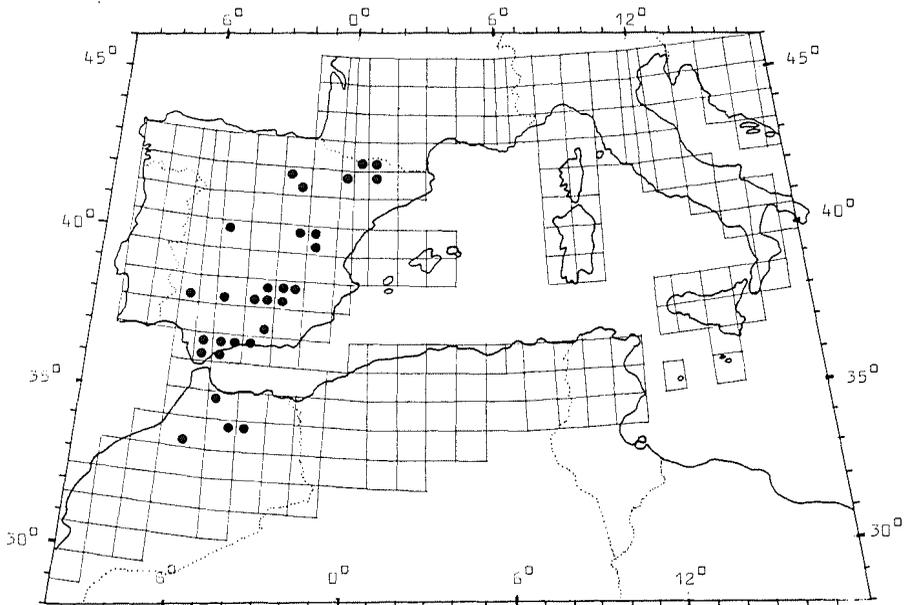
Verbreitung

Orchis mascula s. l. zeigt nach MEUSEL, JÄGER & WEINERT (1965, K. 110a) auf der Iberischen Halbinsel ein relativ geschlossenes Areal, das sich in Nordwestafrika (Tunesien, Algerien und Marokko) in inselartige Bestände auflöst. Die Verbreitungskarte im UTM-Raster 50 km zeigt in den spanischen Gebirgen reiche Vorkommen, in den Gebirgen Marokkos und Algeriens gibt es nach unseren Beobachtungen nur noch isolierte Fundorte (Karte 1). Es handelt sich im Gegensatz zu den Angaben von MAIRE (1959) um eine seltene Pflanze, die eine deutliche Bevorzugung für Höhenlagen über 1500 m erkennen läßt. *Orchis mascula* s. str. stellt nach STRAKA (1970) eine mitteleuropäische Laubwaldart im weiteren Sinne dar, und sie kann durchaus als ein Zeiger für ein mitteleuropäisches Lokalklima angesehen werden. Ein ozeanisch getöntes Klima dieser Art beschränkt sich in Südeuropa und in Nordwestafrika ausschließlich auf höhere Gebirgslagen, da eine Wolkenstufe mit häufigem Regen im Sommer gewährleistet sein muß.

Hier ist aber einschränkend darauf hinzuweisen, daß die nordwestafrikanische Sippe sicherlich nicht mit der von LINNÉ (1755) in seiner 2. Auflage der Flora Suecica als selbständigen Art anerkannten *Orchis mascula* s. str. aus Gotland vollständig, identisch ist, aber die charakteristischen Eigenschaften (LINNÉ, 1755 und 1784: „cornu obtuso, petalis dorsalibus reflexis; differt ab *O. Morione* Petalis exterioribus acutioribus longioribus“) sind deutlich ausgeprägt. Die taxonomische Einordnung dieser Sippe ist noch ungeklärt. MAIRE (1959) führt die typische Form als ssp. *eu-mascula* Maire (JAHANDIEZ & MAIRE, 1931). Diese Kombination ist nach den heutigen Regeln der Nomenklatur ein nomen illegitimum. Die korrekte Bezeichnung für die typische Unterart ist *Orchis mascula* (L.) L. ssp. *mascula*, wobei die Rangstufe der typischen Unterart kein Autorenzitat mehr trägt. Dies ist insofern bedeutsam, da diese Bezeichnung noch für die Rangstufe von *Orchis hispanica* im Unterartrang in Frage kommen könnte. Die Diagnose von MAIRE (1959)



Karte 1: Verbreitungskarte von *Orchis mascula* (L.) L. auf der Iberischen Halbinsel und in Nordwestafrika im UTM-50-km-Raster.

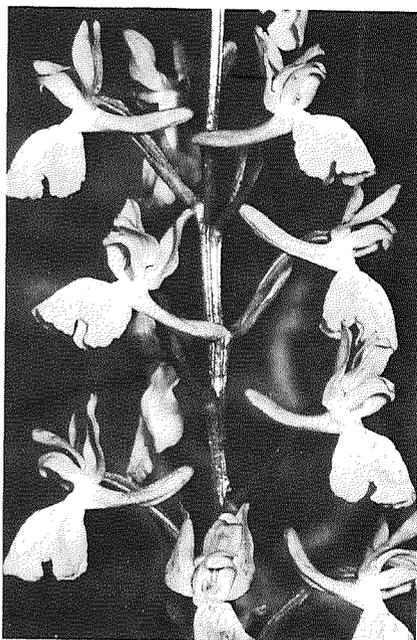


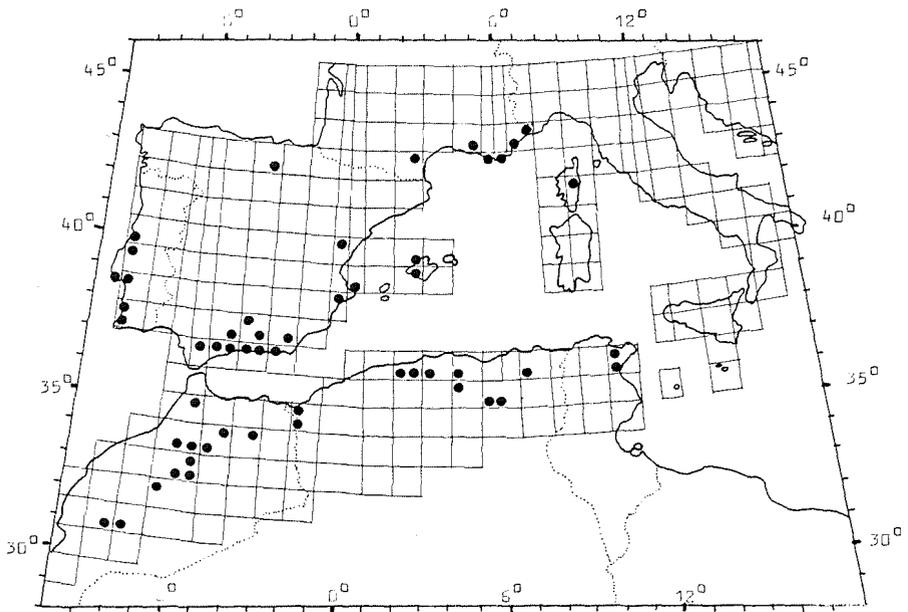
Karte 2: Verbreitungskarte von *Orchis hispanica* A. & Ch. Nieschalk im UTM-50-km-Raster.

Abb. 3: *Orchis mascula* s. str., Marokko, Rif-Gebirge bei Ketama, 1500 m, 10. 6. 76, Dichter, reichblütiger Blütenstand, Sepalen deutlich zugespitzt.



Abb. 4: *Orchis hispanica*, Marokko, Mittlerer Atlas bei Oulmes, 1100 m, 20. 4. 77. Lockerer Blütenstand, Sepalen nicht vollständig zurückgeschlagen, Lippe schafsnasenartig vorgewölbt.





Karte 3: Verbreitungskarte von *Orchis olbiensis* Reuter ex Barla im UTM-50-km-Raster.

bezieht sich nämlich auf eine marokkanische Sippe, wobei sowohl *Orchis mascula* s. str. als auch *Orchis hispanica* in Frage kommen könnten. Damit besitzt der Name ssp. *eu-mascula* keine taxonomischen Konsequenzen.

MAIRE (1959) führt darüber hinaus noch eine Reihe von Varietäten von *Orchis mascula* für Nordwestafrika auf [*speciosa* (Host.) Koch, *genuina* Rchb., *acutiflora* Koch und *obtusiflora* Koch]. Die spanischen Pflanzen stellt NIESCHALK (1972) ebenfalls zur Varietät *obtusiflora*. Nach KOCH (1857) ist diese durch stumpfe Hüllblätter ausgezeichnet, nach REICHENBACH fil. (1851) eine südliche Form. Andererseits gibt der letztere aber auch Formen mit deutlich zugespitzten Sepalen aus Portugal an, auch NIESCHALK (in litt.) findet diese Eigenschaft bei spanischen Pflanzen.

Eine Überprüfung der Angabe von MAIRE (1935 und 1959) für die var. *obtusiflora* (Algerien, Djurdjura, Col de Tirourda) ergab eine Sippe, die deutlich zugespitzte Sepalen besitzt und mit der Population vom marokkanischen Rifgebirge praktisch identisch ist (Tab. 1, Abb. 3). Auch ein Vorkommen der var. *speciosa* Koch in Nordwestafrika erscheint sehr unwahrscheinlich. Von JAHANDIEZ & MAIRE (1931) und MAIRE (1931) wird dafür übereinstimmend nur ein Standort im Mittleren Atlas Marokkos (Ari Hebbri) genannt.

CAMUS (1921, pag. 200) gibt unter Berufung auf Jahandiez für den gleichen Standort jedoch *Orchis olbiensis* an! Eine Nachprüfung in diesem vollständig überweideten Gebiet blieb erfolglos. Nach meinem derzeitigen Kenntnisstand stellt die nordwestafrikanische *Orchis mascula* s. str.-Sippe eine variable, aber dennoch als einheitlich zu bewertende *Orchis*-Art dar. Eine Untergliederung in Varietäten erscheint problematisch.

Ein erster Vergleich der Meßwerte der algerischen und marokkanischen Pflanzen (Tab. 1 und 7) mit den von GSELL (1943) aus Mitteleuropa (Schweiz, Norditalien und Südfrankreich) publizierten Werten zeigt, daß die nordwestafrikanische Sippe in allen Dimen-

sionen deutlich größere Abmessungen zeigt, ganz besonders gilt dies für die Länge des Sporns (Nordwestafrika: 13,86–21,00 mm, Mittelwert 16,95 mm; Mitteleuropa: 7,67–13,05 mm, Mittelwert 10,30 mm) und des seitlichen Sepalums (Nordwestafrika: 11,24–15,75 mm, Mittelwert 13,69 mm; Mitteleuropa: 10,10–13,99 mm, Mittelwert 12,37 mm). Um eine eventuelle Eigenständigkeit daraus ableiten zu können, ist es aber notwendig, vergleichende Studien unter Einschluß italienischer und spanischer Populationen anzustellen. Mit einer entsprechenden Materialsammlung wurde bereits begonnen.

Die Hauptverbreitung von *Orchis hispanica* (Karte 2) liegt in den südspanischen Gebirgen. Die von SCHÄFER (1972) auf Grund der Auswertung von Herbarien in Kew und Montpellier vermuteten Vorkommen in Marokko (Rif-Gebirge, Mittlerer Atlas und evtl. Hoher Atlas) und weniger gesichert in Algerien (Kabylie, Zaccar de Miliana und Massiv de Quarsenis) konnte in der Zwischenzeit für Marokko durch eigene Feldbeobachtungen an folgenden Fundstellen bestätigt werden:

1. Rif-Gebirge in der Umgebung von Ketama, Eichengestrüpp, 1500 m, 10. 6. 1976 (H. Baumann);
2. Taza-Berge in der Umgebung von Bab Bou-Idir, Eichengestrüpp und Korkeichenwälder an mehreren Stellen, 1500 m, 3. 6. 1976 (H. Baumann);
3. Mittlerer Atlas bei Oulmes, Eichenwälder, 1100–1200 m, 20. 4. 1977 (H. Baumann).

Auch die Wuchsorte dieser Sippe liegen in Gebieten mit häufigen Niederschlägen im Sommer und einer damit verbundenen hohen Luftfeuchtigkeit. Ein analoges Klima beschreibt NIESCHALK (1970) für die spanischen Fundorte. Die von SCHÄFER (1972) vermuteten Vorkommen in Algerien konnten bis jetzt noch nicht bestätigt werden. In diesem Zusammenhang ist aber darauf hinzuweisen, daß die wichtigsten Kennzeichen für *Orchis hispanica*, die schafsnasenartige Krümmung der Lippe und die Stellung der seitlichen Sepalen bei Herbarmaterial meist nicht gut erhalten sind.

Orchis olbiensis findet sich in Südfrankreich (unter Einschluß von Korsika) und auf der Iberischen Halbinsel bevorzugt in niedrigen Berglagen in Küstennähe. In Nordwestafrika ist es die einzige Sippe dieses Aggregates, die bis nach Tunesien ausstrahlt (Karte 3). Von SCHÄFER (1972) und SOÓ (1972) wird dieses tunesische Vorkommen nicht erwähnt, obwohl der Erstnachweis auf RENZ in KELLER, SCHLECHTER & SOÓ (1930–40, Taf. 256 unten) zurückgeht; auch MAIRE (1959) gibt sie erst in den Nachträgen (1959, supplément pag. 390) an. In Algerien wurde diese Sippe erstmals von M. G. CAMUS nach BATTANDIER (1910) und in Marokko von MAIRE (1931) nachgewiesen. In Nordwestafrika ist sie der häufigste Vertreter und verläßt die küstennahen Gebiete. Sie findet sich in Marokko in höheren Berglagen im Landesinnern (Mittlerer und Hoher Atlas, 1500–1900 m), aber auch in niederen Lagen des Rif-Gebirges. Die Verbreitung reicht über das nördliche Algerien (Südgrenze in den Aurès- und Bellezma-Bergen) bis nach Tunesien (Djebel Bou-Kourmin, Ressas und Zaghouan), wobei eine Vorliebe für felsige Standorte auf kalkhaltigem Material ganz auffällig ausgeprägt ist. Die tunesische Sippe ist bereits von der als typisch anzusehenden *Orchis olbiensis* differenziert, vor allem gilt dies für die abweichende Blütenfarbe (rahmgelb bis gelbweiß). Die Länge des Sporns und der eirunden, ungespitzten Sepalen zeigt jedoch die Zugehörigkeit zu dieser Sippe (Spornlänge 16,7 mm, seitliche Sepalenlänge 8,2 mm). Von CUÉNOD (1954) und MAIRE (1959) wurde diese Sippe irrtümlich für *Orchis provincialis* gehalten, wobei sowohl eine Überprüfung an den von CUÉNOD (1954) genannten Fundorten im Gelände als auch eine Revision der Herbarbelege (Conservatoire Botanique de Genève) durchgeführt wurde. HAYEK (1913) hat diese Sippe sogar mit *Orchis anatolica*, einer rein ostmediterranen Art, verwechselt. Bereits in einer früheren Arbeit (BAUMANN, 1974) konnte diese Fehlbestimmung aufgeklärt werden.

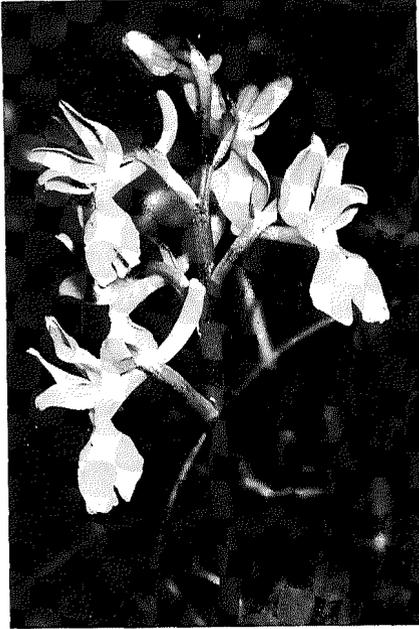
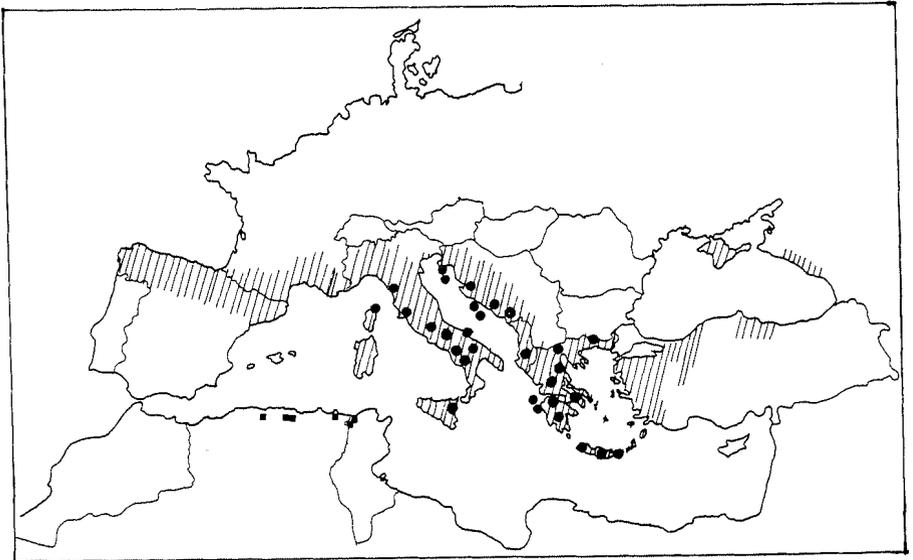


Abb. 8: *Orchis provincialis*, Südfrankreich, Hyères (terra typica), 300 m, 15. 4. 78. Blüten hellgelb mit roten Punkten, Lippe schafsnasenartig vorgewölbt.



Karte 4: Verbreitungskarte von
 /// *O. provincialis* Balbis
 ● *O. pauciflora* Ten.
 ■ *O. laeta* Steinhil

Orchis provincialis s. str. fehlt dagegen in Nordwestafrika vollständig. Dort findet sich aus diesem gelbblühenden Komplex nur eine Sippe, die STEINHEIL (1838) in seiner Flore de Barbarie als *Orchis laeta* beschrieben hat. HAUTZINGER (1976) hat jüngst im Zusammenhang mit einer Bastardbeschreibung ein Vorkommen von *Orchis provincialis* in Marokko postuliert. Worauf diese Angaben gestützt werden, ist derzeit unbekannt. *Orchis provincialis* s. str. hat eine vorzugsweise nordmediterrane Verbreitung (Karte 4), die von Nordspanien, Südfrankreich, Korsika, Sardinien, Sizilien, Italien – Nordgrenze an den oberitalienischen Seen –, Istrien, Jugoslawien, Ionische Inseln, Griechenland, Peloponnes, Kreta, Rhodos, Inseln der Ägäis, südwestliche und nördliche Türkei (TAUBENHEIM in litt.), Krim bis zum westlichen Kaukasus reicht. Auch bei dieser Art fällt eine deutliche Bevorzugung küstennaher Gebiete auf.

Die nahestehende *Orchis pauciflora* besitzt ein wesentlich kleineres Areal (Karte 4), das als zentralmediterran beschrieben werden kann. Es reicht von Korsika (Cap Corse) über weite Teile von Italien (Nordgrenze am Mte. Pisano und Argentario), Sizilien, jugoslawische Küste (Nordgrenze in Südstrien), Ionische Inseln, Griechenland, Peloponnes bis Kreta. Diese Sippe zeigt im Gegensatz zu *Orchis provincialis* eine ausgeprägte Vorliebe für kalkhaltige Böden; d. h. diese beiden verwandten Sippen schließen sich standörtlich vollkommen aus und erwecken den Eindruck vikariierender Arten. Seit der Erstbeschreibung durch STEINHEIL (1838) und einer Abbildung bei REICHENBACH (1851, T. 36), hat man von *Orchis laeta* nicht mehr viel gehört. Von REICHENBACH (1851) wurde sie als ein Synonym für die Varietät *pauciflora* von *Orchis provincialis* geführt, von MAIRE (1959) in *Orchis provincialis* var. *laeta* (Steinheil) Maire & Weiller umkombiniert. In dem neuen Buch von LANDWEHR (1978, pag. 280, 6 und 7) wurde diese Sippe auf unseren Vorschlag hin und nach unserem Bildmaterial aufgenommen. Sie besitzt für eine *Orchis*-Sippe ein erstaunlich kleines Areal, das von Nordostalgerien (Atlas de Blida) bis ins algerisch-tunesische Grenzgebiet (Kroumerie) reicht und gegenüber den anderen Sippen dieses Aggregates gut abgegrenzt ist (Karte 4). Die wenigen, bekannt gewordenen Fundorte, an denen diese Sippe nur in geringer Individuenzahl vorzukommen scheint, erwecken einen relikartigen Eindruck.

Hybridisierung zwischen Vertretern des *Orchis mascula* s.l.- und des *Orchis provincialis* s.l.-Aggregates ist seit langem bekannt (CORTESI, 1907), und bei gemeinsamem Vorkommen kann fast überall mit dieser Möglichkeit gerechnet werden. Folgende Hybriden sind beschrieben worden:

Orchis mascula × *provincialis* = *Orchis* × *penzigiana* A. Cam.; *Orchis mascula* × *pauciflora* = *Orchis* × *colemanii* Cortesi. *Orchis hispanica* scheint noch nicht als Kreuzungspartner in Erscheinung getreten zu sein. Hier ist aber darauf hinzuweisen, daß die taxonomischen Kenntnisse dieser Sippe bislang noch ungenügend bekannt sind. Auch eine Hybridisierung zwischen rotblühenden oder gelbblühenden Sippen untereinander ist möglich und auch bereits in der Literatur belegt. So bewertet RUPPERT (1933) die auf Korsika vorkommenden Übergänge zwischen *Orchis provincialis* und *pauciflora* auf Grund eigener Feldbeobachtungen als Hybriden. Nach SCHÄFER (1972) lassen sich die zugespitzten Sepalen der südfranzösischen *Orchis olbiensis*-Pflanzen nur noch als Hybridisierungseinfluß mit *Orchis mascula* s. str. deuten. A. & Ch. NIESCHALK (1970) berichten über das seltene Auftreten der Kreuzung *Orchis mascula* × *Orchis hispanica* aus Spanien; auch an einem einzigen marokkanischen Standort, an dem beide Sippen miteinander vergesellschaftet sind, konnte die gleiche Beobachtung gemacht werden. Wie die Ausführungen der Statistik (Tab. 6) ergeben, handelt es sich bei den rosafarbigem *laeta*-ähnlichen Pflanzen aus dem algerischen Atlas de Blida um Hybriden zwischen *Orchis olbiensis* und *Orchis laeta*, die bislang noch unbeschrieben sind. Es handelt sich dabei um eine introgressive Population, die durch wiederholte

Rückkreuzung der Bastarde mit der gelbblühenden Elternart (*Orchis laeta*) entstanden ist. Diese introgressive Population ähnelt *Orchis laeta*, variiert aber in Richtung auf *Orchis olbiensis*, wobei der rotblühende Kreuzungspartner (*olbiensis*) mehr oder weniger in die Bastardsippe eingegangen ist. Die Meßwerte aus Tab. 6 zeigen deutlich diese bereits am Standort getroffene Wahrnehmung, da die Werte auf die Hybridpopulation nicht intermediär, sondern fast durchgängig auf die Seite von *Orchis laeta* hin verschoben sind, ohne diese ganz zu erreichen. Nach dem Fundort soll dieser Bastard den Namen *Orchis* × *blidana* erhalten:

Orchis laeta Steinheil × *Orchis olbiensis* Reuter ex Barla = ***Orchis* × *blidana* B. & H. Baumann hybr. nov.**

D i a g n o s e : Planta 15–25 cm alta, statura ei *Orchis laetae* similis; folia 4–7, lanceolata, folium caulinare secundum 6–12 cm longum et 1,1–2,7 cm latum, folium infimum caulinum amplexicaule; inflorescentia laxi- (3–9)- flora; bractee membranaceae, breviores quam flores, 13–20 mm longae; ovarium anguste cylindricum, leviter tortum, 1,4–1,9 cm longum; sepala lateralia concava (10,0–12,5 mm longa et 4,2–6,3 mm lata), reflexa; labellum porrectum et trilobum, in statu explanato 11–14 mm longum et 14–18 mm latum, marginibus reflexis, pars mediana labelli flava et punctulis rubris ornata; calcar longum (18,5–27, 3 mm) et cylindricum, curvato-adscondens; flores rosei vel roseo-flavi. Floret initio Aprilis. Holotypus: Algerien, Atlas de Blida, ad oppidum Blida, leg. B. & H. Baumann, 10. 4. 1975 (STU.). Isotypus Herb. Baumann, Böblingen.

Ähnliche Populationen unter Beteiligung von *Orchis pauciflora* und *Orchis mascula* oder *Orchis provincialis* und *Orchis mascula* mit verstärkter Rückkreuzungstendenz zum gelbblühenden Kreuzungspartner gibt es nach CHABERT (1881) und BRIQUET (1910) in Korsika, auch BECK von MANNAGETTA (1903) beschreibt aus Jugoslawien Einzelpflanzen. In der süditalienischen Provinz Salerno hat BÜEL (in litt.) eine weit verbreitete introgressive Population unter Beteiligung von *Orchis pauciflora* und *Orchis mascula* festgestellt. Einzelne Bearbeiter wie CHABERT (1881), BRIQUET (1910) und selbst in jüngster Zeit CONRAD (1976) und DEL PRETE (1977) kommen dabei zu dem Schluß, daß *Orchis provincialis* bzw. *Orchis pauciflora* durch eine rot-gelb-Polychromie ausgezeichnet sind, wie wir sie bei bestimmten Vertretern der Gattung *Dactylorhiza* (*sambucina*, *romana*, *georgica*) regelmäßig antreffen. Diese Hypothese ist jedoch sicher nicht richtig, da an Stellen, an denen der geeignete Kreuzungspartner großräumig fehlt, diese Erscheinung nicht angetroffen wird. Dies betrifft die bei weitem größten Teile des Arealis.

Auf die im folgenden erscheinende Wiedergabe von 12, z. T. umfangreichen Tabellen, die einerseits Publikationsplatz, andererseits Lesegeduld strapazieren, wollen wir trotzdem nicht verzichten. Vor allem aus drei Gründen:

1. Wird erst anhand der Wiedergabe dieser Zahlen nachprüfbar und nachvollziehbar, wie wir zu unseren im Text dargestellten Schlußfolgerungen kommen können.
2. Erscheint es uns nützlich, auch Verteilungskennzahlen und Interkorrelationen von *Orchis*-Blütenmerkmalen zu dokumentieren.
3. Möchten wir einige der derzeit gängigen statistischen Methoden zum Problembereich Taxonomie damit vergleichend nebeneinanderstellen, um deren Einsatz und Nutzen am konkreten Beispiel zu demonstrieren.

Tabelle 1

	MASCULA 1, Marokko, Rifgebirge							MASCULA 2, Algerien							T-Test		
	N	min	max	\bar{x}	s	Schief	Steil	N	min	max	\bar{x}	s	Schief	Steil	t_1	FG	P
Länge der Braktee	10	14,70	19,95	16,99	1,66	0,36	-0,85	18	12,39	22,05	17,29	2,67	0,20	-0,63	-0,32	26	.754
Breite der Braktee	10	3,26	5,25	3,98	0,67	0,85	-0,54	18	3,57	5,25	4,56	0,48	-0,50	-0,86	-2,69	26	.012*
Länge seitl.Sepalen	10	11,24	14,49	13,49	0,89	-1,72	2,31	18	12,08	15,75	13,80	1,24	0,23	-1,31	-0,71	26	.486
Breite seitl.Sepalen	10	5,04	7,46	6,08	0,76	0,51	-0,83	18	5,25	7,77	6,42	0,45	0,45	-0,19	-1,24	26	.227
Länge mittlere Sepalen	10	8,93	11,87	11,01	0,87	-1,47	1,29	18	9,45	13,23	11,23	1,07	0,31	-0,66	-0,57	26	.575
Breite mittlere Sepalen	10	4,52	7,35	5,47	0,76	1,47	2,04	18	5,15	7,25	5,94	0,57	0,75	-0,20	-1,85	26	.076
Länge der Petalen	10	8,82	11,55	10,02	0,87	0,27	-0,76	18	8,61	11,76	10,13	0,89	0,17	-1,02	-0,32	26	.755
Breite der Petalen	10	5,46	7,46	6,27	0,78	0,35	-1,49	18	5,57	8,70	6,63	0,73	0,53	0,10	-1,22	26	.235
Spornlänge	10	15,23	18,90	16,68	1,12	0,62	-0,40	18	13,86	21,00	17,10	1,80	0,36	-0,30	-0,67	26	.508
Spornbreite	10	2,63	3,78	3,15	0,40	0,38	-0,65	18	3,47	5,04	3,95	0,39	1,25	1,53	-5,20	26	.000***
Länge des Fruchtknotens	10	13,65	21,00	15,65	2,18	1,55	1,68	18	11,55	17,85	15,08	1,84	-0,25	-1,02	0,73	26	.469
Lippenlänge	10	10,40	13,76	12,57	0,92	-1,16	1,32	18	10,82	14,70	12,88	1,17	-0,22	-1,12	-0,72	26	.477
Lippenbreite	10	13,97	16,80	15,48	1,07	-0,26	-1,33	18	13,76	18,06	15,90	1,18	0,11	-0,91	-0,94	26	.354
Mittellappenbreite	10	5,15	9,14	7,15	1,48	-0,64	-1,55	18	4,73	9,56	7,14	1,31	-0,03	-0,32	0,03	26	.975
Seitl.Sep.: Länge/Breite	10	1,83	2,47	2,24	0,19	-0,90	-0,06	18	1,84	2,48	2,16	0,20	0,08	-0,83	0,98	26	.336
Petalen: Länge/Breite	10	1,37	1,91	1,61	0,19	0,08	-1,11	18	1,35	2,00	1,54	0,15	1,74	3,18	1,17	26	.254
Lippe: Breite/Länge	10	1,17	1,34	1,23	0,06	0,49	-0,32	18	1,09	1,37	1,24	0,06	-0,24	1,12	-0,21	26	.836
Mittellappenbreite/ Lippenbreite	10	0,36	0,58	0,46	0,08	0,05	-1,24	18	0,33	0,61	0,45	0,07	0,34	-0,20	0,40	26	.691
Spornlänge/Lippenlänge	10	1,13	1,66	1,33	0,12	0,12	-0,02	18	1,13	1,62	1,33	0,14	0,34	-0,64	-0,01	26	.996
Seitl.Sep.Länge/Petalen- länge	10	1,19	1,55	1,35	0,10	0,34	-0,41	18	1,23	1,49	1,37	0,08	0,21	-1,09	-0,39	26	.703
Spornlänge/Fruchtknotenlän.	10	0,34	0,48	0,40	0,04	0,16	-1,07	18	0,32	0,52	0,44	0,06	-0,71	-0,57	-1,97	26	.059
Brakteenlänge/Fruchtkn.Län.	10	0,85	1,29	1,10	0,15	-0,38	-1,00	18	0,90	1,35	1,15	0,13	-0,29	-0,90	-0,93	26	.361
Spornlänge/seitl.Sep.Län.	10	1,12	1,45	1,24	0,10	0,94	0,03	18	1,03	1,48	1,24	0,12	0,07	-0,86	-0,06	26	.953

Tabelle 2

	OLBIENSIS 1, Algerien							OLBIENSIS 2, Marokko, Azrou (Frostg.)							OLBIENSIS 3, Marokko, Marrakesch						
	N	min	max	\bar{x}	s	Schief	Steil	N	min	max	\bar{x}	s	Schief	Steil	N	min	max	\bar{x}	s	Schief	Steil
Länge der Braktee	16	13,34	19,32	16,27	1,70	0,09	-0,73	18	7,88	15,75	11,82	1,98	0,05	-0,50	10	11,55	24,68	16,33	4,33	0,74	-0,50
Breite der Braktee	16	3,47	5,57	4,16	0,54	1,19	0,96	18	2,94	4,31	3,79	0,38	-0,37	-0,40	10	3,89	5,99	4,51	0,65	1,27	0,72
Länge seitl.Sepalen	17	8,30	11,34	9,49	1,05	0,43	-1,45	18	7,25	9,98	8,65	0,79	0,18	-1,13	10	8,30	12,29	10,07	1,24	0,21	-0,79
Breite seitl.Sepalen	17	3,89	5,78	4,85	0,54	-0,07	-0,85	18	3,15	4,73	3,88	0,41	0,32	-0,62	10	3,99	5,25	4,72	0,39	-0,36	-0,69
Länge mittlere Sepalen	14	6,30	9,45	7,47	0,86	0,89	0,13	18	5,99	7,56	6,87	0,47	-0,30	-0,94	10	6,30	8,93	7,73	0,85	-0,34	-1,10
Breite mittlere Sepalen	14	3,89	5,36	4,71	0,44	-0,09	-0,94	18	3,15	4,10	3,67	0,28	-0,39	-1,00	10	3,78	4,94	4,34	0,40	0,04	-1,39
Länge der Petalen	17	6,09	7,77	6,84	0,49	0,54	-0,58	18	5,25	9,63	6,57	0,96	1,69	3,85	10	5,99	8,09	7,06	0,81	-0,07	-1,65
Breite der Petalen	17	3,57	4,83	4,07	0,37	0,60	-0,60	18	3,47	4,31	3,77	0,26	0,55	-0,67	10	3,57	4,94	4,34	0,46	-0,04	-1,05
Spornlänge	17	14,39	18,90	16,57	1,18	0,22	-0,01	18	11,24	15,75	12,83	1,44	0,96	-0,31	10	13,55	18,06	15,18	1,41	0,77	-0,28
Spornbreite	17	2,84	4,41	3,71	0,43	-0,10	-0,78	18	2,10	3,57	2,83	0,45	0,02	-1,15	10	2,63	4,41	3,56	0,70	-0,18	-1,47
Länge des Fruchtknotens	17	11,55	16,28	13,45	1,34	0,41	-0,67	18	9,45	13,65	11,41	1,26	0,42	-0,82	10	11,03	15,75	13,13	1,57	-0,03	-1,02
Lippenlänge	17	8,61	11,76	9,90	1,04	0,27	-1,29	18	6,51	9,35	7,86	0,74	0,05	-0,26	10	7,56	11,13	9,34	1,18	-0,04	-1,05
Lippenbreite	17	11,45	15,33	13,04	1,10	0,43	-0,58	18	7,88	12,60	10,07	1,08	0,22	0,65	10	10,61	15,65	12,47	1,58	0,70	-0,38
Mittellappenbreite	17	4,20	8,98	6,57	1,52	-0,10	-1,33	18	4,31	7,14	5,50	0,78	0,59	0,06	10	4,52	8,09	6,74	1,05	-0,79	0,00
Seitl.Sep.: Länge/Breite	17	1,70	2,25	1,96	0,18	0,22	-1,08	18	1,71	2,78	2,25	0,29	-0,15	-0,29	10	1,80	2,42	2,14	0,21	-0,20	-1,15
Petalen: Länge/Breite	17	1,51	1,91	1,69	0,12	0,36	-0,90	18	1,35	2,55	1,75	0,25	1,88	4,76	10	1,48	1,83	1,63	0,12	0,17	-1,03
Lippe: Breite/Länge	17	1,16	1,48	1,32	0,07	-0,22	0,74	18	1,06	1,61	1,29	0,14	0,64	0,15	10	1,19	1,52	1,34	0,10	0,07	-0,49
Mittellappenbr./Lippenbr.	17	0,35	0,64	0,50	0,09	-0,06	-1,20	18	0,41	0,70	0,55	0,08	-0,14	-0,49	10	0,43	0,63	0,54	0,07	-0,19	-1,24
Spornlänge/Lippenlänge	17	1,40	1,90	1,69	0,16	-0,46	-0,94	18	1,34	1,99	1,64	0,17	1,64	-0,42	10	1,36	1,92	1,64	0,15	0,04	0,28
Seitl.Sep.Länge/Pet.Länge	17	1,22	1,54	1,39	0,11	0,05	-1,27	18	1,00	1,54	1,33	0,12	-1,00	1,92	10	1,29	1,56	1,43	0,08	0,02	-0,41
Spornlänge/Fruchtknotenlän.	17	0,24	0,34	0,30	0,03	-0,56	-0,61	18	0,27	0,37	0,33	0,03	-0,81	-0,32	10	0,28	0,42	0,33	0,05	0,75	-0,90
Brakteenlänge/Fruchtkn.Län.	16	0,98	1,38	1,23	0,11	-0,76	-0,03	18	0,75	1,36	1,04	0,15	-0,22	-0,36	10	0,93	1,57	1,24	0,24	0,22	0,93
Spornlänge/seitl.Sep.Länge	17	1,53	1,95	1,76	0,15	-0,12	-1,51	18	1,33	1,70	1,49	0,12	0,22	-1,18	10	1,32	1,65	1,51	0,10	-0,48	1,32

	T-Test 0L1/0L2			T-Test 0L2/0L3			T-Test 0L1/0L3		
	t	FG	p	t	FG	p	t	FG	p
Länge der Braktee	t ₁ 6,99	32	.000***	t ₂ -3,12	11,15	.010**	t ₂ -0,04	10,76	.968
Breite der Braktee	t ₁ 2,32	32	.027*	t ₁ -3,70	26	.001***	t ₁ -1,48	24	.152
Länge seittl.Sepalen	t ₁ 2,69	33	.011*	t ₁ -3,72	26	.001***	t ₁ -1,31	25	.203
Breite seittl.Sepalen	t ₁ 6,07	33	.000***	t ₁ -5,27	26	.000***	t ₁ 0,69	25	.495
Länge mittlere Sepalen	t ₁ 2,50	30	.018*	t ₂ -2,94	12,10	.012*	t ₁ -0,75	22	.462
Breite mittlere Sepalen	t ₁ 8,22	30	.000***	t ₁ -5,27	26	.000***	t ₁ 2,12	22	.046*
Länge der Petalen	t ₂ 1,02	25,46	.317	t ₁ -1,35	26	.188	t ₁ -0,91	25	.372
Breite der Petalen	t ₁ 2,74	33	.010**	t ₂ -3,57	12,21	.004**	t ₁ -1,67	25	.107
Spornlänge	t ₂ 5,56	22,07	.000***	t ₂ -3,46	25,36	.002**	t ₁ 2,77	25	.010**
Spornbreite	t ₂ -0,82	17,02	.424	t ₂ 0,85	17,07	.407	t ₁ 0,70	25	.490
Länge des Fruchtknotens	t ₂ 0,77	19,81	.449	t ₂ -0,47	22,60	.642	t ₁ 0,57	25	.571
Lippenlänge	t ₂ 4,90	27,33	.000***	t ₁ -2,92	26	.007**	t ₁ 1,30	25	.206
Lippenbreite	t ₂ -0,24	17,16	.816	t ₂ 0,38	17,54	.709	t ₁ 1,12	25	.274
Mittellappenbreite	t ₁ 1,51	33	.141	t ₁ 1,82	26	.080	t ₁ -0,31	25	.755
Seittl.Sep.: Länge/Breite	t ₁ -3,57	33	.001***	t ₁ 1,12	26	.274	t ₁ -2,32	25	.029*
Petalen: Länge/Breite	t ₂ -0,90	25,28	.376	t ₂ 1,67	25,78	.106	t ₁ 1,18	25	.248
Lippe: Breite/Länge	t ₂ 0,97	25,93	.343	t ₁ -1,07	26	.292	t ₁ -0,54	25	.596
Mittellappenbr./Lippenbr.	t ₁ -1,70	33	.098	t ₁ 0,26	26	.797	t ₁ -1,25	25	.223
Spornlänge/Lippenlänge	t ₁ 0,85	33	.403	t ₁ 0,03	26	.976	t ₁ 0,78	25	.440
Seittl.Sep.Länge/Pet.Länge	t ₁ 1,61	33	.117	t ₁ -2,44	26	.022*	t ₁ -1,05	25	.304
Spornlänge/Fruchtknotenlän.	t ₁ -2,77	33	.009**	t ₁ -0,03	26	.972	t ₁ -1,95	25	.063
Brakteenlänge/Fruchtkn.Län.	t ₁ 3,99	32	.000***	t ₁ -2,62	26	.014*	t ₂ -0,09	11,39	.930
Spornlänge/seittl.Sep.Länge	t ₁ 6,00	33	.000***	t ₁ -0,65	26	.520	t ₁ 4,54	25	.000***

Tabelle 3

	HISPANICA 1, Marokko, Rifgebirge (1600m)							HISPANICA 2, Oulmes (600m)							T-Test		
	N	min	max	\bar{x}	s	Schief	Steil	N	min	max	\bar{x}	s	Schief	Steil	t	FG	p
Länge der Braktee	10	14,70	19,95	16,91	1,44	0,63	0,31	18	12,29	17,64	14,96	1,64	0,18	-1,19	t ₁ 3,14	26	.004**
Breite der Braktee	10	2,73	4,73	3,56	0,60	0,61	-0,47	18	3,05	5,04	4,16	0,49	-0,46	0,09	t ₁ -2,84	26	.009**
Länge seitl.Sepalen	12	8,51	12,92	10,34	1,32	0,81	-0,23	18	9,35	12,08	10,88	0,85	-0,37	-0,95	t ₁ -1,37	26	.183
Breite seitl.Sepalen	12	3,78	6,30	4,82	0,66	0,82	0,47	18	4,10	5,46	4,81	0,40	-0,23	-0,74	t ₁ 0,00	28	.998
Länge mittlere Sepalen	12	7,04	10,50	8,67	1,13	0,28	-0,88	18	7,35	10,19	8,74	0,75	0,12	-0,24	t ₁ -0,20	28	.843
Breite mittlere Sepalen	12	3,68	6,30	4,64	0,77	0,82	-0,02	18	3,99	6,09	4,74	0,58	0,82	0,07	t ₁ -0,41	28	.686
Länge der Petalen	12	6,83	9,66	8,03	0,79	0,63	-0,24	18	7,35	8,82	8,01	0,45	0,53	-0,72	t ₂ 0,08	15,85	.933
Breite der Petalen	12	2,84	5,46	4,30	0,69	-0,23	0,28	18	3,78	5,25	4,41	0,42	0,55	-0,40	t ₁ -0,56	28	.579
Spornlänge	12	10,61	15,44	13,57	1,32	-0,64	0,28	18	10,82	14,18	12,68	1,03	-0,21	-1,06	t ₁ 2,09	28	.046*
Spornbreite	12	2,31	3,99	3,03	0,57	0,61	-0,88	18	2,94	4,20	3,54	0,38	0,33	-0,95	t ₁ -2,94	28	.006**
Länge des Fruchtknotens	12	12,60	19,95	15,66	2,03	0,68	-0,10	18	12,60	18,90	15,26	2,42	0,44	-1,38	t ₁ 0,48	28	.635
Lippenlänge	12	8,61	13,44	11,12	1,43	0,05	-0,62	18	9,35	12,71	10,86	0,87	0,24	-0,51	t ₁ 0,61	28	.548
Lippenbreite	12	9,98	18,38	13,71	2,67	0,29	-0,96	18	11,97	16,07	13,76	1,18	0,38	-0,69	t ₂ -0,06	13,90	.952
Mittellappenbreite	12	6,30	11,03	8,25	1,58	0,38	-0,84	18	4,94	9,35	7,10	1,12	0,01	-0,05	t ₁ 2,33	28	.027*
Seitl.Sep.: Länge/Breite	12	1,91	2,25	2,15	0,12	-1,19	-0,17	18	2,05	2,50	2,26	0,12	-0,09	-0,29	t ₁ -2,43	28	.022*
Petalen: Länge/Breite	12	1,63	2,59	1,90	0,27	1,37	1,56	18	1,56	2,03	1,83	0,14	-0,36	-0,80	t ₂ 0,88	14,75	.392
Lippe: Breite/Länge	12	1,08	1,40	1,23	0,10	0,48	-0,92	18	1,16	1,40	1,27	0,07	0,43	-0,64	t ₁ -1,36	28	.183
Mittellappenbreite/ Lippenbreite	12	0,44	0,79	0,61	0,08	0,39	1,71	18	0,38	0,73	0,52	0,08	0,81	1,84	t ₁ 3,13	28	.004**
Spornlänge/Lippenlänge	12	1,05	1,46	1,23	0,12	0,35	-0,51	18	0,97	1,42	1,17	0,11	0,07	0,07	t ₁ 1,33	28	.193
Seitl.Sep.Länge/Petalen- länge	12	1,14	1,43	1,29	0,11	-0,13	-1,32	18	1,20	1,52	1,36	0,10	-0,12	-1,19	t ₁ -1,93	28	.064
Spornlänge/Fruchtknotenlän.	12	0,23	0,60	0,28	0,04	0,60	-0,39	18	0,22	0,38	0,30	0,05	0,08	-1,04	t ₁ -1,17	28	.254
Brakteenlänge/Fruchtkn.Län.	12	1,00	1,27	1,13	0,10	0,00	-1,18	18	0,65	1,36	1,00	0,17	0,00	-0,02	t ₁ 2,18	28	.039*
Spornlänge/seitl.Sep.Länge	12	1,12	1,60	1,32	0,15	0,36	-0,93	18	1,03	1,39	1,17	0,09	0,64	0,23	t ₁ 3,54	28	.001***

Tabelle 4

	PAUCIFLORA 1, Monte Gargano							PAUCIFLORA 2, Neapel							T-Test		
	N	min	max	\bar{x}	s	Schief	Steil	N	min	max	\bar{x}	s	Schief	Steil	t	FG	p
Länge der Braktee	15	11,24	20,37	15,61	2,57	0,13	-0,63	15	11,55	20,69	15,79	2,81	0,18	-0,82	t ₁ -0,18	28	.858
Breite der Braktee	15	3,68	5,46	4,26	0,55	1,14	0,35	15	3,68	4,83	4,25	0,38	0,35	-1,05	t ₁ 0,05	28	.963
Länge seitl.Sepalen	15	11,66	14,70	12,80	0,84	0,69	0,06	15	10,08	14,18	11,76	1,11	0,61	-0,06	t ₁ 2,90	28	.007**
Breite seitl.Sepalen	15	6,30	9,87	7,41	0,89	1,40	2,04	15	5,57	9,03	6,99	1,11	0,80	-0,60	t ₁ 1,14	28	.264
Länge mittlere Sepalen	15	8,40	11,34	9,66	0,76	0,77	0,28	15	7,67	10,71	8,73	0,92	0,97	0,01	t ₁ 3,01	28	.005**
Breite mittlere Sepalen	15	5,04	7,88	5,76	0,69	1,94	4,10	15	4,83	7,35	5,88	0,71	0,67	-0,31	t ₁ 0,45	28	.659
Länge der Petalen	15	7,67	10,29	8,64	0,79	0,47	-0,68	15	6,41	9,14	8,03	0,69	-0,50	0,33	t ₁ 2,28	28	.031*
Breite der Petalen	15	3,36	5,15	4,39	0,57	-0,47	-0,86	15	3,36	6,09	4,61	0,70	0,23	-0,15	t ₁ -0,96	28	.344
Spornlänge	15	15,33	19,64	17,02	1,23	0,56	-0,35	15	14,39	25,73	18,90	2,86	0,74	0,45	t ₂ -2,34	19,03	.030*
Spornbreite	15	3,15	3,99	3,50	0,32	0,31	-1,55	15	2,10	2,36	2,89	0,32	-0,85	0,52	t ₁ 5,18	28	.000***
Länge des Fruchtknotens	15	10,50	15,75	12,92	1,34	0,17	-0,03	15	12,08	18,32	14,67	2,06	0,38	-1,23	t ₁ -2,76	28	.010**
Lippenlänge	15	10,08	14,70	11,92	1,07	0,63	1,77	15	9,87	13,44	11,48	0,99	0,07	-0,54	t ₁ 1,19	28	.242
Lippenbreite	15	12,81	19,11	16,15	1,74	-0,32	-0,38	15	13,13	17,33	14,93	1,19	0,44	-0,76	t ₁ 2,25	28	.033*
Mittellappenbreite	15	7,04	9,66	8,23	0,81	0,48	-0,92	15	5,99	8,09	7,03	0,74	-0,17	-1,36	t ₁ 4,24	28	.000***
Seitl.Sep.: Länge/Breite	15	1,37	2,10	1,75	0,19	-0,37	-0,33	15	1,36	2,02	1,71	0,20	-0,27	-0,90	t ₁ 0,55	28	.587
Petalen: Länge/Breite	15	1,68	2,31	1,99	0,19	-0,29	-1,00	15	1,46	2,40	1,77	0,28	1,05	0,37	t ₁ 2,48	28	.020*
Lippe: Breite/Länge	15	1,12	1,60	1,36	0,15	-0,11	-0,99	15	1,19	1,47	1,30	0,08	0,40	-0,65	t ₂ 1,29	21,57	.210
Mittellappenbreite/ Lippenbreite	15	0,40	0,63	0,51	0,07	-0,08	-0,78	15	0,37	0,58	0,47	0,06	0,13	-0,65	t ₁ 1,76	28	.090
Spornlänge/Lippenlänge	15	1,20	1,93	1,44	0,18	1,36	2,17	15	1,35	2,00	1,65	0,21	0,21	-1,23	t ₁ -3,01	28	.006**
Seitl.Sep.Länge/Petalen- länge	15	1,31	1,73	1,49	0,13	0,15	-1,11	15	1,26	1,71	1,47	0,13	0,54	-0,57	t ₁ 0,40	28	.694
Spornlänge/Fruchtknotenlän.	15	0,25	0,42	0,34	0,05	-0,17	-1,01	15	0,26	0,46	0,32	0,06	1,05	0,12	t ₁ 1,13	28	.268
Brakteenlänge/Fruchtkn.Län.	15	0,94	1,75	1,22	0,23	1,06	0,45	15	0,76	1,39	1,09	0,19	0,02	-0,96	t ₁ 1,74	28	.092
Spornlänge/seitl.Sep.Länge	15	1,15	1,63	1,34	0,13	0,57	0,17	15	1,34	1,85	1,61	0,18	-0,21	-1,51	t ₁ -4,73	28	.000***

Tabelle 5

	PROVINCIALIS 1, Sizilien							PROVINCIALIS 2, Neapel							PROVINCIALIS 3, Chios						
	N	min	max	\bar{x}	s	Schief	Steil	N	min	max	\bar{x}	s	Schief	Steil	N	min	max	\bar{x}	s	Schief	Steil
Länge der Braktee	6	15,02	19,64	17,91	1,88	-0,58	-1,16	15	11,03	19,32	14,34	2,04	0,80	0,68	14	11,03	18,17	14,38	1,93	0,15	-0,51
Breite der Braktee	6	3,89	5,04	4,45	0,42	0,04	-1,09	15	2,84	4,94	3,99	0,54	-0,24	0,15	14	3,05	5,57	4,17	0,68	0,21	-0,25
Länge seidl.Sepalen	9	9,98	11,66	11,16	0,51	-1,39	1,25	15	9,14	12,08	10,57	0,81	-0,05	-0,60	14	9,14	14,29	11,15	1,42	0,39	-0,09
Breite seidl.Sepalen	9	3,89	5,67	4,96	0,55	-0,65	-0,31	15	4,31	5,15	4,83	0,29	-0,54	-0,76	14	3,89	5,99	4,80	0,56	0,64	-0,24
Länge mittlere Sepalen	9	7,35	9,98	8,81	0,82	-0,45	-0,67	15	6,83	9,98	8,63	0,83	-0,73	0,29	14	7,88	10,50	9,15	0,67	-0,17	-0,20
Breite mittlere Sepalen	9	3,36	4,94	4,07	0,48	0,44	-0,52	15	3,57	4,73	4,25	0,31	-0,29	-0,17	14	3,36	5,04	4,37	0,43	-0,57	0,35
Länge der Petalen	9	7,67	9,66	8,62	0,71	0,21	-1,12	15	7,04	9,24	8,26	0,67	-0,24	-0,40	14	7,67	9,98	8,97	0,72	-0,48	-0,99
Breite der Petalen	9	3,89	5,46	4,72	0,51	-0,04	-1,02	15	3,68	6,72	5,12	0,80	-0,02	-0,06	14	3,89	5,99	5,10	0,57	-0,78	0,06
Spornlänge	9	13,34	17,33	15,40	1,38	-0,04	-1,35	15	14,70	18,48	16,97	0,98	-0,48	0,14	13	15,75	18,38	16,89	0,91	0,25	-1,27
Spornbreite	9	2,94	4,20	3,77	0,44	-0,67	-0,64	15	2,84	4,20	3,47	0,42	-0,00	-1,14	14	2,63	4,20	3,37	0,48	0,45	0,76
Länge des Fruchtknotens	9	13,13	19,95	15,34	2,19	1,06	0,10	15	13,13	15,75	14,25	0,91	0,48	-1,18	14	12,60	19,95	15,45	1,98	0,61	0,14
Lippenlänge	9	8,40	10,50	9,39	0,83	0,15	-1,55	15	8,19	11,97	10,01	0,97	0,30	-0,17	14	9,87	13,13	11,10	1,06	0,62	-0,68
Lippenbreite	9	11,24	15,12	12,65	1,16	1,04	0,37	15	11,66	15,96	13,83	1,27	-0,04	-0,66	14	12,08	18,48	14,28	2,04	1,06	0,04
Mittellappenbreite	9	4,52	7,04	5,47	0,82	0,79	-0,46	15	5,57	8,72	6,75	0,96	0,99	0,01	14	5,78	9,24	7,20	1,16	0,85	-0,64
Seitl.Sep.: Länge/Breite	9	1,86	2,97	2,28	0,33	0,96	0,34	15	1,86	2,55	2,19	0,19	0,50	-0,18	14	1,96	3,24	2,34	0,35	1,21	1,05
Petalen: Länge/Breite	9	1,54	1,97	1,83	0,13	-1,32	1,06	15	1,38	1,91	1,64	0,17	0,21	-1,12	14	1,51	2,19	1,77	0,16	1,02	1,86
Lippe: Breite/Länge	9	1,14	1,51	1,35	0,11	-0,32	-0,35	15	1,19	1,49	1,39	0,08	-1,12	0,54	14	1,17	1,41	1,28	0,08	0,29	-0,92
Mittellappenbr./Lippenbr.	9	0,30	0,57	0,44	0,09	0,28	-0,72	15	0,38	0,61	0,49	0,07	-0,22	-0,99	14	0,38	0,67	0,51	0,08	0,22	-0,26
Spornlänge/Lippenlänge	9	1,38	1,96	1,65	0,19	0,50	-0,60	15	1,47	2,10	1,71	0,17	0,64	0,22	13	1,36	1,70	1,54	0,10	-0,43	-0,27
Seitl.Sep.Länge/Pet.Länge	9	1,15	1,43	1,30	0,10	-0,38	-0,96	15	1,15	1,39	1,28	0,06	-0,41	-0,40	14	1,00	1,77	1,25	0,18	1,84	3,77
Spornlänge/Fruchtknotenlän.	9	0,26	0,37	0,31	0,04	-0,00	-1,32	15	0,25	0,43	0,36	0,05	-0,89	0,07	14	0,27	0,42	0,33	0,04	0,51	0,89
Brakteenlänge/Fruchtkn.Län.	6	1,10	1,50	1,25	0,14	0,77	-0,63	15	0,78	1,25	1,01	0,13	0,35	-0,50	14	0,75	1,13	0,94	0,10	0,41	-0,05
Spornlänge/seitl.Sep.Länge	9	1,19	1,65	1,38	0,14	0,43	-0,43	15	1,27	1,87	1,62	0,16	-0,41	-0,62	13	1,13	1,90	1,54	0,19	-0,35	0,12

	T-Test PR1/PR2			T-Test PR2/PR3			T-Test PR1/PR3		
		FG	p		FG	p	t	FG	p
Länge der Braktee	t ₁ 3,70	19	.002**	t ₁ -0,06	27	.954	t ₁ 3,77	18	.001***
Breite der Braktee	t ₁ 1,86	19	.078	t ₁ -0,79	27	.435	t ₁ 0,91	18	.375
Länge seitl.Sepalen	t ₁ 1,98	22	.061	t ₂ -1,34	20,41	.194	t ₂ 0,04	17,64	.286
Breite seitl.Sepalen	t ₂ 0,64	10,69	.054	t ₂ 0,19	19,05	.854	t ₁ 0,66	21	.515
Länge mittlere Sepalen	t ₁ 0,51	22	.614	t ₁ -1,84	27	.076	t ₁ -1,08	21	.291
Breite mittlere Sepalen	t ₁ -1,10	22	.282	t ₁ -0,83	27	.416	t ₁ -1,52	21	.143
Länge der Petalen	t ₁ 1,25	22	.226	t ₁ -2,74	27	.011*	t ₁ -1,14	21	.267
Breite der Petalen	t ₁ -1,33	22	.197	t ₁ 0,09	27	.928	t ₁ -1,59	21	.127
Spornlänge	t ₁ -3,25	22	.004**	t ₁ 0,22	26	.831	t ₁ -3,06	20	.006**
Spornbreite	t ₁ 1,70	22	.103	t ₁ 0,58	27	.568	t ₁ 2,03	21	.055
Länge des Fruchtknotens	t ₂ 1,43	9,67	.183	t ₂ -2,08	17,93	.052	t ₁ -0,12	21	.905
Lippenlänge	t ₁ -1,57	22	.130	t ₁ -2,89	27	.007**	t ₁ -4,06	21	.001***
Lippenbreite	t ₁ -2,27	22	.033*	t ₁ -0,73	27	.474	t ₁ -2,18	21	.041*
Mittellappenbreite	t ₁ -3,32	22	.003**	t ₁ -1,13	27	.270	t ₁ -3,87	21	.001***
Seitl.Sep.: Länge/Breite	t ₁ 0,87	22	.396	t ₁ 1,42	19,61	.171	t ₁ -0,41	21	.687
Petalen: Länge/Breite	t ₁ 3,04	22	.006**	t ₁ -2,27	27	.031*	t ₁ 0,97	21	.343
Lippe: Breite/Länge	t ₁ -0,88	22	.039	t ₁ 3,43	27	.002**	t ₁ 1,72	21	.100
Mittellappenbr./Lippenbr.	t ₁ -1,61	22	.122	t ₁ -0,65	27	.522	t ₁ -1,98	21	.061
Spornlänge/Lippenlänge	t ₁ -0,80	22	.433	t ₂ 3,31	22,28	.003**	t ₂ 1,64	10,87	.128
Seitl.Sep.Länge/Pet.Länge	t ₁ 0,61	22	.547	t ₂ 0,68	16,12	.509	t ₁ 0,83	21	.415
Spornlänge/Fruchtknotenlän.	t ₁ -2,39	22	.026*	t ₁ 1,69	27	.102	t ₁ -1,25	21	.226
Brakteenlänge/Fruchtkn.Län.	t ₁ 3,76	22	.001***	t ₁ 1,64	27	.112	t ₁ 5,62	18	.000***
Spornlänge/seitl.Sep.Länge	t ₁ -3,53	22	.002**	t ₁ 1,11	27	.277	t ₁ -2,10	20	.049*

Tabelle 6

	LAETA, Algerien							LAETA x OLBIENSIS, Algerien, Blida						OLBIENSIS (Gesamt), Algerien, Marokko							
	N	min	max	\bar{x}	s	Schief	Steil	N	min	max	\bar{x}	s	Schief	Steil	N	min	max	\bar{x}	s	Schief	Steil
Länge der Braktee	18	12,60	25,20	17,74	3,25	0,46	-0,20	10	13,13	19,95	16,83	2,27	-0,18	-1,07	26	11,55	24,68	16,30	2,91	0,88	1,32
Breite der Braktee	18	3,15	5,57	4,56	0,61	-0,06	0,14	10	3,78	4,73	4,23	0,40	0,21	-1,58	26	3,47	5,99	4,29	0,59	1,23	1,18
Länge seitl.Sepalen	19	8,72	13,65	11,30	1,49	-0,39	-1,09	10	9,98	12,60	11,14	0,94	0,40	-0,95	27	8,30	2,29	9,71	1,14	0,41	-0,95
Breite seitl.Sepalen	19	4,62	6,93	5,66	0,63	0,36	-0,57	10	4,20	6,30	5,48	0,71	-0,72	-0,70	27	3,89	5,78	4,80	0,48	0,48	-0,62
Länge mittlere Sepalen	19	7,46	11,03	9,21	1,20	0,02	-1,31	10	8,40	10,29	9,20	0,62	0,36	-0,76	24	6,30	9,45	7,58	0,85	0,85	-0,72
Breite mittlere Sepalen	19	4,73	6,30	5,47	0,56	0,34	-1,20	10	4,83	6,09	5,39	0,43	0,33	-1,06	24	3,78	5,36	4,56	0,46	0,46	-0,89
Länge der Petalen	19	6,72	9,87	8,44	1,00	-0,23	-1,17	10	7,35	8,93	8,31	0,46	0,10	-0,62	27	5,99	8,09	6,92	0,62	0,62	-1,07
Breite der Petalen	19	4,31	5,88	4,99	0,53	0,32	-1,34	10	4,52	6,51	5,14	0,60	1,10	0,65	27	3,57	4,94	4,17	0,42	0,42	-0,86
Spornlänge	19	19,22	31,50	23,32	2,72	1,25	2,57	10	18,48	27,30	22,36	2,52	0,80	0,10	27	13,55	18,90	15,06	1,42	1,42	-0,57
Spornbreite	19	2,52	4,10	3,30	0,42	-0,08	-0,24	10	2,94	0,56	3,55	0,56	0,80	-0,07	27	2,63	4,41	3,66	0,54	-0,36	-0,80
Länge des Fruchtknotens	19	14,18	25,73	17,80	1,43	1,04	-0,19	10	13,65	19,43	15,17	2,25	0,94	-0,62	27	11,0	16,28	13,33	1,41	0,16	-0,71
Lippenlänge	19	8,40	13,44	11,02	1,43	-0,30	-0,63	10	10,50	14,39	11,94	1,10	0,94	0,51	27	7,56	11,76	9,69	1,11	0,04	-0,88
Lippenbreite	19	11,55	17,54	14,34	1,55	0,29	-0,67	10	13,76	18,27	16,00	1,50	-0,12	-1,12	27	10,61	15,65	12,83	1,30	0,35	-0,45
Mittellappenbreite	19	6,09	11,76	8,30	1,37	0,82	0,55	10	6,83	12,60	9,54	1,70	0,55	-0,24	27	4,20	8,93	6,63	1,34	-0,28	-1,01
Seitl.Sep.: Länge/Breite	19	1,66	2,33	2,00	0,18	-0,01	-0,65	10	1,70	2,60	2,06	0,25	0,76	0,26	27	1,70	2,42	2,03	0,20	0,20	-0,98
Petalen: Länge/Breite	19	1,38	2,04	1,70	0,19	-0,04	-0,78	10	1,36	1,82	1,63	0,15	-0,25	-0,73	27	1,48	1,91	1,67	0,12	0,29	-0,77
Lippe: Breite/Länge	19	1,19	1,52	1,31	0,08	-0,89	-0,71	10	1,18	1,45	1,34	0,09	-0,73	-0,52	27	1,15	1,52	1,33	0,08	0,06	0,27
Mittellappenbr./Lippenbr.	19	0,44	0,75	0,58	0,10	0,17	-1,18	10	0,42	0,79	0,60	0,10	0,16	-0,09	27	0,35	0,64	0,52	0,09	-0,24	-1,05
Spornlänge/Lippenlänge	19	1,80	2,48	2,13	0,19	-0,02	-0,74	10	1,53	2,32	1,88	0,24	0,28	-0,81	27	1,36	1,92	1,67	0,15	-0,26	-0,73
Seitl.Sep.Länge/Pet.Länge	19	1,20	1,53	1,34	0,08	0,60	-0,31	10	1,23	1,48	1,34	0,20	0,03	-1,55	27	1,22	1,56	1,40	0,10	-0,13	-0,98
Spornlänge/Fruchtknotenlän.	19	0,20	0,39	0,29	0,05	-0,28	-0,88	10	0,27	0,39	0,33	0,05	0,01	-1,42	27	0,24	0,42	0,32	0,04	0,58	0,64
Brakteenlänge/Fruchtkn.Län.	18	0,77	1,23	1,00	0,13	0,41	-0,78	10	0,96	1,27	1,29	0,13	0,38	-1,70	26	0,93	1,57	1,23	0,17	0,14	-0,51
Spornlänge/seitl.Sep.Länge	19	1,58	2,46	2,08	0,24	-0,37	-0,55	10	1,75	2,55	2,01	0,23	1,29	1,14	27	1,32	1,95	1,67	0,18	0,16	-0,99

	T-Test L/Lx0L			T-Test Lx0L/0L _{1,3}			T-Test L/0L		
	t	FG	p	t	FG	p	t	FG	p
Länge der Braktee	t ₁ 0,78	26	.441	t ₁ -0,52	34	.603	t ₁ - 1,55	42	.130
Breite der Braktee	t ₁ 1,32	26	.199	t ₁ 0,30	34	.770	t ₁ - 1,21	42	.233
Länge seitl.Sepalen	t ₁ 0,31	27	.759	t ₁ -3,57	35	.001***	t ₁ - 4,13	44	.000***
Breite seitl.Sepalen	t ₁ 0,70	27	.492	t ₁ -3,33	35	.002**	t ₁ - 5,26	44	.000***
Länge mittlere Sepalen	t ₁ 0,03	27	.980	t ₁ -5,48	35	.000***	t ₁ - 5,24	41	.000***
Breite mittlere Sepalen	t ₁ 0,40	27	.695	t ₁ -4,89	35	.000***	t ₁ - 5,89	41	.000***
Länge der Petalen	t ₂ 0,47	26,71	.640	t ₁ -6,45	35	.000***	t ₁ - 6,37	44	.000***
Breite der Petalen	t ₁ -0,67	27	.511	t ₁ -5,52	35	.000***	t ₁ - 5,88	44	.000***
Spornlänge	t ₁ 0,93	27	.359	t ₂ -7,48	11,19	.000***	t ₂ -10,67	24,93	.000***
Spornbreite	t ₁ -1,35	27	.189	t ₁ 0,54	35	.589	t ₁ 2,42	44	.020*
Länge des Fruchtknotens	t ₁ 1,86	27	.074	t ₁ -3,64	35	.001***	t ₁ - 6,14	44	.000***
Lippenlänge	t ₁ -1,78	27	.087	t ₁ -5,49	35	.000***	t ₁ - 3,55	44	.001***
Lippenbreite	t ₁ -2,77	27	.010**	t ₁ -6,33	35	.000***	t ₁ - 3,58	44	.001***
Mittellappenbreite	t ₁ -2,14	27	.042*	t ₁ -5,44	35	.000***	t ₁ - 4,10	44	.000***
Seitl.Sep.: Länge/Breite	t ₁ -0,70	27	.491	t ₁ -0,35	35	.727	t ₁ 0,50	44	.621
Petalen: Länge/Breite	t ₁ 0,97	27	.341	t ₁ 0,74	35	.464	t ₂ - 0,63	28,65	.534
Lippe: Breite/Länge	t ₁ -1,10	27	.281	t ₁ -0,47	35	.639	t ₁ 0,87	44	.388
Mittellappenbr./Lippenbr.	t ₁ -0,42	27	.680	t ₁ -2,46	35	.019*	t ₁ - 2,47	44	.017*
Spornlänge/Lippenlänge	t ₁ 3,02	27	.005**	t ₁ -3,19	35	.003**	t ₁ - 8,99	44	.000***
Seitl.Sep.Länge/Pet.Länge	t ₁ -0,06	27	.956	t ₁ 1,72	35	.094	t ₁ 2,30	44	.026*
Spornlänge/Fruchtknotenlän.	t ₁ -2,26	27	.032*	t ₁ -1,21	35	.233	t ₁ 1,94	44	.059
Brakteenlänge/Fruchtkn.Län.	t ₁ -1,83	26	.078	t ₁ 2,48	34	.018*	t ₁ 5,09	42	.000***
Spornlänge/seitl.Sep.Länge	t ₁ 0,76	27	.451	t ₁ -4,84	35	.000***	t ₁ - 6,78	44	.000***

Tabelle 7

	ORCHIS MASCULA								ORCHIS OLBIIENSIS								ORCHIS HISPANICA							
	N	min	max	\bar{x}	s	Schief	Steil	N	min	max	\bar{x}	s	Schief	Steil	N	min	max	\bar{x}	s	Schief	Steil			
Länge der Braktee	28	12,39	22,05	17,18	2,33	0,31	-0,27	26	11,55	24,68	16,30	2,91	0,88	1,32	28	12,29	19,95	15,65	1,81	0,11	-0,49			
Breite der Braktee	28	3,26	5,25	4,36	0,61	-0,20	-1,25	26	3,47	5,99	4,29	0,59	1,23	1,18	28	2,73	5,04	3,94	0,60	-0,23	-0,80			
Länge seitl.Sepalen	28	11,24	15,75	13,69	1,12	0,04	-0,41	27	8,30	12,29	9,71	1,14	0,41	-0,95	30	8,51	12,92	10,66	1,08	0,14	-0,62			
Breite seitl.Sepalen	28	5,04	7,77	6,30	0,70	0,34	-0,50	27	3,89	5,78	4,80	0,48	-0,01	-0,62	30	3,78	6,30	4,82	0,51	0,60	1,05			
Länge mittlere Sepalen	28	8,93	13,23	11,15	0,99	-0,01	0,07	24	6,30	9,45	7,58	0,85	0,38	-0,72	30	7,04	10,50	8,71	0,90	0,19	-0,39			
Breite mittlere Sepalen	28	4,52	7,35	5,77	0,67	0,71	0,25	24	3,78	5,36	4,56	0,46	0,06	-0,89	30	3,68	6,30	4,70	0,65	0,77	0,13			
Länge der Petalen	28	8,61	11,76	10,09	0,87	0,21	-0,94	27	5,99	8,09	6,92	0,62	0,37	-1,07	30	6,83	9,66	8,02	0,60	0,70	0,51			
Breite der Petalen	28	5,46	8,40	6,50	0,75	0,38	-0,42	27	3,57	4,94	4,17	0,42	0,42	-0,86	30	2,84	5,46	4,37	0,54	-0,17	0,97			
Spornlänge	28	13,86	21,00	16,95	1,58	0,55	0,16	27	13,55	18,90	16,06	1,42	0,10	-0,57	30	10,61	15,44	13,04	1,22	-0,13	-0,46			
Spornbreite	28	2,63	5,04	3,67	0,55	0,11	0,17	27	2,63	4,41	3,66	0,54	-0,36	-0,80	30	2,31	4,20	3,33	0,52	-0,11	-0,84			
Länge des Fruchtknotens	28	11,55	21,00	15,28	1,95	0,63	0,99	27	11,03	16,28	13,33	1,41	0,16	-0,71	30	12,60	19,95	15,42	2,24	0,46	-1,02			
Lippenlänge	28	10,40	14,70	12,77	1,08	-0,31	-0,50	27	7,56	11,76	9,69	1,11	0,04	-0,88	30	8,61	13,44	10,97	1,11	0,27	-0,04			
Lippenbreite	28	13,76	18,06	15,75	1,14	0,07	-0,83	27	10,61	15,65	12,83	1,30	0,35	-0,45	30	9,98	18,38	13,74	1,88	0,34	0,20			
Mittellappenbreite	28	4,73	9,56	7,14	1,34	-0,03	-0,85	27	4,20	8,93	6,63	1,34	-0,28	-1,01	30	4,94	11,03	7,56	1,41	0,56	0,21			
Seitl.Sep.: Länge/Breite	28	1,83	2,48	2,19	0,19	-0,25	-0,86	27	1,70	2,42	2,03	0,20	0,20	-0,98	30	1,91	2,50	2,22	0,13	-0,36	0,38			
Petalen: Länge/Breite	28	1,35	2,00	1,56	0,17	0,99	0,44	27	1,48	1,91	1,67	0,12	0,29	-0,77	30	1,56	2,59	1,85	0,20	1,54	4,20			
Lippe: Breite/Länge	28	1,09	1,37	1,24	0,06	-0,02	0,72	27	1,16	1,52	1,33	0,08	0,06	0,27	30	1,08	1,40	1,25	0,09	0,18	-0,71			
Mittellappenbr./Lippenbr.	28	0,33	0,61	0,45	0,07	0,24	-0,63	27	0,35	0,64	0,52	0,09	-0,24	-1,05	30	0,38	0,79	0,55	0,09	0,48	0,63			
Spornlänge/Lippenlänge	28	1,13	1,62	1,33	0,13	0,29	-0,44	27	1,36	1,92	1,67	0,16	-0,26	-0,73	30	0,97	1,46	1,20	0,12	0,18	-0,03			
Seitl.Sep.Länge/Pet.Länge	28	1,19	1,55	1,36	0,09	0,23	-0,63	27	1,22	1,56	1,40	0,10	-0,13	-0,98	30	1,14	1,52	1,33	0,10	-0,18	-0,96			
Spornlänge/Fruchtknotenlän.	28	0,32	0,52	0,43	0,06	-0,26	-1,08	27	0,24	0,42	0,32	0,04	0,58	0,64	30	0,22	0,38	0,29	0,05	0,33	-0,87			
Brakteenlänge/Fruchtkn.Län.	28	0,85	1,35	1,13	0,14	-0,37	-0,80	26	0,93	1,57	1,23	0,17	0,14	-0,50	28	0,65	1,36	1,05	0,16	-0,42	0,14			
Spornlänge/seitl.Sep.Länge	28	1,03	1,48	1,24	0,11	0,28	-0,62	27	1,32	1,95	1,67	0,18	0,16	-0,99	30	1,03	1,60	1,23	0,14	0,87	0,20			

	ORCHIS PAUCIFLORA							ORCHIS PROVINCIALIS							ORCHIS LAETA						
	N	min	max	\bar{x}	s	Schief	Steil	N	min	max	\bar{x}	s	Schief	Steil	N	min	max	\bar{x}	s	Schief	Steil
Länge der Braktee	30	11,24	20,69	15,70	2,65	0,87	-0,72	35	11,03	19,64	14,97	2,34	0,45	-0,52	18	12,60	25,20	17,74	3,25	0,46	-0,20
Breite der Braktee	30	3,68	5,46	4,26	0,46	0,17	0,48	35	2,84	5,57	4,14	0,59	-0,00	-0,08	18	3,15	5,57	4,56	0,61	-0,06	-0,14
Länge seidl. Sepalen	30	10,08	14,70	12,28	1,10	0,13	-0,29	38	9,14	14,29	10,92	1,05	0,50	1,27	19	8,72	13,65	11,30	1,49	-0,39	-1,09
Breite seidl. Sepalen	30	5,57	9,87	7,20	1,01	0,82	0,24	38	3,89	5,99	4,85	0,46	0,16	0,04	19	4,62	6,93	5,66	0,63	0,36	-0,57
Länge mittlere Sepalen	30	7,67	11,34	9,20	0,96	0,39	-0,46	38	6,83	10,50	8,87	0,79	-0,59	0,32	19	7,46	11,03	9,21	1,20	0,02	-1,31
Breite mittlere Sepalen	30	4,83	7,88	5,82	0,69	1,28	1,57	38	3,36	5,04	4,25	0,41	-0,21	-0,22	19	4,73	6,30	5,47	0,56	0,34	-1,20
Länge der Petalen	30	6,41	10,29	8,33	0,79	0,18	0,36	38	7,04	9,98	8,61	0,75	-0,11	-0,76	19	6,72	9,87	8,44	1,00	-0,23	-1,17
Breite der Petalen	30	3,36	6,09	4,50	0,63	0,09	-0,03	38	3,68	6,72	5,02	0,66	-0,03	0,13	19	4,31	5,88	4,99	0,53	0,32	-1,34
Spornlänge	30	14,39	25,73	17,96	2,36	1,35	2,31	37	13,34	18,48	16,56	1,23	-0,65	0,08	19	19,22	31,50	23,32	2,72	1,25	2,57
Spornbreite	30	2,10	3,99	3,19	0,44	-0,10	-0,02	38	2,63	4,20	3,50	0,46	0,03	-1,14	19	2,52	4,10	3,30	0,42	-0,08	-0,24
Länge des Fruchtknotens	30	10,50	18,38	13,79	1,93	0,69	-0,18	38	12,60	19,95	14,95	1,75	1,24	1,44	19	14,18	25,73	17,80	3,41	1,04	-0,19
Lippenlänge	30	9,87	14,70	11,70	1,04	0,39	0,97	38	8,19	13,13	10,26	1,17	0,47	-0,04	19	8,40	13,44	11,02	1,43	-0,30	-0,63
Lippenbreite	30	12,81	19,11	15,54	1,59	0,37	-0,38	38	11,24	18,48	13,72	1,66	1,07	1,18	19	11,55	17,54	14,34	1,55	0,29	-0,67
Mittellappenbreite	30	5,99	9,66	7,63	0,98	0,21	-0,29	38	4,52	9,24	6,61	1,19	-0,63	0,02	19	6,09	11,76	8,30	1,37	0,82	0,55
Seidl. Sep.: Länge/Breite	30	1,36	2,10	1,73	0,19	-0,28	-0,61	38	1,86	3,24	2,27	0,29	1,37	2,17	19	1,66	2,33	2,00	0,18	-0,01	-0,65
Petalen: Länge/Breite	30	1,46	2,40	1,88	0,26	0,21	-0,82	38	1,38	2,19	1,73	0,17	0,01	-0,10	19	1,38	2,04	1,70	0,18	-0,04	-0,78
Lippe: Breite/Länge	30	1,12	1,60	1,33	0,12	0,33	-0,37	38	1,14	1,51	1,34	0,10	-0,24	-0,88	19	1,19	1,52	1,31	0,08	0,89	0,71
Mittellappenbr./Lippenbr.	30	0,37	0,63	0,49	0,07	0,10	0,70	38	0,30	0,67	0,49	0,08	-0,06	-0,41	19	0,44	0,75	0,58	0,10	0,17	-1,18
Spornlänge/Lippenlänge	30	1,20	2,00	1,54	0,22	0,61	-0,61	37	1,36	2,10	1,63	0,17	0,80	0,58	19	1,80	2,48	2,13	0,19	-0,02	-0,74
Seidl. Sep. Länge/Pet. Länge	30	1,26	1,73	1,48	0,13	0,34	-0,85	38	1,00	1,77	1,27	0,12	1,48	5,67	19	1,20	1,53	1,34	0,08	0,60	-0,31
Spornlänge/Fruchtknotenlän.	30	0,25	0,46	0,33	0,06	0,46	-0,74	38	0,25	0,43	0,34	0,05	-0,12	-0,61	19	0,20	0,39	0,29	0,05	-0,28	-0,88
Brakteenlänge/Fruchtkn. Län.	30	0,76	1,75	1,15	0,22	0,77	0,82	35	0,75	1,50	1,02	0,16	0,82	0,52	18	0,77	1,23	1,00	0,13	0,41	-0,78
Spornlänge/seidl. Sep. Länge	30	1,15	1,85	1,47	0,21	0,39	-1,04	37	1,13	1,90	1,53	0,19	-0,14	-0,65	19	1,58	2,46	2,08	0,24	-0,37	-0,55

Tabelle 8

55 Sippendifferenz nach GÜLZ und REINHARD, zwischen allen sechs Arten

	MASCULA : OLBIENSIS	MASCULA : HISPANICA	MASCULA : PAUCIFLORA	MASCULA : PROVINCIALIS	MASCULA : LAETA	OLBIENSIS : HISPANICA	OLBIENSIS : PAUCIFLORA	OLBIENSIS : PROVINCIALIS	OLBIENSIS : LAETA	HISPANICA : PAUCIFLORA	HISPANICA : PROVINCIALIS	HISPANICA : LAETA	PAUCIFLORA : PROVINCIALIS	PAUCIFLORA : LAETA	PROVINCIALIS : LAETA	
Länge der Braktee	-	0,73	0,59	0,63	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Breite der Braktee	-	0,69	-	-	-	0,59	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Länge seittl. Sepalen	3,52	2,76	1,27	2,56	1,87	- 0,86	- 2,30	- 1,11	- 1,23	- 1,49	-	-	1,27	0,78	-	
Breite seittl. Sepalen	2,49	2,43	- 1,85	4,15	0,95	-	- 2,98	-	- 1,57	- 2,97	-	-	1,50	3,12	3,95	- 1,55
Länge mittlere Sepalen	3,85	2,58	2,00	2,59	1,80	- 1,29	- 1,77	- 1,59	- 1,60	- 0,53	-	-	-	-	-	-
Breite mittlere Sepalen	2,08	1,62	-	4,82	-	-	- 2,10	0,72	- 1,80	- 1,67	0,85	- 1,25	2,85	-	-	- 2,63
Länge der Petalen	4,18	2,79	3,08	1,72	1,79	- 1,80	- 1,97	- 2,42	- 1,91	-	- 0,86	-	-	-	-	-
Breite der Petalen	3,81	4,08	4,40	2,94	2,25	-	- 0,61	- 1,48	- 1,75	-	- 1,07	- 0,83	- 0,80	- 0,83	-	-
Spornlänge	0,56	4,05	-	-	- 3,02	2,29	- 0,96	-	- 3,53	- 2,62	- 2,87	- 5,31	0,77	- 2,14	- 3,63	-
Spornbreite	-	0,64	0,97	-	0,74	0,62	0,96	-	0,73	-	-	-	- 0,69	-	-	-
Länge des Fruchtknotens	1,14	-	0,97	-	- 0,96	- 1,10	- 0,27	- 1,00	- 1,64	- 0,78	-	-	- 0,87	- 0,63	- 1,54	- 1,18
Lippenlänge	- 2,83	- 1,64	1,43	2,22	1,42	- 1,15	- 1,87	-	- 1,06	- 0,68	0,62	-	1,64	-	- 0,60	-
Lippenbreite	2,21	1,28	-	1,39	1,07	- 0,56	- 1,86	- 0,58	- 1,07	- 1,03	-	-	1,12	0,76	-	-
Mittellappenbreite	-	-	-	-	- 0,86	- 0,68	- 0,86	-	- 1,23	-	0,74	-	0,93	-	- 1,35	-
Seittl. Sep.: Länge/Breite	0,84	-	3,13	-	1,02	- 1,14	1,54	- 0,93	-	3,01	-	-	-	-	-	-
Petalen: Länge/Breite	- 0,75	- 2,46	- 1,45	- 1,00	- 0,80	- 1,08	- 1,11	-	-	-	0,65	0,78	0,70	0,77	-	-
Lippen: Breite/Länge	- 1,29	-	- 0,44	- 1,17	- 1,02	0,94	-	-	-	- 0,75	- 0,94	-	-	-	-	-
Mittellappenbr./Lippenbr.	- 0,88	- 1,23	- 0,57	-	- 1,56	-	-	-	- 0,64	0,74	0,71	-	-	- 1,09	- 1,03	-
Spornlänge/Lippenlänge	- 2,34	1,42	- 1,15	- 1,95	- 5,10	3,35	0,67	-	- 2,66	- 1,92	- 2,87	- 6,17	-	- 2,82	- 2,83	-
Seittl. Sep. Länge/Pet. Länge	-	-	- 0,64	0,83	-	0,70	- 0,85	1,16	0,65	- 1,29	0,54	-	2,28	1,23	- 0,64	-
Spornlänge/Fruchtknotenlän.	2,20	0,50	0,47	1,65	2,49	0,66	-	- 0,43	-	- 0,72	- 1,00	-	-	0,71	- 1,00	-
Brakteenlänge/Fruchtkn. Län.	- 0,65	1,57	-	0,73	0,95	1,09	-	1,28	1,48	- 0,52	-	-	0,68	- 0,79	-	-
Spornlänge/seittl. Sep. Länge	- 2,69	-	- 1,23	- 1,80	- 4,83	2,75	1,02	0,75	- 1,98	- 1,34	- 1,77	- 4,60	-	- 2,75	- 2,64	-
Mäßdifferenz	26,67	25,29	16,56	23,02	16,73	10,94	18,51	8,90	19,32	12,37	7,01	11,64	13,82	10,71	12,67	-
Verhältnisdifferenz	11,84	7,18	9,08	9,13	17,77	11,71	5,19	4,55	7,41	10,29	8,48	13,01	5,81	11,60	9,18	-
55 Sippendifferenz	38,51	32,47	25,64	32,15	34,50	22,65	23,70	13,45	26,73	22,66	15,49	24,65	19,63	22,31	21,85	-
D ₅₅ : Anzahl d. sign. Merkmale	2,14	1,91	1,51	2,01	1,82	1,26	1,39	1,12	1,57	1,33	1,19	2,24	1,40	1,49	1,56	-

Tabelle 9

	T-Test, 85 rot/87 gelb (MASCU, OLBI, HISPA): (PAUCI, PROVI, LAETA)			F-Test, 85 Rote (MASCU, OLBI, HISPA)			F-Test, 87 Gelbe (PAUCI, PROVI, LAETA)			F-Test, alle Arten (MASCU, OLBI, HISPA, PAUCI, PROVI, LAETA) 172		
	t	DF	p	F	DF	p	F	DF	p	F	DF	p
Länge der Braktee	t ₁ 1,32	163	.188	2,91	2/79	>.05	6,49	2/80	<.01**	4,30	5/159	<.01**
Breite der Braktee	t ₁ -0,74	163	.458	3,82	2/79	<.05*	2,74	2/80	>.05	2,78	5/159	<.05*
Länge seitl.Sepalen	t ₂ -0,45	143,53	.652	97,66	2/82	<.01**	11,42	2/84	<.01**	41,79	5/166	<.01**
Breite seitl.Sepalen	t ₂ -3,22	155,63	.002**	64,23	2/82	<.01**	87,75	2/84	<.01**	68,70	5/166	<.01**
Länge mittlere Sepalen	t ₂ 0,73	123,87	.468	105,07	2/79	<.01**	1,35	2/84	>.05	41,56	5/163	<.01**
Breite mittlere Sepalen	t ₁ -0,25	167	.801	32,65	2/79	<.01**	75,17	2/84	<.01**	41,56	5/163	<.01**
Länge der Petalen	t ₂ -0,69	130,65	.491	144,25	2/82	<.01**	0,98	2/84	>.05	49,48	5/166	<.01**
Breite der Petalen	t ₂ 1,17	130,20	.245	136,73	2/82	<.01**	6,59	2/84	<.01**	54,56	5/166	<.01**
Spornlänge	t ₂ -7,56	147,83	.000***	61,66	2/82	<.01**	70,01	2/83	<.01**	82,95	5/165	<.01**
Spornbreite	t ₁ 2,52	170	.013*	3,65	2/82	<.05*	4,26	2/84	<.05*	4,48	5/166	<.01**
Länge des Fruchtknotens	t ₂ -1,26	162,66	.209	10,30	2/82	<.01**	18,62	2/84	<.01**	12,52	5/166	<.01**
Lippenlänge	t ₂ 1,01	161,01	.313	54,46	2/82	<.01**	12,32	2/84	<.01**	25,75	5/166	<.01**
Lippenbreite	t ₂ -1,30	168,75	.194	28,08	2/82	<.01**	10,76	2/84	<.01**	15,43	5/166	<.01**
Mittellappenbreite	t ₂ -0,97	169,10	.336	3,56	2/82	<.05*	14,75	2/84	<.01**	6,69	5/166	<.01**
Seitl.Sep.: Länge/Breite	t ₂ 3,02	136,39	.003**	9,23	2/82	<.01**	43,43	2/84	<.01**	27,97	5/166	<.01**
Petalen: Länge/Breite	t ₁ -2,37	170	.019*	22,80	2/82	<.01**	5,91	2/84	<.01**	11,40	5/166	<.01**
Lippe: Breite/Länge	t ₁ -4,15	170	.000***	11,71	2/82	<.01**	0,65	2/84	>.05	7,40	5/166	<.01**
Mittellappenbreite/ Lippenbreite	t ₁ -0,08	170	.935	10,89	2/82	<.01**	10,47	2/84	<.01**	8,56	5/166	<.01**
Spornlänge/Lippenlänge	t ₁ -7,81	169	.000***	91,69	2/82	<.01**	60,45	2/83	<.01**	88,86	5/165	<.01**
Seitl.Sep.Länge/Petalen- länge	t ₂ 0,23	150,88	.817	3,93	2/82	<.05*	26,05	2/84	<.01**	13,73	5/166	<.01**
Spornlänge/Fruchtknotenlän.	t ₂ 1,79	150,95	.075	72,95	2/82	<.01**	6,06	2/84	<.01**	30,12	5/166	<.01**
Brakteenlänge/Fruchtkn. län.	t ₁ 2,59	163	.011*	9,62	2/79	<.01**	6,03	2/80	<.01**	7,60	5/159	<.01**
Spornlänge/seitl.Sep.Länge	t ₂ -5,96	160,63	.000***	80,99	2/82	<.01**	58,31	2/83	<.01**	70,48	5/165	<.01**

Tabelle 10

Interkorrelationen (PEARSON'S r) der 14 gemessenen Blütenmerkmale bei Orchis Mascula													
MASCULA	Breite der Braktee	Länge der seitlichen Sepalen	Breite der seitlichen Sepalen	Länge der mittleren Sepalen	Breite der mittleren Sepalen	Länge der Petalen	Breite der Petalen	Spornlänge	Spornbreite	Länge des Fruchtknotens	Lippenlänge	Lippenbreite	Mittellappenbreite
Länge der Braktee	.4819* N 28* p.009	.5914* N 28* p.001*	.2740 N 28	.5890* N 28* p.001*	.2450 N 28	.6221* N 28* p.001*	.1787 N 28	.1255 N 28	-.1173 N 28	.5214* N 28* p.004	.3697 N 28	.1384 N 28	-.3338 N 28
Breite der Braktee		.3904 N 28* p.040	.3597 N 28	.5410 N 28* p.003*	.4474 N 28* p.017	.4325 N 28* p.022	.3048 N 28	.2202 N 28	.4674 N 28	.4234 N 28* p.025	.3947 N 28* p.078	.2934 N 28	-.0254 N 28
Länge der seitlichen Sepalen			.5882* N 28* p.001*	.8667* N 28* p.001*	.4387 N 28	.7128* N 28* p.001*	.3871 N 28	.4686 N 28	.0515 N 28	.4306 N 28* p.022	.8234* N 28* p.001*	.6791* N 28* p.001*	.2531 N 28
Breite der seitlichen Sepalen				.5737* N 28* p.001*	.8440* N 28* p.001*	.3760 N 28	.5418 N 28	.2566 N 28	.3119 N 28	.4825 N 28* p.009*	.5340 N 28* p.003*	.4451 N 28	.2680 N 28
Länge der mittleren Sepalen					.4484 N 28* p.017	.7835* N 28* p.001*	.4259 N 28	.5140* N 28* p.005	.0962 N 28	.3789 N 28* p.047	.7304* N 28* p.001*	.5992* N 28* p.001*	.1155 N 28
Breite der mittleren Sepalen						.2480 N 28	.5814* N 28* p.001*	.1042 N 28	.2628 N 28	.4804* N 28* p.010	.4269 N 28* p.023	.3499 N 28	.0985 N 28
Länge der Petalen							.5474* N 28* p.003	.4658 N 28	.0753 N 28	.4266 N 28* p.024	.6327* N 28* p.001*	.4478 N 28	-.0995 N 28
Breite der Petalen								.4265 N 28* p.024	.3286 N 28	.4070 N 28* p.032	.3961 N 28* p.037	.2994 N 28	.0175 N 28
Spornlänge									.2395 N 28	.1657 N 28	.4110 N 28* p.030	.5004* N 28* p.007	.2270 N 28
Spornbreite										.0925 N 28	.0102 N 28	.1832 N 28	.1642 N 28
Länge des Fruchtknotens											.4495 N 28* p.016	.2356 N 28	.1562 N 28
Lippenlänge												.8524* N 28* p.001*	.4812* N 28* p.010
Lippenbreite													.5507 N 28* p.002*

Tabelle 11

Interkorrelationen (PEARSON'S r) der 14 gemessenen Blütenmerkmale bei 6 Orchis-Arten													
MASCULA, OLBIIENSIS, HISPANICA, PAUCI- FLORA, PROVINCIA- LIS, LAETA	Breite der Braktee	Länge der seitlichen Sepalen	Breite der seitlichen Sepalen	Länge der mittleren Sepalen	Breite der mittleren Sepalen	Länge der Petalen	Breite der Petalen	Spornlänge	Spornbreite	Länge des Frucht- knotens	Lippenlänge	Lippenbreite	Mittellippen- breite
Länge der Braktee	.4258* N 165* p.001*	.3777* N 165* p.001*	.1914 N 165*	.3091* N 163* p.001*	.2811* N 163* p.001*	.2980* N 165* p.001*	.2555* N 165* p.001*	.2758* N 164* p.001*	.0193 N 165	.4620* N 165* p.001*	.2901* N 165* p.001*	.1916* N 165* p.014	.0468 N 165 p.551
Breite der Braktee		.2604* N 165* p.001*	.2258* N 163* p.004	.1966 N 163*	.3436* N 163* p.001*	.1840 N 165*	.2511* N 165* p.001*	.2436* N 164* p.002	.2750* N 165* p.001*	.2812* N 165* p.001*	.1835 N 165*	.1728 N 165* p.026	.0469 N 165 p.549
Länge der seitlichen Sepalen			.6794* N 172* p.001*	.8881* N 169* p.001*	.6243* N 169* p.001*	.7999* N 172* p.001*	.6582* N 172* p.001*	.2746* N 171* p.001*	.1782 N 172*	.3201* N 172* p.001*	.8089* N 172* p.001*	.7448* N 172* p.001*	.2976* N 172* p.001*
Breite der seitli- chen Sepalen				.5605* N 169* p.001*	.8485* N 169* p.001*	.4324* N 172* p.001*	.3787* N 172* p.001*	.3820* N 171* p.001*	.6690 N 172	.1543* N 172 p.043	.6277* N 172* p.001*	.6756* N 172* p.001*	.2989* N 172* p.001*
Länge der mittleren Sepalen					.5773* N 169* p.001*	.8745* N 169* p.001*	.7344* N 169* p.001*	.2606* N 168* p.001*	.2371* N 169* p.002	.3474* N 169* p.001*	.8017* N 169* p.001*	.7014* N 169* p.001*	.2806* N 169* p.001*
Breite der mittleren Sepalen						.3966* N 169* p.001*	.4678* N 169* p.001*	.4127* N 168* p.001*	.0859 N 169	.3198* N 169* p.001*	.6376* N 169* p.001*	.6323* N 169* p.001*	.3237* N 169* p.001*
Länge der Petalen							.7889* N 172* p.001*	.2199* N 171* p.004	.1979* N 172* p.009	.3017* N 172* p.001*	.4425* N 172* p.001*	.5993* N 172* p.001*	.2012* N 172* p.008
Breite der Petalen								.2391* N 171* p.002	.2423* N 172* p.001*	.2935* N 172* p.001*	.5631* N 172* p.001*	.4934* N 172* p.001*	.1574* N 172 p.039
Spornlänge									-.0404 N 171 p.600	.4382* N 171* p.001*	.2716* N 171* p.001*	.3130* N 171* p.001*	.2337* N 171* p.002
Spornbreite										.0039 N 172 p.959	.1617 N 172* p.034	.1902 N 172* p.012	.0622 N 172 p.417
Länge des Frucht- knotens											.3639* N 172* p.001*	.2959* N 172* p.001*	.1728 N 172* p.023
Lippenlänge												.8439* N 172* p.001*	.4308* N 172* p.001*
Lippenbreite													.4624* N 172* p.001*

Tabelle 12

Cluster-Analysen aus 14 numerischen Variablen zu 162 Fällen (Ausschluß aller Fälle mit fehlenden Werten) Verwendung von standardisierten Werten, Ähnlichkeitsmatrix aus euklidischen Distanzen						
1. Hierarchische Fusionsanalyse nach "WARD'S Error Sum of Squares Method"						
Lösung für 6 Cluster:						
MASCULA 1 1222223222	MASCULA 2 333322223123232222	OLBIENSIS 1 14144414444411	OLBIENSIS 3 414111444	HISPANICA 1 141141114	HISPANICA 2 111111414141414141	
PAUCIFLORA 1 512525255555	PAUCIFLORA 2 555455554551555	PROVINCIALIS 1 414411	PROVINCIALIS 2 11141112411411	PROVINCIALIS 3 1121151411411	LAETA 662626611112221222	
Lösung für 2 Cluster:						
MASCULA 1 1222222222	MASCULA 2 222222222122222222	OLBIENSIS 1 11111111111111	OLBIENSIS 3 1111111111	HISPANICA 1 1111111111	HISPANICA 2 111111111111111111	
PAUCIFLORA 1 2122222222212	PAUCIFLORA 2 22122221221222	PROVINCIALIS 1 111111	PROVINCIALIS 2 11111112111111	PROVINCIALIS 3 112112111111	LAETA 22222211112221222	
2. Mode-Analyse, nach der probabilistischen "Mode-Seeking-Method" von WISHART, (erzeugt eine beschränkte Anzahl) von Gruppierungen, die vom Typ der "Natürlichen Klassen" sind)						
Mode complete group 1, KL=3, 41 Dense, 4 Clusters, Enclosure ratio .43, Coef. 334						
MASCULA 1 1212211132	MASCULA 2 122122322212212211	OLBIENSIS 1 11111111111114	OLBIENSIS 3 1111111111	HISPANICA 1 1111111111	HISPANICA 2 211111111111111111	
PAUCIFLORA 1 22222222222222	PAUCIFLORA 2 22212221221422	PROVINCIALIS 1 111111	PROVINCIALIS 2 11111131111113	PROVINCIALIS 3 111133311111	LAETA 444444411414444444	
Mode complete group 2, KL=3, 69 Dense, 5 Clusters, Enclosure ratio .61, Coef. 398						
MASCULA 1 2121112111	MASCULA 2 21121525125221522	OLBIENSIS 1 2222222222223	OLBIENSIS 3 222222222	HISPANICA 1 224422442	HISPANICA 2 522222222222222222	
PAUCIFLORA 1 55555555555555	PAUCIFLORA 2 325255552553355	PROVINCIALIS 1 222222	PROVINCIALIS 2 222222222222222	PROVINCIALIS 3 222222222222	LAETA 33333332223333333	
Mode complete group 3, KL=3, 96 Dense, 3 Clusters, Enclosure ratio .76, Coef. 463						
MASCULA 1 1121222111	MASCULA 2 2222222213222312	OLBIENSIS 1 11111111111111	OLBIENSIS 3 1111111111	HISPANICA 1 1111111111	HISPANICA 2 311111111111111111	
PAUCIFLORA 1 33333333333333	PAUCIFLORA 2 133133331331333	PROVINCIALIS 1 111111	PROVINCIALIS 2 11111111111111	PROVINCIALIS 3 111111111111	LAETA 111111111111111111	
Mode complete group 4, KL=3, 101 Dense, 2 Clusters, Enclosure ratio .80, Coef. 475						
MASCULA 1 1111111111	MASCULA 2 1111111111211211	OLBIENSIS 1 11111111111111	OLBIENSIS 3 1111111111	HISPANICA 1 1111111111	HISPANICA 2 211111111111111111	
PAUCIFLORA 1 22222222222222	PAUCIFLORA 2 122122221221222	PROVINCIALIS 1 111111	PROVINCIALIS 2 11111111111111	PROVINCIALIS 3 111111111111	LAETA 111111111111111111	
Erklärung: Eine Ziffernstelle entspricht einem Individuum. Die Ziffern variieren je nach Anzahl der gebildeten Cluster und benennen den Cluster zu dem das Individuum zugeordnet wurde!						

Zusammenstellung wichtiger unterschiedlicher Merkmale:

Blüten rot, rosa oder weiß:

- Pflanzen kräftig (25–35 cm hoch), grundständige Blätter lang (10–15 cm) und relativ breit (2,5–3,5 cm), Blütenstand gedrunen und dicht (8–12 cm lang, 15–30 Blüten), Sepalen meist zugespitzt. **O. mascula**
- Pflanzen hochwüchsig (30–40 cm), Laubblätter lang und schmal (10–15 cm lang und 1,5–2,0 cm breit), Blütenstand lang (10–15 cm) und lockerblütig (10–20 Blüten), Blütenlippe von der Seite gesehen schafsnasenartig vorgewölbt, seitliche Perigonblätter nicht vollständig zurückgeschlagen, Blüten hellpurpurrot. **O. hispanica**
- Pflanzen klein (10–25 cm), Laubblätter schmal (1,3–2,0 cm), Blütenstand kurz (5–10 cm) und wenigblütig (10–20 Blüten), Sepalen abgestumpft und eirund. **O. olbiensis**

Blüten gelb

- a) Pflanzen mittelgroß (20–30 cm hoch), grundständige Blätter gefleckt, lang und schmal (10–12 cm lang und 1,3–2 cm breit), Blütenstand locker (5–7 cm lang mit 6–12 Blüten), Blüten hellgelb mit roten Saftmalen, Blüte von der Seite gesehen schafsnasenartig gekrümmt, nur auf schwach sauren bis neutralen Böden. **O. provincialis**
- b) Pflanzen niedrig (10–20 cm hoch), grundständige Blätter ungefleckt, kurz (4–7 cm lang und 0,8–1,5 cm breit), Blütenstand kurz und wenigblütig (3–5 cm lang mit 2–8 Blüten), Lippe im zentralen Teil dottergelb mit braunen Saftmalen. Nur auf kalkhaltigen Böden wachsend. **O. pauciflora**
- c) Pflanzen mittelgroß (15–25 cm), grundständige Blätter ungefleckt (6–10 cm lang und 1,5–2 cm breit), Blütenstand locker (4–7 cm lang mit 5–10 Blüten), Sporn extrem lang (2–3 cm), nur im nordöstlichen Algerien und im nordwestlichen Tunesien vorkommend. **O. laeta**

Anmerkung: Die Blattfleckung beim *Orchis mascula*-Aggregat ist kein geeignetes Mittel zur Identifizierung. In Südfrankreich und Nordspanien sind alle drei Sippen mehr oder weniger stark gefleckt. In Nordwestafrika aber ist *Orchis mascula* und *olbiensis* stets ungefleckt, worauf schon DESFONTAINES (1799) im Fall von *Orchis mascula* hinweist.

Danksagung

Herzlichen Dank schulden wir J. van BODEGOM † (Enschede, Holland), A. ESPIÉ & B. RINGOT (Beni Mellal, Marokko), H. & O. KURZE (Böblingen), M. KALTEISEN (Ulm) und G. TAUBENHEIM (Mettmann) für die Überlassung von Standortangaben, P. GÖLZ & H. REINHARD (Zürich) für die Besorgung von *Orchis provincialis*-Material aus Chios und Sizilien, S. KÜNKELE (Gerlingen) und A. & Ch. NIESCHALK (Korbach) für Diskussionsbeiträge und B. & E. WILLING (Berlin) für die Beschaffung schwierig zugänglicher Literatur.

Literatur

- ASCHERSON, P. & GRAEBNER, P.: Orchidaceae in „Synopsis der mitteleuropäischen Flora“, Vol. 3, 612–925, Leipzig 1905–1907.
- BALBIS, J. B.: Miscellanea altera Botanica; Mém. Acad. Scienc., litt. et beaux arts de Turin, Scienc. phys. et math., 2, 199–241, 1806.
- BARLA, J. B.: Flore illustrée de Nice et des Alpes Maritimes, Iconographie des Orchidées; Nice, 1868.
- BATTANDIER, J. A.: Flore de l'Algérie, supplement aux Phanerogames, 84, Paris / Alger, 1910.
- BAUMANN, H.: Zum angeblichen Vorkommen von *Orchis anatolica* Boiss. in Tunesien; Die Orchidee 25, 110–113, 1974.
- BECK von MANNAGETTA, G.: Flora Bosne, Hercegovine i novopazarskog Sandzaka I, Glasnik 15, 185–230, 1903.
- BOISSIER, E.: Flora Orientalis 5, Genève, 1884.
- BRAUN-BLANQUET, J. & WILCZEK, E.: Contribution à la connaissance de la Flore Marocaine; Bull. Soc. Bot. Hist. Afrique du Nord, 14, 212–214, 1923.
- BRIQUET, J.: Prodrome de la Flore Corse 1, Genève et Bâle, 1910.
- CAMUS, E. G. & A.: Iconographie des Orchidées d'Europe et du Bassin Méditerranéen, Paris, 1921–1928.
- CHABERT, M. A.: Note sur les orchis provincialis Balbis et pauciflora Ten. du Cap Corse; Bull. Soc. Bot. France 28, LIII–LV, 1881.
- CONRAD, M.: L'orchis provincialis Balbis forma rubra Chabert; L'Orchidophile 23, 691–692, 1976.
- CORTESI, F.: Studii critici sulle orchidacee Romane. I. Le specie del genere orchis; Ann. Bot. (Roma) 1, 143–197, 1903.
- CUÉNOD, A.: Flore analytique et synoptique de la Tunisie, Tunis, 1954.
- D'AFRICA, G.: Revisione delle Orchidacee Siciliane dubbie o d'incerta posizione; Lav. Ist. Bot. Giard. Colon. Palermo XII, 97–172, 1944.

- DANESCH, O. & E. EHRENDORFER, F. & K.: Hybriden und hybridogene Sippen aus *Ophrys bertolonii* und *O. atrata* (Orchidaceae); *Plant. Syst. Evol.* **124**, 79–123, 1975.
- DEL PRETE, C.: Contributi alla conoscenza delle Orchidaceae d'Italia. I. Riperti nuovi o rari per le Alpi Apuane; *Atti Soc. Toscana Sci. Nat. (Pisa) Memorie Ser. 8*, **83**, 75–84, 1977.
- DESFONTAINES, R.: *Flora atlantica*, II, Paris, 1799.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.: Biostatistische Untersuchungen an europäischen Orchideen; *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **83**, 93–105, 1973.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.: Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertolonii*formis *O.* & E. Danesch; *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **85**, 31–56, 1975.
- GRENIER, M. Ch.: Recherches sur quelques Orchidées des environs de Toulon, 5–14, 1859.
- GSELL, R.: Über *Orchis mascula* L.; *Boissiera* **7**, 333–345, 1943.
- HAUTZINGER, L.: Nomenclatorische und systematische Beiträge zur Familie der Orchidaceae; *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien*, **115**, 40–54, 1976.
- HAYEK, A. v.: Zur Kenntnis der Orchideenflora von Dalmatien und Tunis; *Oesterr. Bot. Zeitschrift* **63**, 493–495, 1913.
- JAHANDIEZ, E. & MAIRE, R.: *Catalogue des plantes du Maroc*, **1**, 151, 1931.
- KELLER, G. & SCHLECHTER, R.: Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. Fedde Repert. Sonderbeiheft, Bd. **1**, 1928.
- KELLER, G., SCHLECHTER, R. & SOÓ, R. v.: *Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes*; Fedde Repert. Sonderbeiheft 1930–1940.
- KOCH, W. D. J.: *Synopsis der Deutschen und Schweizer Flora*, 685, Frankfurt, 1838.
- LANDWEHR, J.: *Orchis mascula* L. var. *speciosa* (Host) Koch, *Jhrber. Naturw. Ver. Wuppertal*, **25**, 107–108, 1972.
- LINNÉ, C.: *Flora Suecica, exhibens Plantas per Regium Sueciae crescentes, Editio secunda*, 309–319, Stockholmiae, 1755.
- LINNÉ, C.: *Systema Vegetabilium secundum Classes Ordines Genera Species, Editio decima quarta*, 807–813, Gottingae 1784.
- MAIRE, R.: Contributions à l'étude de la Flore de l'Afrique du Nord, fasc. 17; *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, **22**, 66, 1931.
- MAIRE, R.: Contributions à l'étude de la Flore de l'Afrique du Nord, fasc. 23; *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, **26**, 229, 1935.
- MAIRE, R.: Flore d'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Cyrenaïque et Sahara); *Orchidaceae*, 231–374, Paris, 1959.
- MEUSEL, H., JÄGER, E. & WEINERT, E.: *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora*, Jena, 1965.
- MOGGRIDGE, J. T.: *Contributions to the Flora of Mentone*, London, 1871.
- NIESCHALK, A. & Ch.: *Orchis hispanica* spec. nov. – eine bisher nicht bekannte Art der europäischen Flora; *Die Orchidee* **21**, 301–311, 1970.
- NIESCHALK, A. & Ch.: Beiträge zu einigen Arten der Gattung *Orchis* in Spanien; *Jhrber. Naturw. Ver. Wuppertal* **25**, 114–121, 1972.
- NIESCHALK, A. & Ch.: Einige weitere Mitteilungen zur Kenntnis der Orchideenflora in Spanien; *Die Orchidee* **29**, 78–86, 1978.
- NIE, N., HUU, H. JENKINS, J., STEINBRENNER, K. & BENT, D.: SPSS, *Statistical Package for the Social Sciences*, 2nd Edition, New York, Mc. Grav Hill, 1975.
- QUEZEL, P. & SANTA, S. *Nouvelle Flore de l'Algérie*, 224–238, Paris, 1962.
- REICHENBACH, H. G. fil.: *Flora Germanica exkursoria*, Bd. **13**: Die Orchideen, Leipzig, 1851.
- RIVAS GODAY, S. & RODRIGUEZ, B.: *Estudios sobre la Vegetacion y Flora de la comarca Despenaperros – Santa Elena*; *Ann. Jard. Bot. Madrid*, **VI**, 93–215, 1945.
- RUPPERT, J.: Beiträge zur Kenntnis italienischer Orchideen; *Fedde Repert*, **31**, 369–387, 1933.
- SAUVAGE, Ch.: *Flore des Subérais Marocaines*; *Trav. de l'institut Scient. Chérifien*, Rabat, 1961.
- SCHÄFER, J. B.: Beschreibung und Benutzeranleitung des Wishartschen Clusteranalyse-Pakets. Hrsg. Gesellschaft für Strahlen und Umweltforschung mbH, München, Institut für Medizinische Datenverarbeitung, *CSF-Bericht Md.* **97**, 1974.
- SCHÄFER, P. A.: *Orchis mascula* in Westeuropa und Nordafrika; *Jhrber. Naturw. Ver. Wuppertal* **25**, 109–113, 1972.
- SCHWARZ, O.: Beiträge zur Nomenklatur und Systematik der mitteleuropäischen Flora; *Mitt. Thüring. Bot. Ges.* **1(1)**, 82–119, 1949.

- STEINHAUSEN, D. & LANGER, K.: Clusteranalyse. Einführung in Methoden und Verfahren der automatischen Klassifikation. Berlin, New York: de Gruyter, 1977.
- STEINHEIL, Ad.: Flore de Barbarie; Annal. Scienc. Nat. Bot. sec. Série, Tome IX, 209, Paris 1838.
- STRAKA, H.: Einführung in die Phytologie, III, 2, Arealkunde, Floristisch-historische Geobotanik von H. WALTER, 2. Aufl. Ulmer Verlag Stuttgart, 1970.
- TENORE, M.: Prodrómo della Flora Napolitana, LII, Napoli, 1811.
- TESCHNER, W.: Nordafrikanische Sippen und Bastarde der Orchis patens-spitzelii-Gruppe; Die Orchidee **25**, 64–69, 1974.
- SOÓ, R. v.: Die Arten und Unterarten der Gattung Orchis s. str.; Jhrber. Naturw. Ver. Wuppertal **25**, 37–48, 1972.
- WARD, J.: Journal Amer. Stat. Ass. **58**, 236, 1963.
- WISHART, D.: Nature **221**, 97, 1969.
- WISHART, D.: Numerical Taxonomy, Academic Press, London, 282, 1969.

Dr. Helmut Baumann, Beethovenstraße 45, D-7030 Böblingen.

Dr. Volker Hoffmann, Institut für Agrarsoziologie, Universität Hohenheim, Postfach 106, D-7000 Stuttgart 70.

Ophrys „arachnitiformis“

Ergebnisse einer statistischen Durchmusterung

Das Konglomerat dessen, was heute allgemein als *O. arachnitiformis* bezeichnet wird, erweist sich als überaus heterogen und uneinheitlich; die verschiedenen geographischen Segmente weisen z. T. große gegenseitige Unterschiede auf, was auf verschiedene Genesen zurückzuführen sein dürfte. Gemeinsam ist allerdings allen diesen Segmenten, daß sie – in sehr unterschiedlicher Weise – aus lokalen *O. sphecodes* abgeleitet werden können.

1. Farbvarianten der lokalen *O. sphecodes*

Die frühblühenden *O. „arachnitiformis“* aus Katalonien, Südfrankreich und von der westlichen italienischen Riviera erweisen sich lediglich als Farbvarianten der den gleichen Raum besiedelnden *O. sphecodes* ssp. *sphcodes*: Außer dem blumenblattartig gefärbten Perigon unterscheidet diese „arachnitiformis“ kein einziges weiteres Merkmal signifikant von *O. sphecodes*. Beiläufig: Das Typusexemplar für *O. arachnitiformis* Gren. & Phil. stellt diese arachnitiforme Variation zu *O. sphecodes* dar! Im Raum Sizilien–Kalabrien treffen wir die gleiche Situation: Die dortige *O. sphecodes* ssp. *sicula* erweist sich als polychrome Sippe mit Populationen von unterschiedlichen Anteilen der Individuen mit grünem bzw. blumenblattartigem Perigon.

2. Eigenständige *O. „arachnitiformis“* ohne Hybrideinflüsse

Eine solche Sippe ist aus Südfrankreich mit später Blütezeit bekannt: In der Umgebung von Arles, bei Fréjus, bei Bagnols-en-Forêt und anderswo steht sie etwa anfangs Mai in Hochblüte. Tests, die allfällige Hybrideinflüsse von *O. holosericea* oder *O. bertolonii* nachweisen könnten, verliefen eindeutig negativ. Diese Sippe ist hingegen bereits durch einen deutlichen Hiatus – nicht nur in der Blütezeit – von *O. sphecodes* abgesetzt; es handelt sich nicht einfach um eine Farbvariante hiervon.

Ähnlich ist die Situation bei einer *O. „arachnitiformis“* in Zentralspanien. Auch hier erweisen sich gut abgesetzte „arachnitiformis“ als frei von Hybrideinflüssen von statistischer Relevanz.

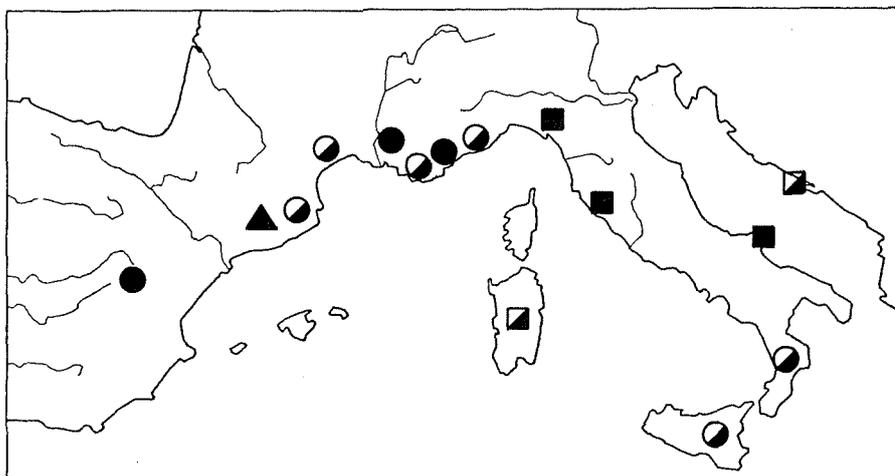
3. *O. „arachnitiformis“* mit unklarer Genese

Zu dieser Kategorie haben wir die als *O. morisii* bekannten Pflanzen – Endemiten Sardiens – zu zählen. Sie stehen *O. sphecodes* ssp. *sphcodes* in mancher Hinsicht recht nahe, weisen aber doch beachtliche Sippendifferenzen dazu auf. Hybrideinflüsse etwa von *O. holosericea* und/oder *O. exaltata* (oder einer ähnlichen Urform) sind statistisch nicht zwingend festzustellen, können aber auch nicht ausgeschlossen werden.

Die dalmatinische *O. „arachnitiformis“* weicht auch recht deutlich nachweisbar von *O. sphecodes* ab, vor allem im Bereich der qualitativen Merkmale; ein Hybrideinfluß von anderen Arten (wir haben *O. holosericea*, *cornuta*, *apulica* und *biscutella* getestet) ist nicht ganz auszuschließen, kann aber auch nicht als sehr wahrscheinlich bezeichnet werden.

4. Hybrid beeinflusste *O. „arachnitiformis“*

An erster Stelle ist hier die überaus vielgestaltige Sippe aus den südlichen Ligurien und aus der Toscana zu erwähnen, die – nebst *O. sphecodes* – mit großer Wahrscheinlichkeit



- *O. sphecodes* ssp. *sphecodes* mit arachnitiformen Variationen: Katalonien, Côte d'Azur, Riviera di Ponente
- ◐ *O. sphecodes* ssp. *sicula* mit arachnitiformen Variationen: Sizilien, Kalabrien
- Eigenständige „arachnitiformis“-Sippen: Neukastilien, Bouches-du-Rhône, Var
- Wahrscheinlich introgressiv beeinflusste „arachnitiformis“-Sippen: Riviera di Levante, Toscana, Monte Gargano
- ◑ Lokale eigenständige Populationen aus dem *O. sphecodes*-„arachnitiformis“-Komplex mit fraglicher Genese: Sardinien, Dalmatien
- ▲ *Ophrys catalaunica*: Katalonien

auch *O. holosericea* und *O. exaltata* „enthält“. Die meisten ihrer quantitativen Merkmale liegen intermediär, und auch die qualitativen Merkmale überstreichen den ganzen Bereich zwischen *O. sphecodes* und *O. holosericea* bzw. *exaltata*.

Auch die vom Monte Gargano bekannte „arachnitiformis“-Sippe weist einen Merkmalskomplex auf, der deutlich von *O. sphecodes* und von einer noch nicht definitiv identifizierten Sippe aus dem *O. holosericea*-Aggregat beeinflusst erscheint.

5. *O. catalaunica*

Die von O. & E. Danesch aufgestellte Species aus dem Nordosten Spaniens erweist sich (wie die DANESCHSche Hypothese beinhaltet) als hybridogen. Allerdings dürfte nicht, wie ursprünglich vermutet, *O. bertolonii* (nebst arachnitiformer Variation von *O. sphecodes*) beteiligt gewesen sein, sondern *O. bertoloniiformis*. Die u. E. nicht stichhaltige Meldung von *O. bertoloniiformis* für das Gebiet Kataloniens dürfte darauf beruhen, daß einzelne *catalaunica*-Exemplare einen qualitativ zu *O. bertoloniiformis* sehr ähnlichen Aspekt bieten. Eigentliche *O. bertoloniiformis* konnten weder wir noch andere Forscher in den letzten Jahren in diesem Raum auffinden.

Peter Gözl, Trottenwiesenstraße 25, CH-8404 Winterthur.

Hans R. Reinhard, Probsteistraße 77, CH-8051 Zürich.

Sippendifferenzierung und Bestäubung bei *Himantoglossum* Koch

Summary: Differentiation of Taxa and Pollination in *Himantoglossum* Koch

Himantoglossum adriaticum Baumann 1978 which was discovered in Istra (Jugoslavia) and Italy, *H. calcaratum* (Beck) Beck, and the remaining plants from the Balkan Peninsula and the north-western part of Turkey (*H. caprinum* s. l.) form a group of closely related taxa which may perhaps be called *caprinum* aggregatum. Within this group, *H. adriaticum* and *H. calcaratum* mainly differ in the size of their blossoms, whereas *H. calcaratum* and *H. caprinum* s. l. seem to be connected by sliding transitions. The whole group is clearly distinct from the western *H. hircinum* and probably also from the eastern *H. affine*. – The main pollinators are bigger *Andrena* species in *H. hircinum* and honey-bees in *H. calcaratum*. Both taxa are frequently visited by their pollinators, whereas *H. adriaticum* in Istra is only seldom pollinated by small *Colletes* and *Andrena* species.

I. Sippendifferenzierung

Neuere Arbeiten zur Taxonomie von *Himantoglossum* Koch zeigen, daß innerhalb dieser Gattung mindestens sechs allopatrische Sippen zu unterscheiden sind (vgl. NELSON 1968, SUNDERMANN 1973, BAUMANN 1978). Da ihr taxonomischer Rang nicht einheitlich beurteilt wird, sollen sie – ohne daß damit bereits eine Wertung verbunden ist – zunächst mit ihren Artnamen, später aber überwiegend nur mit ihren Epitheta bezeichnet werden: *H. hircinum* (L.) Koch, *H. adriaticum* Baumann, *H. calcaratum* (Beck) Beck, *H. caprinum* (M. Bieb.) Sprengel, *H. affine* (Boiss.) Schlechter (incl. *H. bolleanum* [Siehe] Schlechter), *H. formosum* (Stev.) C. Koch. Im folgenden Text werden für diese Namen z. T. Abkürzungen verwendet (in Anlehnung an EHRENDORFER 1973).

Drei dieser Sippen (*hirc.*, *adr.*, *calc.*) konnte ich während einer Reihe von Jahren an mehreren Fundorten beobachten; als Treibhauspflanzen lernte ich *affine* (aus der Türkei) und der Sippe *caprinum* nahestehende Formen (aus Nordgriechenland und der Türkei) sowie ein schwer zu beurteilendes Exemplar vom Lovćen (Bucht von Kotor, Jugoslawien) kennen, so daß ich mehrere Sippen miteinander vergleichen konnte. Außerdem führte ich Beobachtungen über die Bestäubung der drei zuerst genannten Sippen durch, und zwar in der Nord- und Südeifel (1977, 1978; *hirc.*), in Istrien (1977, 1978; *adr.*) sowie in Bosnien und Serbien, besonders in der Umgebung von Priboj (1978; *calc.*). Durch die wiederholte Beschäftigung mit der istrischen Sippe, die ich seit 1971 kenne (vgl. TAUBENHEIM 1972, S. 210), gelangte ich zu der Überzeugung, daß diese nicht zum westlichen *hirc.* gehört (vgl. ROBATSCH 1978, S. 332). 1978 wurde sie von BAUMANN als *H. adriaticum* beschrieben, der nachwies, daß ihre Verbreitung sich auch über große Teile Italiens und andererseits mindestens noch bis Niederösterreich erstreckt.

In den teilweise einander widersprechenden Angaben verschiedener Autoren zur Abgrenzung der Sippen spielt die Spornlänge, für die z. T. unzutreffende Werte angegeben wurden, eine wichtige Rolle. Deshalb sei hier bemerkt, daß der Spornlänge auf Grund der Wachstumsverhältnisse in der Knospe keine allzu große Bedeutung beigemessen werden darf. Jedenfalls sollte sie nicht ausschließlich als absolute Größe gesehen werden. Die junge Spornanlage ist unverhältnismäßig klein, sie wächst also bis zum Aufblühen schneller als die übrigen Blütenteile (positiv allometrisch). Jede evolutionäre Änderung der Blütengröße führt daher zwangsläufig zu neuen Proportionen zwischen Blüte und Sporn, ganz abgesehen von der Möglichkeit, daß sich im Lauf der Evolution auch diese Wachstumsgradienten selbst verändern können.

Obwohl für alle Sippen ausführliche, wenn auch nicht immer eindeutige Beschreibungen vorliegen, müssen dennoch einige Einzelheiten erwähnt werden, weil die Abgrenzungsschwierigkeiten m. E. nicht dort liegen, wo sie gewöhnlich gesehen wurden. Innerhalb

der Gattung ist *H. formosum* sicher die selbständigste Art. Die übrigen Sippen sind geographisch und morphologisch weniger gut voneinander abgegrenzt, doch lassen sich *affine* und – entgegen der üblichen Auffassung – auch *hircinum* eindeutig von den restlichen Sippen abtrennen. Diese stehen einander sehr nahe und können als adriatisch-balkanischer Komplex (evtl. auch als *caprinum*-Aggregat; s.w.u.) bezeichnet werden. Diesem Komplex, der im Osten bis nach Kleinasien reicht, nähert sich *hirc.* vor allem in einigen Blütenmerkmalen, *aff.* dagegen stärker im Habitus, obwohl auch bei *aff.* Lippenformen vorkommen, die an die übrigen Sippen erinnern (vgl. SUNDERMANN 1973, S. 369). *H. aff.* wird auch von SUNDERMANN (1973, 1975), der nur drei *Himant.*-Spezies annimmt, als Art anerkannt. – *H. hirc.* kann nicht, wie SCHLECHTER (1928, S. 143) meint, durch die Drehung des Mittellappens der Lippe von den übrigen Sippen abgegrenzt werden. Dieser Unterschied ist relativ, da der Mittellappen auch bei *hirc.* oft nur wenig gedreht ist (z. B. bei vielen Pflanzen in der Eifel) und andererseits bei den östlichen Sippen (außer *formosum*) meist eine bis mehrere Windungen besitzt. Trotzdem ist *hirc.* eindeutig charakterisiert (vgl. BAUMANN 1978), in erster Linie durch den sehr starken und unangenehmen, wenn auch nur entfernt an Ziegenböcke erinnernden Geruch, der in Verbindung mit einer bestimmten Kombination morphologischer Merkmale auftritt:

Pflanze kräftig und gedrunken, meist nur 30–50 cm, selten bis 68 cm hoch; basale Laubblätter relativ breit, meist eine deutliche Rosette bildend; Infloreszenz reich- und dichtblütig, die Lippenmittellappen schlaff herabhängend bis leicht abgespreizt, 4–5 cm lang, ziemlich breit und an der Spitze eingekerbt oder wenig eingeschnitten; Grün- und Brauntöne im Blütenbereich vorherrschend, Rotfärbung meist auf Zeichnung der Helminnenseite und Haarbüschel der Lippenplatte beschränkt; Sepalen nicht verklebt, der Helm sich im Lauf der Anthese oft weit öffnend; Sporn 4,0 bis 4,5 mm lang (Messung an der Oberkante), relativ dick, mit weitem Eingang.

Sieht man von *H. formosum* ab, so bilden *hirc.* und *aff.* die „Eckpfeiler“, zwischen denen der adriatisch-balkanische Sippenkomplex liegt. Dieser ist durch den Besitz folgender gemeinsamer Merkmale gekennzeichnet: „Bocksgeruch“ fehlend; basale Laubblätter relativ schmal und spitz, keine ausgeprägte Rosette bildend; Pflanze mit lockerblütiger Infloreszenz; Lippenmittellappen stark von der Achse abgespreizt (oft fast geradlinig und parallel zueinander), schmal, meist tief gespalten; Sepalen und Petalen ± verklebt, der Helm sich nur selten öffnend; rote Farbtöne im Blütenbereich vorherrschend, nur der Mittellappen der Lippe ± bräunlich bzw. rotbraun. – Im einzelnen können die Sippen wie folgt charakterisiert werden:

1. *adriaticum*: Diese Sippe ist von BAUMANN (1978) eingehend beschrieben und mit *hirc.* verglichen worden. Es sollen daher lediglich einige Punkte hervorgehoben bzw. ergänzt werden, denen meine Beobachtungen in Istrien zugrunde liegen. – Pflanze schlank, niedrig bis sehr hoch, unter günstigen Bedingungen viel höher als *hirc.* (bis 90 cm, selten bis 110 cm); Infloreszenz locker, arm- bis reichblütig, bis 57 cm lang, mit bis zu 55 (62) Blüten, diese ± rot gefärbt, aber Helmoberseite auch bei kräftig gefärbten Exemplaren auffallend hell (weißlich, ± rot überlaufen); Lippenmittellappen z. T. länger als bei *hirc.* (bis 65 mm); Blütenduft schwächer als bei *hirc.*, von wechselnder Intensität, süßlich und angenehm, etwas an *Orchis fragrans* und *Ligustrum vulgare* erinnernd; Sepalhelm kurz und rund, nahezu kugelig; Narbenhöhle und Sporneingang sehr eng, Sporn (Oberkante) 2,5–3,5 mm lang, kürzer, dünner und stärker nach unten gekrümmt als bei *hirc.* (*adr.* hat innerhalb der Gattung den kleinsten Blütenhelm und den kürzesten Sporn).

2. *calcaratum*: Pflanze bis 92 cm hoch, meist etwas kräftiger und gedrungener als *adr.*, aber viel lockerblütiger als *hirc.*; Infloreszenz bis 39 (46) cm lang; der weit abstehende Mittellappen der Lippe tief gespalten, länger als bei *adr.*; Blütenfarbe ähnlich *adr.*, z. T. noch kräftiger rot; Sepalhelm außen ebenfalls hell gefärbt, rundlich wie bei *adr.* oder etwas länglich, sehr groß; Sporn 8–12 mm lang, gerade oder nach unten gekrümmt, mit ± weitem Eingang; Blütenduft ähnlich *adriaticum*.

3. Den Sippen *calcaratum* und *caprinum* nahestehende Pflanzen (südliche Balkanhalbinsel und Türkei); SUNDERMANN (1973, S. 371) bezeichnet die Sippe, die „sich geographisch an das Areal von *calcaratum* besonders nach Süden und Osten hin“ anschließt, als *H. hircinum* ssp. *caprinum*. Ob

sie mit *H. caprinum* (M. Bieb.) Sprengel, das SCHLECHTER (1928) als eine endemische Art der Krim betrachtete, identisch ist, muß hier offen bleiben (vgl. BAUMANN 1978, S. 167–171); sie dürfte ihm aber mindestens recht nahe stehen. Der Name *caprinum* kann daher für diese Pflanzen nur mit Vorbehalt verwendet werden. Diese Sippe ist zweifellos durch Übergänge mit *calc.* verbunden und nicht eindeutig von diesem zu trennen. Beispielsweise werden Pflanzen von Ohrid (Südjugoslawien) von BACON (1972) zu *capr.*, von LANDWEHR (1977, S. 348) zu *calc.* gestellt. Die mir bekanntgewordenen *caprinum*-ähnlichen Pflanzen schließen sich eng an *calc.* an, besitzen aber einen kürzeren Sporn und (auch im Gegensatz zu *adr.*) einen länglichen, relativ flach gewölbten Sepalhelm sowie eine abweichende Blütenfarbe (Rotfärbung von geringer Ausdehnung, aber dunkel und kräftig, besonders auf den Seitenlappen der Lippe; Helm außen grünlich). – Hierher gehört sicher auch die bereits erwähnte Pflanze vom Lovćen (vgl. SUNDERMANN 1973, S. 372). Sie ist lockerblütig und schließt sich trotz überwiegend grün gefärbter Blüten an *calc.* an, ohne zu *hirc.* zu vermitteln.

Die angeführten Beispiele zeigen, daß die Pflanzen des größten Teiles der Balkanhalbinsel und der nordwestlichen Türkei noch unzureichend erforscht sind. Gut definiert und deutlich voneinander verschieden sind lediglich das nur den Nordwesten (Istrien) erreichende *adriaticum* und das auf ein relativ kleines Areal in Zentral- und Südjugoslawien beschränkte *calcaratum* s. str. Die übrigen, von NELSON (1968, Arealkarte 8) als *H. hircinum* var. *caprinum* zusammengefaßten Pflanzen sind möglicherweise ein heterogenes Gemisch, dessen Teilpopulationen sich aber durchweg an *calc.*, nicht an *hirc.* anschließen. Es dürfte kaum möglich sein, sie als Art(en) von *calc.* abzutrennen. Dabei ist zu bedenken, daß *caprinum* der älteste Name innerhalb dieses großen Komplexes ist, daß aber die für eine endgültige Klärung dieser Fragen benötigte Sippe *caprinum* s. str. nicht untersucht werden kann (vgl. BAUMANN 1978).

BAUMANN begnügt sich bei der Abgrenzung von *adr.* und *calc.* mit einem Hinweis auf die unterschiedlichen Blütendimensionen. Trotz dieser eindrucksvollen Verschiedenheit scheint es mir, daß auch *adr.* dem typischen *calc.* sehr nahe steht, wenn auch in anderer Weise, als dies für den Verwandtschaftskreis von *capr.* gilt. *H. calc.* wirkt insgesamt wie eine Riesenform von *H. adr.*, die zwar im Habitus etwas gestauchter ist, aber in einer Reihe von Merkmalen (Blütengröße, Spornlänge, Länge des Lippenmittellappens und seines Spalts, oft auch in der Intensität der Rotfärbung) *adr.* weit übertrifft. Umgekehrt könnte *adr.* – abgesehen von seinem teilweise sehr hohen und schlanken Wuchs – als „Miniaturausgabe“ von *calc.* bezeichnet werden. Beide Aussagen sind nur als Vergleich, nicht als Versuch einer phylogenetischen Ableitung zu verstehen. Eher könnte man sich vorstellen, daß beide Sippen aus einer morphologisch intermediären Stammform durch Vergrößerung bzw. Verkleinerung der Blüten entstanden sind. Daß beide aber nahe miteinander verwandt sind, obwohl sie sich in den absoluten Maßen diametral gegenüberstehen, wird nicht nur durch qualitative Ähnlichkeiten, sondern auch durch Unterschiede in den Blütenproportionen deutlich. Diese entsprechen nämlich den Änderungen, die bei einer Vergrößerung bzw. Verkleinerung der Blüten auf Grund von Wachstumsallometrien (s.w.o.) zu erwarten wären. Das gilt besonders für den unproportional kleinen (bei *adr.*) bzw. großen (bei *calc.*) Sporn, in etwas geringerem Maße auch für die Länge des Lippenmittellappens und seines Spaltes.

Im Anschluß an diese Sippenübersicht ist noch auf eine Besonderheit der Lippenbehaarung bei *Himant.* (mindestens bei *hirc.*, *adr.*, *calc.*) hinzuweisen. Die roten Haarbüschel sind keine isolierten Gebilde, sondern die gesamte Lippe (außer den Seitenlappen und dem Mittellappen) ist büstenartig mit Haaren besetzt. Diese sind weiß und von den erwähnten roten Büscheln durchsetzt, welche die übrige Oberfläche nur scheinbar überragen. Auch die *caprinum*-ähnlichen Pflanzen besitzen eine solche Behaarung, doch sind bei ihnen die roten Flecken wenigstens z.T. ausgedehnter und nicht scharf begrenzt. Bei *hirc.* ist die Behaarung relativ kurz und dünn, bei *adr.* und *calc.* länger und dichter. – An der Lippenbasis (bei allen beobachteten Sippen) befindet

sich eine grubenartige, ebenfalls mit Haaren besetzte Vertiefung, die in den Sporn hineinreicht. An dieser Stelle greift die Behaarung auf den ganzen Sporneingang – bis hinauf zum unteren Narbenrand – über, setzt sich aber nur wenig nach innen fort.

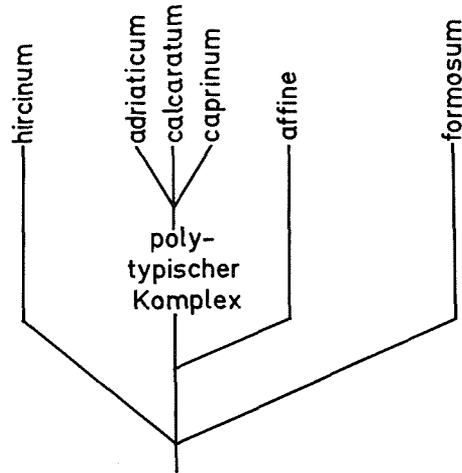


Abb. 1: Mutmaßliche Verwandtschaftsbeziehungen der *Himantoglossum*-Sippen

Es soll nun versucht werden, die mutmaßlichen Verwandtschaftsbeziehungen der Sippen unter Berücksichtigung der von NELSON (1968, S. 52–54) aufgestellten Hypothese zu erörtern. Gegen die von ihm angenommene Sippenentstehung durch eine von *calcaratum* ausgehende zentrifugale Merkmalsreduktion sprechen mehrere Argumente: 1) Eine rezente Form kann stets nur mit Vorbehalt als Ahnenform oder als Modell für eine solche angesehen werden. 2) Weder *adr.* noch die sich an *calc.* anschließenden Formen *caprinum* im Sinn NELSONs vermitteln zwischen *calc.* s. str. und *hircinum*. Das gilt besonders für *adr.*, das trotz seiner geographischen Zwischenstellung in den meisten Merkmalen zu *calc.* paßt, aber in bezug auf Blütengröße und Spornlänge – im Sinn der NELSONschen Hypothese – bereits „jenseits“ von *hirc.* stehen müßte. 3) *H. hirc.* besitzt eine durchaus eigenständige Kombination von Merkmalen, die größtenteils nicht als abgeschwächte *calcaratum*-Merkmale aufgefaßt werden können. – Demnach ist es wahrscheinlich, daß alle rezenten Sippen von einer unbekannteren Ahnenform abstammen, aus der frühzeitig drei bzw. vier Entwicklungslinien hervorgegangen sind. In dem beigefügten hypothetischen Abstammungsschema (Abb. 1) ist *caprinum* ein Sammelname, der alle östlichen Pflanzen (außer *formosum*) umfaßt, die nicht zu *adr.*, *calc.* oder *aff.* gehören. Möglicherweise handelt es sich hierbei um eine polytypische Art, zu der auch *calcaratum* gehört.

In diesem Zusammenhang wäre es wichtig festzustellen, ob *calc.* auch mit *adr.* durch Zwischenformen verbunden ist. Westlich der Drina habe ich *calc.* nur noch am Jabuka-Sattel und bei Mesici gefunden. In dem großen Gebiet, das zwischen diesen Fundorten und Istrien liegt, blieb meine Suche nach *Himant.* bisher erfolglos. Selbst an den von A. v. DEGEN (1936, S. 654) angegebenen Fundorten, die sich nach Osten hin an das istrische Teilareal von *adr.* anschließen, konnte ich die Pflanzen nicht finden.

Bis jetzt scheinen *H. hirc.*, *H. adr.*, *H. aff.* und *H. formosum* gut definierte Arten zu sein. Die restlichen Sippen (einschl. *calc.*) können provisorisch als *H. caprinum* s. l. bezeichnet werden. Von diesem noch unzureichend bekannten Rassenkreis ist *H. hirc.* sehr deutlich, *H. aff.* vielleicht nicht ganz so scharf abgegrenzt. *H. adr.* ist zwar eindeutig

definiert und besonders gut von *H. hirc.* unterschieden, von *calc.* dagegen hauptsächlich durch quantitative Merkmalsdifferenzen abzutrennen. Der adriatisch-balkanische Komplex (*caprinum* s. l. und *adriaticum*) scheint daher aus engverwandten Sippen zu bestehen, die möglicherweise zu einem Aggregat vereinigt werden können.

II. Bestäubung

A. Allgemeines

Nach einer von VOGEL (1976, S. 138) zitierten Äußerung ZIEGENSPECKs (1936) wurde im Sporn von *Himantoglossum* (*Loroglossum*) *hircinum* kein Saft gefunden. Unter Berufung auf diese Angabe stellt VOGEL – wenn auch nicht expressis verbis – *Himant.* zu den Täuschblumen. Nach meinen Beobachtungen an *hirc.*, *adr.* und *calc.* sind die *Himant.*-Arten jedoch Saftblumen, wenn auch mit geringer Nektarproduktion. Bei den erwähnten Sippen (wahrscheinlich auch bei den übrigen) ist die Spornwand an ihrer Unterseite verdickt und wird dort von einer Längsrinne durchzogen, die fast bis zum Ende des Sporns reicht. Sie stellt die Fortsetzung der in Teil I erwähnten Lippenfurche dar und ist von chlorophyllhaltigem Gewebe umgeben, während der größte Teil des Sporns weißlich gefärbt ist. Die grünen Bezirke der Spornunterseite, die offenbar einen erhöhten Turgor aufweisen, enthalten Traubenzucker. Wird der Sporn halbiert, quillt meistens aus diesen Geweben zuckerhaltiger Saft. Aber auch die Prüfung des unverletzten Sporns mit Glukotest-Papier ergibt bei der Mehrzahl der Blüten eine positive Reaktion.

Der Glucosenachweis erfolgte in der Rinne oder im Sporngrund, oft auch an beiden Stellen zugleich. An von oben geöffneten Spornen waren diese Partien oft als feucht zu erkennen. Diese spontane Saftausscheidung ist besonders in jungen, frischen Blüten zu beobachten. Aber auch bei Blüten, in denen mit einer Lupe keine Feuchtigkeit zu sehen war, färbte sich das Papier öfter grün. Der Saft scheint also auch durch leichten Druck oder geringfügige Verletzungen auszutreten.

Spontane Autogamie ist bei *Himant.* nicht möglich. Die Narbe ist so weit nach innen verlagert, daß sie von den eigenen Pollinien nicht erreicht werden kann. Außerdem sind (im Gegensatz zu *Barlia*; vgl. TESCHNER 1976/77) die Frenicula kurz und gedrunken, so daß die Pollinien, wenn sie herunterhingen (was nie beobachtet wurde), kaum durch Pendelbewegungen an die Narbe gelangen könnten. Künstliche Selbstbestäubung, die ich bei mehreren Blüten von *adr.* durchführte (Mai 1978, Kontrolle Juli 1978) war erfolgreich und lieferte überwiegend normal entwickelte Samen. Danach ist anzunehmen, daß *Himant.* uneingeschränkt selbstfertil ist. – Bei *hirc.* fand ich zweimal induzierte Autogamie, bei der jeweils nur ein *Pollinium* herausgerissen und gegen die Narbe gedrückt worden war. Dabei konnte einmal der Verursacher, ein großes *Andrena*-♀, direkt beobachtet werden.

Wie bei *Barlia* übertragen die Bestäuber auch bei *Himant.* fast ausschließlich Massulae, nur ausnahmsweise ganze Pollinienpaare (einmal bei *hirc.*) oder abgerissene einzelne Pollinien (zweimal bei *hirc.*). – Bei *calc.* und *hirc.* sah ich öfter Blüten, in denen die Bestäuber nicht die Pollinien, sondern nur die Klebscheiben und die Frenicula etwas herausgezogen hatten.

Die Riemenzungen locken außer den Pollinatoren (Bienen der Gattungen *Andrena*, *Colletes*, *Apis*, evtl. auch *Osmia* und *Bombus*) zahlreiche Insekten an, die als Bestäuber nicht in Frage kommen. Diese Tiere sitzen oft lange auf den Blüten, kriechen auf ihnen umher oder umschwärmen sie. Von Ausnahmen abgesehen, versuchen sie nicht, in den Blüten Nahrung aufzunehmen. Es handelt sich um Vertreter folgender Insektenordnungen: *Heteroptera*, *Coleoptera* (besonders kleine Cerambyciden, z. T. in copula), *Hymenoptera* (s. w. u.), *Diptera*, *Lepidoptera* (drei Arten an *hirc.*, eine Hesperiden-Art an *calc.*).

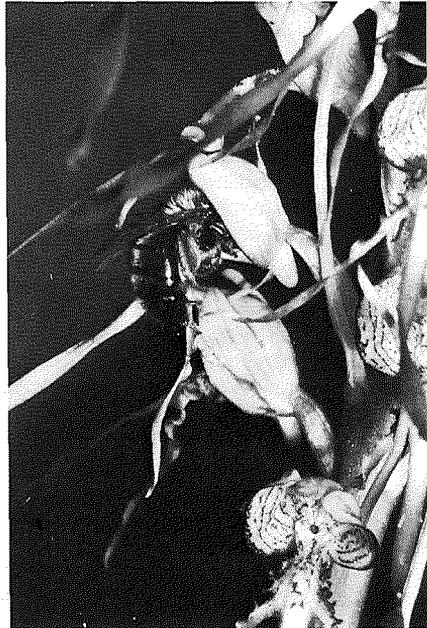
Die wichtigsten Beobachtungen über diese Tiere sollen hier zusammengefaßt werden, obwohl sie keine Bestäuber sind (Beobachtungsgebiete: *hirc.* = Eifel, *adr.* = Istrien, *calc.* = Bosnien/Serbien). Zufallsbesucher waren offenbar folgende Insekten: größere Dipteren (z. B. einmal *Anthrax* spec. an

adr. übernachtend, einmal *Bibio spec.* in copula an *hirc.*), *Zygaena spec.* (einmal an *hirc.* übernachtend), eine weiße Geometriden-Art (tagsüber an *hirc.* sitzend). Bestimmte Dipteren flogen dagegen die Blüten immer wieder an, setzten sich manchmal auf sie oder versuchten sogar vergeblich, in den Sporn einzudringen: kleine bis mittelgroße Syrphiden (einmal – bei *hirc.* – auch *Tubifera trivittata*, eine große Art), zahlreiche winzige Dipteren, z.T. Nematoceren (an manchen Exemplaren von *adr.* und *calc.* fast ständig anwesend). – Bei *adr.* (einmal auch bei *hirc.*) beobachtete ich nicht selten Ameisen, die vergeblich in den Sporn einzudringen versuchten und dabei manchmal im Narbenschleim steckenblieben und umkamen. – Der einzige „Nicht-Hautflügler“, der bei einem regelrechten Blütenbesuch beobachtet wurde, war ein Spanner (*Pseudopanthera macularia*). Er saß auf einem *hirc.*-Exemplar, kroch dann tief und mehrere Sekunden lang in eine Blüte (Abb. 2) und flog anschließend ohne Pollinien weg. – Alle drei Sippen wurden hin und wieder von kleinen Bienen besucht, deren Körperlänge (um 5 mm) wesentlich unter der der Bestäuber lag. Sie liefen meist „ziellos“ auf den Blüten umher, machten aber manchmal auch Saugversuche am Sporneingang. Soweit es sich feststellen ließ, handelte es sich (bei allen drei Sippen) überwiegend um *Halictus*-Arten, bei *hirc.* auch mehrmals um kleine Andrenen und einmal um *Sphecodes spec.* An *hirc.* sah ich außerdem zwei Bienen mit besonders schmalen Abdomen (wahrscheinlich *Eriades spec.*), die beim Blütenbesuch – ebenso wie drei winzige *Halictus*-♀♀ – fast ganz im Sporn verschwanden. Derartig kleine Tiere kommen als Bestäuber nicht in Betracht, weil sie den Kopf in den Sporneingang stecken können, ohne die Bursicula zu berühren.

Das auffallendste Blütenmerkmal von *Himantoglossum*, der stark verlängerte Lippenmittellappen („Riemen“), scheint bei der Bestäubung keine Funktion zu haben. Nach einer Mitteilung, die H. F. PAULUS auf der 6. Wuppertaler Orchideen-Tagung machte, wurde bei *hirc.* in der Umgebung von Freiburg i. Br. ein stärkerer Blütenbesuch durch Bienenmännchen beobachtet, die bevorzugt den Riemen anfliegen und an ihm hochklettern. Dagegen beobachtete ich dieses Verhalten fast ausschließlich bei sehr kleinen

Abb. 2: *Pseudopanthera macularia* an *Himantoglossum hircinum*, Eifel

Abb. 3: *Andrena nigroaenea* ♀ an *Himantoglossum hircinum*, Eifel



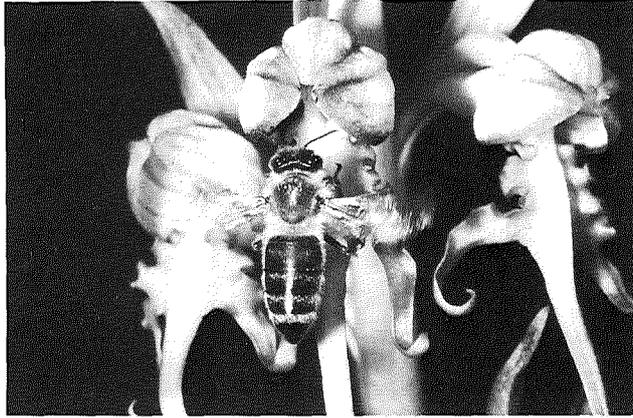
Tieren, die als Bestäuber nicht in Betracht kamen und nicht einmal in die Blüten krochen, nämlich bei Bienen (einmal *Shecodes* spec. ♂ oder ♀ bei *adr.*; dreimal *Halictus* spec. ♂ oder ♀ bei *calc.*), Fliegen (mehrmals Syrphiden bei *calc.*), Käfern (mehrmals Cerambyciden und Canthariden bei *calc.*) und Kleinschmetterlingen (zweimal *Adela* spec. ♂ bei *adr.*). Nur ein potentieller Bestäuber (*Andrena* spec., ca. 10 mm lang, wahrscheinlich ♂) verband das Anfliegen und Erklettern des Riemens (bei *hirc.*) mit Blütenbesuchen, wobei er in mehreren Blüten saugte und andere von außen untersuchte. – Ein gewisser Unterschied im Verhalten der Geschlechter scheint darin zu bestehen, daß die Männchen viel häufiger als die Weibchen nur kurz und nicht sehr tief in die Blüten kriechen oder sie überhaupt nur von außen untersuchen. Da die Weibchen meist tief in die Blüten eindringen und außerdem größer als die Männchen sind, kommt es bei ihnen (jedenfalls in der Eifel) wesentlich häufiger zur Aufnahme von Pollinarien. Soweit die Blütenbesucher soziale Bienen (*Apis*, *Bombus*) sind, handelt es sich selbstverständlich immer um Arbeiterinnen.

Das normale Verhalten der Bestäuber kann wie folgt zusammengefaßt werden: Die Biene sammelt gewöhnlich an anderen Pflanzen, macht dann plötzlich einen „Abstecher“ zu einer benachbarten Riemenzunge, landet auf der Lippe, kriecht sofort tief in die Blüte, führt den Rüssel in den Sporn ein und saugt mehrere Sekunden lang. Gewöhnlich besucht sie nacheinander mehrere Blüten und zieht dabei die Pollinarien heraus. Anschließend kehrt sie meist wieder zu ihren gewöhnlichen Futterpflanzen zurück. Von der Lippe fliegt sie rückwärts ab; nur ausnahmsweise führt sie vorher eine Kehrtwendung aus (abweichendes Verhalten einzelner ♂♂?).

B. Die Bestäuber der drei Sippen

1. *Himantoglossum hircinum*: K. HEUSSER (1914, S. 31) berichtet, „der Bestäuber von *Himantoglossum*“ (gemeint ist *H. hirc.*) sei *Andrena pilipes* (= *A. carbonaria*), von der er „nach vergeblichem Suchen während drei Blütezeiten“ ein Exemplar mit Pollinarien gefunden habe. Im Gegensatz zu dieser Feststellung, die den Bestäubungsvorgang als seltenes Ereignis erscheinen läßt, sah ich in der Eifel zahlreiche Blütenbesucher, bei denen es sich z.T. um „Nicht-Pollinatoren“ (s.w.o.), überwiegend aber um wirkliche oder doch potentielle Bestäuber handelte. Die Beobachtungen wurden an 12 Tagen (in der Zeit vom 11. 6. bis 13. 7. 1977 und vom 2. 6. bis 11. 6. 1978) in verschiedenen Gebieten durchgeführt (Kalkkuppen der nördlichen Voreifel, drei Fundorte in der Südeifel und ein Fundort in Luxemburg). Zwei Wuchsorte in der Südeifel waren 1978 jeweils mit weit über 100 blühenden Riemenzungen besetzt. 1977 waren die Pflanzen dort ebenfalls relativ häufig, aber doch in geringerer Anzahl vorhanden. Die restlichen drei Vorkommen waren dagegen individuenarm. Die Riemenzungen der nördlichen Voreifel blühten erst ab Mitte Juni auf, wenn die Pflanzen der übrigen Gebiete bereits stark verblühten. – Der Besuch der Bestäuber konnte teils direkt beobachtet, teils indirekt erschlossen werden. Ich fand keine einzige Pflanze, die nicht wenigstens flüchtigen Insektenbesuch erhalten hatte. Gegen Ende der Blütezeit fehlten fast stets mehr als 50 % der Pollinarien, in vielen Fällen fast 100 % (dann aber gewöhnlich mit Ausnahme der 2–3 obersten Blüten). Die Zahl der mit Massulae belegten Narben war deutlich geringer und betrug bei der Mehrzahl der Pflanzen etwa 30 %. Seltener waren nur wenige oder bis über 50 % der Blüten bestäubt. Die Bienen bevorzugten deutlich frisch geöffnete Blüten und zwängten sich öfter sogar in solche, bei denen die Öffnung des Sepalhelms durch den noch uhrfederartig aufgerollten Riemen teilweise verdeckt war. Wiederholt ließ sich auch beobachten oder erschließen, daß Blüten mehrmals von Bestäubern besucht wurden. – Bei Blütenbesuchen mit Saugakten (meist an mehreren Blüten einer Pflanze, seltener nur an einer Blüte oder an den Blüten von 2–3 Pflanzen) wurden folgende Insekten

Abb. 4: Honigbiene bei der Landung an *Himantoglossum calcaratum*, Limalt, Serbien



beobachtet: 48 Bienen der Gattung *Andrena* (29 ♀♀; 8 ♂♂; 11 Tiere, deren Geschlecht nicht festgestellt werden konnte), 1 Honigbiene (*Apis mellifica*), 1 ♀ von *Osmia bicolor*, 9 Hummeln (*Bombus agrorum*, *B. lucorum* und *B. div. spec.*). Bei den *Andrena*-♀♀ handelte es sich überwiegend um große Arten (*nigroaenea*, *jacobi*, *fulva*, *cineraria*); nur bei diesen wurde beobachtet, daß sie Pollinarien aus den Blüten zogen. Ein in den genannten Zahlen nicht enthaltenes *nigroaenea*-♀, das 2 *Himant.*-Pollinarien am Kopf trug, wurde an *Cornus sanguinea* gefangen. Von mittelgroßen Weibchen (Länge um 11 mm) konnte nur *A. albicans* als Beleg gesammelt werden, doch befanden sich unter ihnen auch andere Arten (z.T. mit Hinterleibsbinden). Tiere dieser Größenklasse scheinen bei Blütenbesuchen meist unter der Bursicula durchzuschlüpfen; jedenfalls wurden sie nie mit Pollinarien beobachtet (vielleicht mit Ausnahme eines *albicans*-♀). Das gilt auch für die restlichen, nicht genauer identifizierten Andrenen (z.T. ♂♂), bei denen es sich fast ausschließlich um kleinere Arten handelte. Große *Andrena*-♀♀ sind daher zweifellos die Hauptbestäuber von *H. hircinum*. – Außer den 48 Sandbienen, welche Blüten „regulär“ besuchten, wurden 4 weitere Andrenen (3 *A. spec.* ♂♂, 1 *A. spec.* ♂ oder ♀) beobachtet,



Abb. 5: Honigbiene beim Blütenbesuch an *Himantoglossum calcaratum*, Limalt, Serbien

die auf Blüten landeten und suchend umherliefen, ohne den Kopf in den Sporneingang zu stecken. Das größte der 3 ♂♂, wahrscheinlich *A. jacobi*, verließ die zuletzt besuchte Blüte, indem es sich auf der Lippenbasis um 180° drehte und dann abflog (vgl. die entsprechende Beobachtung bei *adr.*). – Bei abgebrochenen Landungsversuchen wurden 4 *Andrena*-♀♀ beobachtet (1 x *nigroaenea*, 3 x *jacobi*). – Die erwähnte Honigbiene besuchte mehrere Blüten einer Pflanze und trug, als sie anschließend gefangen wurde, ein Pollinienpaar am Kopf. Ihr Verhalten ist insofern bemerkenswert, als zahlreiche Honigbienen unmittelbar neben Riemenzungen sammelten, ohne diese zu beachten. Nur selten reagierten sie mit Anflügen, die meist schnell abgebrochen wurden. Das Motiv der einzigen Biene, die sich anders verhielt und sogar besonders tief in die Blüten eindrang, ist daher unklar. – Ähnlich verhält es sich mit verschiedenen *Osmia*-♀♀, die öfter in der Nähe von Riemenzungen auftauchten, aber sie weder besuchten noch anfliegen. Auch hier bildete ein einziges Tier eine Ausnahme, aber seine Besuche an einigen Blüten einer Pflanze waren flüchtiger, und es kam dabei nicht zur Aufnahme von Pollinarien (die Biene wurde anschließend an *Melilotus officialis* und beim Einkriechen in „ihr“ Schneckenhaus beobachtet). Nach mündlicher Mitteilung von H. F. PAULUS (s.w.o.) wurden dagegen in der Umgebung von Freiburg i.Br. Osmien häufiger als *Himantoglossum*-Besucher beobachtet. – Auffallend war auch, das größere, etwa 8–10 mm lange *Halictus*-♀♀ – im Gegensatz zu den kleinen Vertretern der Gattung – *Himantoglossum* nicht beachten. – Auch Hummeln, die überall anwesend waren, zeigten meist kein Interesse für die Riemenzungen, doch reagierten 3 Arbeiterinnen mit Anflügen, und die erwähnten 9 Tiere besuchten jeweils mehrere Blüten, in die sie teils nur flüchtig, teils aber tief und mehrere Sekunden lang eindrangten. Die Aufnahme von Pollinarien wurde in keinem Falle beobachtet, ist aber auch nicht ganz auszuschließen.

2. *Himantoglossum adriaticum*: Die Beobachtungen wurden an mehreren Wuchsorten in Istrien durchgeführt. 1977 (27. 5. bis 4. 6.) fand ich 26 aufgeblühte, z.T. schon verblühende Pflanzen; 1978 (15. bis 22. 5.) waren es 71 Exemplare, deren Blütezeit erst am Ende der Beobachtungsperiode begann und von denen ein Teil im Juli 1978 noch einmal kontrolliert wurde. In beiden Jahren blieben zahlreiche Pflanzen ganz unbesucht, und bei den meisten anderen wurden jeweils nur wenige Blüten bestäubt; lediglich die Zahl der fehlenden Pollinarien war bei ihnen etwas höher. Nur bei einigen Exemplaren waren etwa 30 % und bei einer Pflanze im Dragonja-Tal*) etwa 75 % der Blüten besucht worden, aber auch bei ihnen war die Bestäubungsquote wesentlich niedriger. – An den Pflanzen sah ich zahlreiche „Nicht-Pollinatoren“ (s.w.o.), darunter auch kleine solitäre Bienen (um 5 mm lang), aber nur wenige größere Bienen, die in den Blüten saugten und als Pollinatoren in Frage kamen (3 x *Colletes* spec. ♂, ca. 8 mm lang; 1 x *Andrena* spec. ♀, ca. 10 mm lang; 3 x *Andrena* spec., wahrscheinlich ♂♂, 8–10 mm lang). Die Blütenbesuche dieser Tiere erfolgten sehr schnell, so daß nur 2 Belegstücke gefangen werden konnten (1 *Colletes*-♂ und das *Andrena*-♀). Pollinarianttransport wurde nur zweimal bei *Colletes* beobachtet. Ein ♂ trug 1–2 Pollinarien am Kopf, als es nach dem Besuch mehrerer Blüten wegflog. Ein anderes ♂ wurde mit 2 Pollinarien am Kopf an einer Riemenzunge gefunden. Es saß gegen Abend in Schlafstellung (mit nach hinten gelegten Fühlern) in einer Blüte. Nach dem letzten Blütenbesuch mußte es sich um 180° gedreht haben und etwas rückwärts gelaufen sein, denn das Abdomen steckte tief im Blütenhelm, und nur der Kopf und ein Teil des Thorax waren zu sehen. – 1978 wurde eine aufblühende, ursprünglich als Typusexemplar der istrischen Sippe vorgesehene Pflanze ausgegraben und Anfang Juni mehrmals im Freien aufgestellt (in der Nordeifel an einem Wuchsort von *hirc.*, wo dieses noch nicht blühte, und in der Umgebung von Wuppertal). Sie wurde wiederholt von sehr kleinen Furchenbienen (*Halictus* spec.), überraschender-

*) Die Mitteilung dieses Fundortes verdanke ich Herrn Dr. T. WRABER (Ljubljana).

weise aber auch von mittelgroßen bis großen Andrenen (3 x *nigroaenea* ♀, 2 x *jacobi* ♀, 1 x *albicans* ♀, 2 x *A. spec.* ♂ oder ♀, 9–10 mm lang) und von einer Hummel (*Bombus lucorum*) besucht. Mindestens das *albicans*-♀ und ein *nigroaenea*-♀ nahmen dabei Pollinarien auf. – Die Pflanze wurde – ebenso wie die Riemenzungen in Istrien – auch mehrmals von Honigbienen angefliegen, doch kam es in keinem Falle zu einer Landung. Nach mündlicher Mitteilung von W. VÖTH (Wien) wird dagegen *H. adr.* in Niederösterreich ganz oder überwiegend von *Apis* bestäubt. In Istrien scheinen geeignete Bestäuber (*Andrena*, *Colletes*) während der Blütezeit von *adr.* überwiegend selten zu sein und nicht durch Honigbienen ersetzt zu werden.

3. *Himantoglossum calcaratum*: LANDWEHR (1977, S. 14) erwähnt als Bestäuber von *H. hirc.* ssp. *calc.* die von HEUSSER (1914) an *hircinum* beobachtete *Andrena pilipes* (= *A. carbonaria*; s.w.o.). Diese Verwechslung beruht offensichtlich darauf, daß HEUSSERs Angabe von KELLER-SOÓ (1930–40, S. 117) zwar auf *hirc.* bezogen, aber erst im Anschluß an *calc.* zitiert wird. – Meine Beobachtungen an *calc.* (2. bis 6. 7. 1978) wurden hauptsächlich an zwei Wuchsorten in der Umgebung von Priboj durchgeführt, die mit ca. 70 bzw. 50 Pflanzen besetzt waren (beide Vorkommen nicht auf Kalk, sondern auf basischem Schiefer; pH 7,4). Die meisten Exemplare waren weitgehend aufgeblüht; nur an schattigen Stellen hatte bei einzelnen Pflanzen die Anthese noch nicht begonnen. Bei den bereits blühenden Pflanzen waren relativ wenige Insektenbesuche nachzuweisen. Die Zahl der fehlenden Pollinarien erreichte nur selten ca. 30 %, überwiegend lag sie weit darunter; meist waren je Pflanze nur wenige Narben mit Massulae belegt. Im Gegensatz zu den Verhältnissen in Istrien ist aber mit Sicherheit anzunehmen, daß bis zum Ende der Blütezeit ähnlich hohe Bestäubungsquoten wie bei *hirc.* erreicht wurden, denn der Insektenbesuch war bei *calc.* sehr lebhaft. Außer Insekten, die nicht zu den Hymenopteren gehörten, und Bienen, die als Bestäuber zu klein waren, beobachtete ich fast ausschließlich Honigbienen als Blütenbesucher. Landungen ohne Saugakte wurden nicht festgestellt. Jede Biene, die sich auf eine Riemenzunge setzte, kroch tief in mehrere Blüten (selten nur in eine) und saugte in jeder 3–7 Sekunden lang. Häufiger als bei *Andrena* an *hircinum* wurde beobachtet, daß die Honigbienen Pollinarien aufnahmen und nacheinander mehrere Riemenzungen (bis zu 4 Pflanzen) besuchten. Insgesamt wurden 15 Honigbienen bei Anflügen (ohne Landung) und 27 Honigbienen bei Blütenbesuchen beobachtet; 14 von ihnen trugen während des Aufenthalts auf den Pflanzen oder beim Ab- bzw. Anflug Pollinien (jeweils 1–3 Paar). Zwei Tiere (Nr. 27 und 28), von denen nur eins vorher an einer Riemenzunge gesehen wurde, besuchten *Trifolium repens*, die bevorzugte Futterpflanze der Bienen im Beobachtungsgebiet, mit *Himantoglossum*-Pollinarien am Kopf. – Gegenüber diesem eindeutigen Ergebnis fallen andere Blütenbesucher nicht ins Gewicht. Ich beobachtete eine Hummel (*Bombus spec.*), die jeweils mehrere Blüten von 4 Pflanzen ziemlich flüchtig besuchte. Sie war kaum größer als eine Honigbiene und nahm keine Pollinarien auf. Eine andere, wesentlich größere Hummel landete auf einer Blüte ohne hineinzukriechen. – Zwei etwa 9–11 mm lange Bienen (*Andrena*?) steuerten mehrere Blüten an ohne zu landen. Bei einer von ihnen war etwas Helles am Vorderkopf zu erkennen (Pollinien, angeklebte Erde oder eine gelbliche Zeichnung?). Sollten diese oder ähnliche Tiere als Bestäuber in Frage kommen, bleiben sie zahlenmäßig – ebenso wie die Hummeln – sicher weit hinter den Honigbienen zurück.

C. Diskussion

Die ursprünglichen Bestäuber von *Himant.* sind offensichtlich solitäre Bienen. Bei *hirc.* ist diese Beziehung gut zu erkennen, während sie bei *adr.* und *calc.* ± gestört zu sein scheint. Die Hauptbestäuber von *hirc.* sind *Andrena*-Arten einer bestimmten Größen-

klasse (mittel- bis honigbienen groß), deren untere Grenze etwa bei *A. albicans* und ähnlichen Arten liegen dürfte. Die Blüten werden von ♂♂ und ♀♀ besucht, doch ist der Besuch durch ♀♀ offenbar effektiver. Ob besondere Verhaltensweisen, die nur vereinzelt bei *Andrena* (und *Colletes*; vgl. *adr.*) beobachtet wurden (Erklettern des Riemens, bloße „Inspektionen“ der Blüten, Kehrtwendungen auf der Lippe, Übernachten in der Blüte) für manche ♂♂ typisch sind oder auf Zufall beruhen, bedarf einer weiteren Klärung. Mit dem Sexualverhalten der Tiere scheinen jedenfalls die Besuche an *Himantoglossum* nichts zu tun zu haben. Trotzdem müßte experimentell geprüft werden, ob *Himant.* nicht doch über ein Anlockungsprinzip verfügt, auf das die Bienen stark reagieren. *Andrenen* besuchen normalerweise wenige Pflanzenarten mit leicht zugänglichem Pollen und Nektar. Diesem Blumentyp entspricht *Himant.* keineswegs, und doch können die zahlreichen Besuche von *Andrena* kaum auf Zufall beruhen. – Andere Bienen (*Osmia*, *Bombus*) sind bei *hirc.* wohl nur Gelegenheitsbesucher, vielleicht auch -bestäuber. *Apis* scheint – trotz einer beobachteten Ausnahme – *hirc.* zu meiden. – Bei *adr.* liegen die Verhältnisse anders als bei *hircinum*. Die kleinen Blüten mit niedriger Bursicula und engem Sporneingang scheinen für kleinere Besucher (*Andrena*, *Colletes*; 8–10 mm) prädestiniert zu sein, wie sie in Istrien beobachtet wurden und für *hirc.* überwiegend schon zu klein wären. Aber auch größere Bienen (*Andrena*, *Apis*, *Bombus*) können in die Blüten eindringen und dabei Pollinarien aufnehmen (wenigstens *Andrena*). Problematisch in bezug auf die Bestäubung scheint aber die Blütezeit von *adr.* zu sein, die offensichtlich – mindestens in manchen Jahren – in eine gewisse Pause zwischen dem Verschwinden der Frühjahrsbienen und dem Erscheinen der Sommerbienen fällt. Daraus erklärt sich der geringere Blütenbesuch, das möglicherweise häufigere Auftreten von ♂♂ als Pollinatoren, vielleicht auch die Seltenheit von *adr.* in Istrien. – Bei *calc.* sind anscheinend Blütezeit (Juli) und Standortverhältnisse (wenigstens z.T. sehr steinige Schieferböden) noch ungünstiger für das Vorkommen geeigneter solitärer Bienen, die dazu noch recht groß sein müßten. Der häufige Besuch dieser Pflanzen durch Honigbienen beruht sicher nicht auf Zufall, sondern läßt eine Anpassung erkennen, die *calc.* sekundär erworben haben dürfte (größere Blüten?, längerer Sporn?, anderer Duft?, sonstige Schlüsselreize?). Die Blütenmerkmale von *calc.* sind, wie in Teil I gezeigt wurde, nicht unbedingt als ursprünglich im Sinne NELSONs anzusehen, sondern *calc.* kann auch als eine sekundäre „Riesenform“ betrachtet werden. Es soll hier nicht versucht werden, für diese Denkmöglichkeit auch ökologische Argumente anzuführen. Beide Erscheinungen können unabhängig voneinander sein. Immerhin zeigt aber *calc.* Merkmale einer sekundären ökologischen Anpassung (häufiges Vorkommen an Straßenträndern, Bestäubung durch Honigbienen), die ihm den Charakter eines gemäßigten Kulturfolgers verleihen.

Literatur:

- BACON, L.: *Himantoglossum hircinum* (L.) Sprengel subsp. *caprinum* (Bieb.) K. Richter; Quart. Bull. Alp. Garden Society 40, 132 u. 135, 1972
- BAUMANN, H.: *Himantoglossum adriaticum* spec. nov. – eine bislang übersehene Riemenzunge aus dem zentralen nördlichen Mittelmeergebiet; Orch. 29, 165–172, 1978
- DEGEN, A. v.: Flora Velebitica I; Budapest 1936
- EHRENDORFER, F. (Hrsg.): Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas; 2. Aufl., Stuttgart 1973
- HEUSSER, K.: Die Entwicklung der generativen Organe von *Himantoglossum hircinum* Spr. (= *Loroglossum hircinum* Rich.); Diss. (Zürich) Dresden 1914 u. Beih. Bot. Zentr. Bl. 32, Abt. I, 1915
- KELLER, G. & SOÓ, R. v.: Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes, Bd. II; Fedde Rep., Sonderbeih. A, 1930–1940 (Reprint Königstein 1972)
- LANDWEHR, J.: Wilde orchideen van Europa; 's-Graveland o. J. (lt. Prospekt Ende 1977 erschienen)
- NELSON, E.: Monographie und Ikonographie der Orchidaceen-Gattungen *Seperias*, *Aceras*, *Loroglossum*, *Barlia*; Chernetz-Montreux 1968

- ROBATSCH, K.: Beiträge zur Orchideenflora Österreichs (mit besonderer Berücksichtigung Kärntens) und des Mediterrangebietes; *Carinthia* II **88**, 321–338, 1978
- SCHLECHTER, R.: Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes, Bd. I; Fedde Rep., Sonderbeilage A, 1928
- SUNDERMANN, H.: *Himantoglossum (Loroglossum) hircinum-caprinum-calcaratum-affine*; *Acta Bot. Acad. Scient. Hung.* **19**, 367–374, 1973
- SUNDERMANN, H.: Europäische und mediterrane Orchideen; 2. Aufl., Hildesheim 1975
- TAUBENHEIM, G.: Über das Vorkommen von *Loroglossum calcaratum* (Beck) Beck in Jugoslawien; *Orch.* **23**, 209–211, 1972
- TESCHNER, W.: Über die Bestäubung von *Barlia robertiana* (Loisel.) Greuter (1. u. 2. Teil); *Orch.* **27**, 261–267, u. **28**, 58–65, 1976/77
- VOGEL, S.: Zur *Ophrys*-Bestäubung auf Kreta; *J. Ber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **29**, 131–139, 1976

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

Die Verbreitungswege der Orchideen in die Tschechoslowakei

Zusammenfassung:

Nach den neuen Kenntnissen über das Klima und über die Vegetation des Quartärs kann man annehmen, daß keine der in der Tschechoslowakei heimischen Orchideen ein Tertiärrelikt ist. Die meisten Arten wanderten erst im Holozän ein, nur wenige schon im Pleistozän. Es werden die einzelnen Perioden des Holozäns charakterisiert, die entsprechenden Verbreitungswege dargestellt und einige Beispiele näher besprochen. In der Vergangenheit hat für die Verbreitung der Orchideen auch die landwirtschaftliche Tätigkeit des Menschen viel getan, und in der Gegenwart müssen wir alles für ihren Schutz und Pflege tun.

Die unlängst beendeten malakozologischen, paläobotanischen und palynologischen Studien der holozänen Kalktuffablagerungen haben eine ganze Reihe neuer Kenntnisse über das Klima und über die Vegetation dieses Zeitraumes erbracht (LOŽEK 1977). Die Erforschung der Orchideenverbreitung in der Tschechoslowakei ist bei weitem noch nicht beendet, doch wurden auch hier neue Erkenntnisse erworben, die uns im Zusammenhang mit den Forschungsergebnissen anderer Wissenschaftszweige zwingen, einige unserer Hypothesen über das Alter und über die Entwicklung der Verbreitung von Orchideen bei uns zu ändern. Es ist nicht möglich, in diesem kurzen Beitrag alles vollständig zu begründen, ich will mich nur auf die wichtigsten Erkenntnisse beschränken.

Die Orchideen sind eine der außerordentlich plastischen und sehr wahrscheinlich auch progressivsten entomophilen Familien der tepaloiden Entwicklungsreihe des Verwandtschaftskreises (Cohors) der *Liliifloratae* (NĚMEJC 1975). Es gibt leider fast keine verlässlichen Fossilien, die uns ein wenig über die Phylogenie unterrichten können. Mit Rücksicht auf die weltweite Verbreitung der Familie, auf die Mannigfaltigkeit der Standorte und Lebensformen und auf den nicht spezialisierten Stoffwechsel bei der Mehrheit der Arten (BLAGOVĚŠČENSKIJ 1950) müssen wir annehmen, daß die Entwicklung der Orchideen ganz sicher erst im jüngeren Tertiär – im Neogen – begonnen hat und daß sie noch immer fortschreitet. Von diesem Standpunkt aus interessieren uns besonders die basitonen Orchidoideae, speziell die Subtribus *Orchidinae*, weil hierher die meisten europäischen endemischen Gattungen und Arten gehören, deren Hauptverbreitung in der Mediterraneis liegt.

So kommen wir zu dem ersten Problem – die Frage lautet, ob einige Orchideen für die Tschechoslowakei als Tertiärrelikte betrachtet werden können. Und die Antwort ist, daß mit größter Wahrscheinlichkeit für uns keine Art ein Tertiärrelikt ist. Höchstwahrscheinlich kann man annehmen, daß die Orchideen im Tertiär auch in Mitteleuropa heimisch waren. Einige seltene paläontologische Funde aus dem oberen Pliozän scheinen mögliche Überreste von Orchideen zu sein. Die Verschlechterung des Klimas führte im Pleistozän zu den bekannten Eiszeiten. Das Inlandeis verbreitete sich bis zu unseren nördlichen Gebirgen, von denen Riesengebirge, Gesenke und die Hohen Tatra auch eine Vereisung aufwiesen. Der tschechisch-herzynische Teil unserer Republik wurde wieder vom Süden durch den Alpengletscher berührt und nur der slowakisch-karpatische Teil blieb zum Süden offen. Unter solchen Bedingungen in der Nähe des Inlandeises und des Alpengletschers konnte bei uns nur ein rauhes Klima der arktischen Tundra herrschen. In bezug auf die Orchideen konnten hier nur diejenigen Orchideen überleben, die sich diesen Bedingungen anpassen konnten, d. h. von denen, die bei uns im Tertiär heimisch waren, waren es keine. Dagegen konnten in dieser

Zeit zu uns die nicht vielen arktischen und alpinen Arten vordringen. Nach der Erwärmung im Holozän wanderten sie meistens aus oder fanden ihre neue Heimat in den Hochgebirgen. Solche Arten, die bei uns aus dieser Zeit geblieben sind, bezeichnen wir als Glazialrelikte. Sie sind zu uns hauptsächlich auf drei Wegen gekommen. Erstens kamen zu uns auf dem arktoglazialen Weg die arktischen Arten, welche vor dem Inlandeis entwichen, wie z. B. *Rubus chamaemorus*, zweitens kamen auf dem periglazialen Weg von Sibirien längst des Inlandeises nach Westen die Arten, die ihre Urheimat in Asien hatten, wie z. B. *Anemone narcissiflora* oder *Pinus cembra*. Von den Orchideen könnte so vielleicht *Cypripedium calceolus* L. zu uns gekommen sein. Nur in äußerst kleinem Umfang konnten auch einige Arten von Westen nach Osten durchdringen. Drittens kamen auf dem alpinoglazialen Weg die Arten, die aus den Alpen durch den Alpengletscher verdrängt wurden. Hierher gehört die nordisch-alpine Zwergorchis – *Chamorchis alpina* (L.) Rich., die bei uns nur an einigen Lokalitäten in den höchsten Lagen der kalkigen Belá-Tatra vorkommt. Diese Art hat eine zusammenhängende Verbreitung von Nordskandinavien nach Nordrußland mit drei disjunkten Teilarealen in Mittel- und Südosteuropa: die Alpen, die Belá-Tatra und die hohen Gebirge Rumániens (Ost- und Südkarpaten, nördlicher Balkan). Sie wurde von ihrer Urheimat in den Alpen in niedrigere Lagen niedergedrängt und nach dem Rückgang der Vergletscherung zog sie wieder in die höheren Lagen ein. Daher ist ihr großes nordisches Areal sekundär.

Alle übrigen Arten, die im Pleistozän ihr Refugium in der West- und Ostmediterraneis gefunden haben, wanderten im Holozän – in der Nacheiszeit – zu uns ein. Am Ende des späten Pleistozäns – etwa um 10000 – befand sich bei uns immer noch eine kalte subarktische Steppe – die Tundra (Alt-Dryas-Stadium). Dann kam es zu einer deutlichen, etwa 1000 Jahre dauernden Erwärmung im Alleröd-Interstadial, in dem zu uns die Kiefer und Birke einwanderten; es bildete sich an günstigen Stellen eine lichte Waldgesellschaft – die Taiga – aus. Nach einer relativ kurzen, etwas kälteren Periode im Jung-Dryas-Stadial endet um ca. 8300 das Pleistozän mit einer dauernden deutlichen Erwärmung des Klimas. Das ältere Holozän war durch ein trockeneres Kontinentalklima gekennzeichnet und dauerte etwa bis ca. 6000. Die Praeboreal-Periode stellte einen Übergang vom späten Glazial zu wärmerer Boreal-Periode dar. Die lichte Kiefern-Birken-Taiga bereicherte sich in günstigeren Lagen mit Eichen, in weniger günstigen Lagen mit der Fichte. An den unbewaldeten Stellen befand sich eine subkontinentale Steppe. Und hier begann in dieser Zeit die allmähliche Umwandlung des Menschen vom paläolithischen Jäger und Sammler zum ansässigen neolithischen Landwirt. Das war auch die Zeit, als zu uns viele nicht allzu wärmeliebende Orchideen einwanderten. Man kann aber nicht ausschließen, daß einige von ihnen schon am Ende des Pleistozäns zu uns vordringen konnten. Hier seien z. B. genannt: *Ophrys insectifera*, *Traunsteinera globosa*, einige *Orchis*-Arten, *Dactylorhiza*, *Coeloglossum*, *Gymnadenia*, *Pseudorchis*, *Platanthera*, *Herminium*, *Hammarbya*, *Malaxis*, *Corallorhiza*, *Goodyera*, *Listera*, *Epipogium* und einige *Epipactis*-Arten. Die Borealeinwanderer kamen auf verschiedenen Wegen, auf dem borealen kamen von der baltischen Küste die vielen Psammophyten her sowie auch manche Moorpflanzen usw. Von den Orchideen vermuten wir, daß auf diesem Wege zu uns vielleicht die *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó gekommen ist, weil ihr Teilareal bei uns nur auf die nordböhmisches Seenplatte um Doksy beschränkt ist und sie so gewisse Beziehungen zu ihrer Verbreitung im norddeutschen Raum zeigt. Möglicherweise könnte zu uns auf diesem Weg auch die ausgestorbene *Dactylorhiza*-Art von Soos bei Franzensbad kommen, die für *traunsteineri* gehalten wurde; doch PROCHÁZKA (mündl. Mitt.) will nachweisen, daß es sich um *russowii* handeln soll.¹⁾ Eine solche weiträumige Isolation ist mindestens überraschend, doch möglich, wie es wahrscheinlich

¹⁾ Fußnote vgl. S. 119!

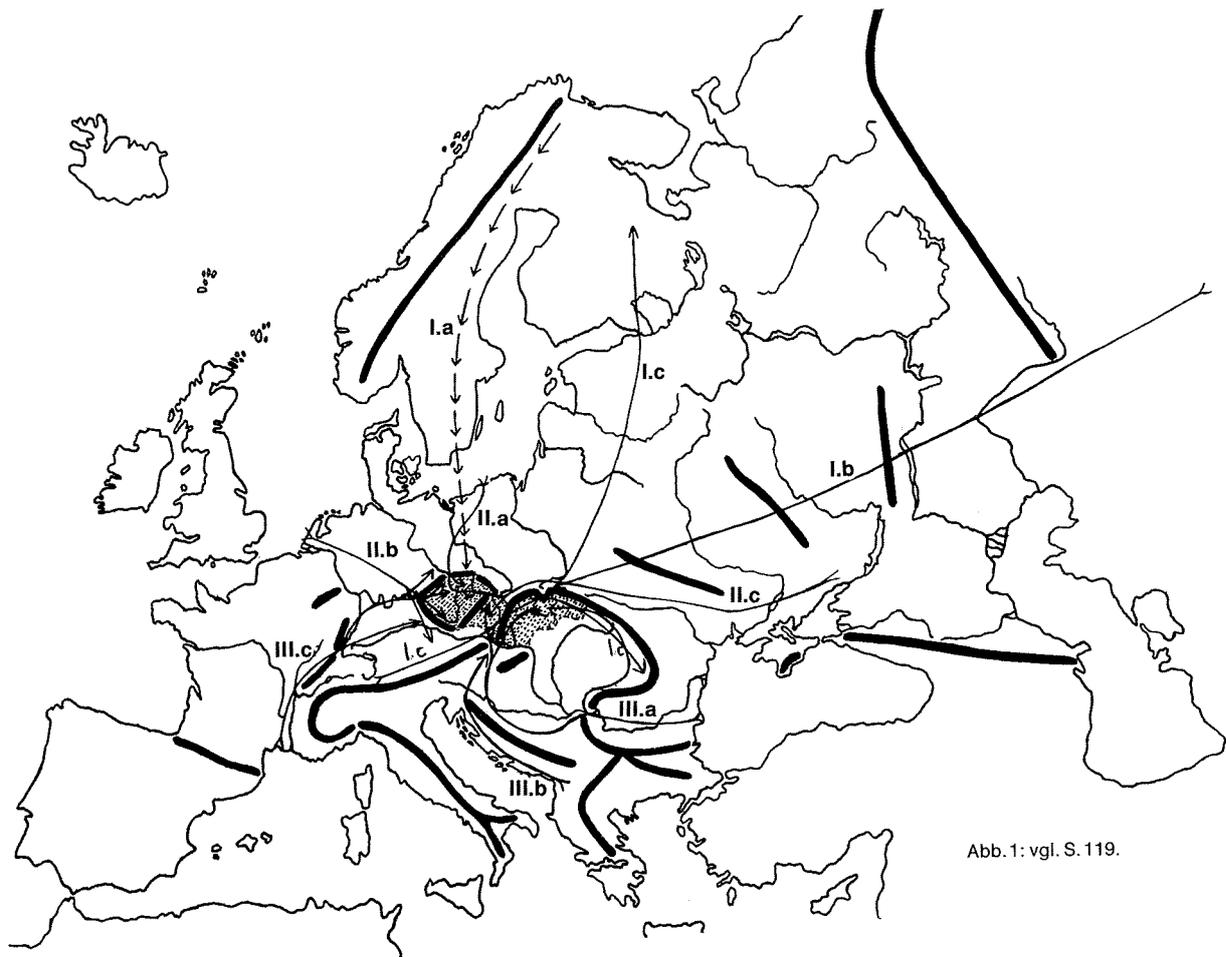


Abb. 1: vgl. S. 119.

auch bei *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó ssp. *transsilvanica* (Schur) Soó aus dem Erzgebirge der Fall ist.²⁾ Auf dem eu-atlantischen Wege, d. h. von der atlantischen Küste her könnten einige *Dactylorhiza*-Arten kommen, besonders die *Dactylorhiza traunsteineri* (Saut.) Soó, die unlängst im Böhmerwald und am Südrand der Böhmischnährischen Höhe festgestellt wurde. Die Pflanzen unterscheiden sich kaum von denen, die im Alpenvorland wachsen; meine Meinung ist, daß nur diese die echte *traunsteineri* darstellen. Viele Arten kamen wahrscheinlich von der Ostmediterraneis auf dem pontisch-sarmatischen Weg, der von der Küste des Schwarzen Meeres über die ukrainischen Steppen entlang des Nordrandes des karpatischen Bogens führte. Welche Arten in dieser Richtung zu uns gekommen sind, das können wir nur vermuten, es könnte vielleicht z. B. *Orchis militaris* L. oder *Orchis morio* L. sein.

Das mittlere Holozän (etwa von 6000 bis 1250 v. d. Z.) war die wärmste Zeit des Holozäns. In der Atlantik-Periode (etwa bis 4000 v. d. Z.) herrschte bei uns ein warmes, feuchtes und ozeanisches Klima, und fast das ganze Land war mit Wäldern bedeckt; in den günstigeren Lagen waren es Eichenwälder, in den höheren Lagen Fichtenwälder, die kälteliebende Flora wurde in Moore und in die höchsten Gebirgslagen verdrängt; sogar einige Gebirge waren bis zu ihren Gipfeln bewaldet, wo in der Gegenwart die subalpine Zone ist, die obere Waldgrenze lag etwa um 300 m höher. Es begannen sich auch die Buche und die Tanne auszubreiten. In diesem klimatischen Optimum breiteten sich viele wärmeliebende Orchideen zu uns aus, besonders viele Waldarten aber auch viele Arten der „freien“ Flächen, obwohl sich die Bewaldung des Gebietes nicht günstig auswirken konnte. Wir können folgende Gattungen und Arten nennen: die meisten *Ophrys*, *Anacamptis pyramidalis*, *Himantoglossum hircinum*, restliche *Orchis*-Arten, *Liparis*, *Spiranthes*, *Neottia*, *Limodorum*, *Cephalanthera* und die restlichen *Epipactis*-Arten. In der folgenden Epiatlantik-Periode kam es zu schnellem Wechsel von feuchteren und trockeneren Klimaschwankungen, es war immer noch wärmer als heute. Es entstanden die Buchen-Tannenwälder, die Eichenwälder wurden in die niedrigeren und die Fichtenwälder in die höheren Lagen verdrängt – es entstanden die heutigen Vegetationsstufen. Wie war es aber möglich, daß gerade in diesem klimatischen Optimum, als fast das ganze Land bewaldet war, die wärmeliebenden Orchideen der „freien“ Flächen zu uns vordringen konnten? Es bietet sich nur eine mögliche Erklärung: diese Periode war die Zeit der ersten „grünen“ Revolution. Der neolithische Landwirt, der seine ersten

¹⁾ Nach Beendigung des Manuskriptes publizierte PROCHÁZKA seine Ansicht in der Arbeit „Prstnatec Russowův (*Dactylorhiza russowii*) – nově rozeznáný a vyhynulý druh československé květeny.“ – *Preslia* (Praha) **51**, 247–254, 1979. Von diesem Autor wurde diese Art 1980 in Nordböhmen wiederentdeckt.

²⁾ Nach den neuesten Meinungen sind die erzgebirgischen weißblühenden *Dactylorhiza*-Pflanzen keine ssp. *transsilvanica*, sondern eine andere, wahrscheinlich noch nicht beschriebene Sippe. [Korrekte Bezeichnung nach Meinung der Red.: *D. fuchsii* ssp. *transsilvanica* (Schur) Fröhner.]

Abb. 1: Die Hauptwege der Verbreitung von Orchideen in die Tschechoslowakei.

- I.a arкто-glazial – keine Orchideen
- I.b periglazial – z. B. *Cypripedium calceolus*
- I.c alpino-glazial – *Chamorchis alpina*
- II.a (balto-)boreal – *Dactylorhiza maculata* s. str.
- II.b (eu)atlantisch – z. B. *Dactylorhiza traunsteineri*
- II.c pontisch-sarmatisch – z. B. *Orchis militaris*
- III.a pontisch-dazisch – z. B. *Limodorum abortivum*
- III.b illyrisch-norisch – z. B. *Himantoglossum adriaticum*
- III.c mediterran-atlantisch – z. B. *Orchis mascula* ssp. *mascula*

Siedlungen in den günstig gelegenen Resten ursprünglicher borealer Steppen gründete, rodete jetzt viele Waldflächen mit Axt und Brand und bestellte sie. Von hier aus begann die intensive anthropogene Versteppung. Der Brachwirtschaft und der Beweidung wegen gab es dann viele günstige Flächen für die Verbreitung der Orchideen. Die Flora aus dieser Zeit wird meist als pannonisch bezeichnet. Von einem pannonischen Weg kann aber die Rede nicht sein, weil Pannonien – damals noch ein sumpfiges seenreiches Gebiet – ein Überrest des tertiären Meeres Tethys war, das für diese Flora unzugänglich blieb. Sie konnte nur auf einem Umweg zu uns kommen. Der eine, der pontisch-dazische Weg führte aus der Ostmediterraneis von der Küste des Schwarzen Meeres über den Balkan und am Südrand der Karpaten bzw. auch am Nordrand der Dinariden entlang, der andere, der illyrisch-norische Weg führte von dem westlichen Teil der Ostmediterraneis – aus der Adria – zwischen dem Ostrand der Alpen und dem Westrand der Dinariden in das Wiener Becken und von dort nach Norden. Das waren die Hauptwege der wärmeliebenden Wald- und Wiesen-Orchideen zu uns, einige von ihnen kamen auch aus der Westmediterraneis auf dem mediterran-atlantischen Wege durch das Rhone-Tal empor und längs des Rheins, des Mains und der Donau nach Norden und Osten. Nun einige Beispiele dazu.

Limodorum abortivum (L.) Sw.: fehlt in der ČSSR in Böhmen, Nordmähren und in einigen Gebieten der Slowakei, wo es die Niederungen und alle hohen Gebirge meidet. Diese Verbreitung zeigt deutlich den illyrisch-norischen bzw. pontisch-dazischen Weg.

Himantoglossum hircinum (L.) Spr.: Vor einigen Jahren wurde nachgewiesen, daß die in Böhmen schon längst ausgestorbene Unterart ssp. *hircinum* wuchs, dagegen die letzten noch existenten Fundorte in der Slowakei zur ssp. *caprinum* (Spr.) Sunderm. gehören. Sie blüht auch um einen Monat später und darum wurde sie übersehen. Höchstwahrscheinlich gehört auch die noch vor 10 Jahren an einem Fundort in mährischem Pannonikum wachsende Riemenzunge zur ssp. *caprinum*. Die ehemalige Verbreitung zeigt, daß die (mährisch-)slowakische Unterart ssp. *caprinum* wieder auf dem illyrisch-norischen oder pontisch-dazischen Wege zu uns gekommen ist, doch im ganzen nicht so weit wie *Limodorum* vorgedrungen ist, dagegen ist die böhmische, schon ausgestorbene nominale Unterart auf dem mediterran-atlantischen Wege gekommen.³⁾

Das gleiche gilt auch für *Orchis mascula* L. Noch vor etwa 10 Jahren herrschte die allgemeine Meinung, daß ssp. *mascula* für den herzynischen Teil und ssp. *signifera* (Vest.) Soó für den karpatischen Teil der Tschechoslowakei charakteristisch sind. Doch bei den Kartierungsarbeiten der letzten Jahre erwies sich, daß die ssp. *signifera*, die zu uns auf dem pontisch-dazischen Wege gekommen ist, weiter nach Westen vorgedrungen ist, als bisher angenommen wurde. Sie wächst fast in der ganzen Tschechoslowakei – die nördlichsten Vorkommen sind auf dem Rehorn im Riesengebirge und die westlichsten im Böhmischem Karst, wo sich auch Übergangsformen zur nominaten Unterart finden. Die ssp. *mascula* ist dagegen bei uns sehr selten und wurde verlässlich nur in den Vorbergen des Böhmerwaldes und des Erzgebirges nachgewiesen. Das zeigt deutlich den mediterran-atlantischen Weg für diese Sippe an, der wahrscheinlich über das Egerland führte.

Ophrys fuciflora (Schmidt) Moench: Die Situation um diese Art in der ČSSR versuchte unlängst (1977) KÜMPEL zu erläutern. Die Mehrheit unserer Pflanzen ist nicht typisch, sondern sie zeigt sehr viele Einflüsse von *Ophrys cornuta* und ist den west-europäischen Pflanzen im allgemeinen nicht gleich. Der größte Teil unserer Populationen wird durch Pflanzen gebildet, die wir als ssp. *holubyana* (Andr.) Jáv. bezeichnen. *Ophrys holubyana*

³⁾ Es wurde in der letzten Zeit nachgewiesen, daß es sich höchstwahrscheinlich bei den (mährisch-)slowakischen Pflanzen nicht um ssp. *caprinum* handelt, sondern um *Himantoglossum adriaticum* Baumann, welches dann nur auf dem illyrisch-norischen Weg gekommen sein kann.

Andr. wurde vor 60 Jahren als Hybride zwischen *fuciflora* und *cornuta* beschrieben, die klassische Lokalität war lange Jahre der wahrscheinlich verstümmelten Angabe wegen verschollen, durch einen Zufall wurde sie wiedergefunden. Die *Ophrys fuciflora* kam zu uns in der Atlantik-Periode auf dem illyrisch-norischen Wege, die *cornuta* aber auf dem pontisch-dazischen. Bei der Begegnung beider erfolgte die Introgression der Merkmale von *cornuta* in die *fuciflora*. Die introgredierte Populationen überlebten die Klimaverschlechterung in den folgenden Zeitperioden, die *cornuta* starb aus. Die heutige Verbreitung von *Ophrys fuciflora* bei uns zeigt deutlich die Gebundenheit an die Flächen, die in der Atlantik-Periode vom Menschen entwaldet wurden, die in dieser warmen Zeit durch die Täler bis unter die Hohe Tatra vorgedrungen sind und dort viele neolithische Siedlungen gegründet haben.

Das jüngere Holozän begann mit deutlicherer trockenerer und kälterer Periode des Subboreals (1250 bis 700 v. d. Z.). In der späten Bronzezeit erreichten die intensive Entwaldung und Beweidung der Landschaft, die in groben Umrissen ihr heutiges Aussehen bekam, ihren ersten Gipfel. Wenn in dem mittleren Holozän die Waldorchideen ihr erstes Optimum gefunden haben, so war es für die Wiesen- und Waldrand-Orchideen die Periode des Subboreals. Dann kam wieder eine ein wenig wärmere und feuchtere Periode des Subatlantiks (etwa von 700 v. d. Z. bis 600 n. d. Z.), als die Wälder (besonders Buchen-Tannen-Wälder) wieder zunahmen. Es war die Eisenzeit, die Zeit des Imperium Romanum und der Völkerwanderung. Für die Waldorchideen war diese Zeit das zweite Verbreitungsoptimum. Im Mittelalter folgten wieder kältere und wärmere, feuchtere und trockenere Klimaschwankungen des Subrezepts (des „Subepiatlantiks“), es kam wieder zur starken Entwaldung, die der Landschaft die letzten feinen Details des heutigen Aussehens aufprägten. Das war die Zeit des zweiten Optimums für die Orchideen der „freien“ Flächen, die bis jetzt andauert.

Zusammenfassend kann man feststellen, daß die Orchideen in die Tschechoslowakei erst in geologisch sehr junger Zeit eingewandert sind, die Waldarten überwiegend im Atlantik (von 6000 bis 4000 v. d. Z.), die außerhalb des Waldes wachsenden Arten teils im Boreal – die nicht sehr wärmebedürftigen (von 8300 bis 6000 v. d. Z.), teils im Atlantik und Epialantik – die wärmeliebenden (von 6000 bis 1250 v. d. Z.), d. h. im Neolith und in der Bronzezeit, dank auch der landwirtschaftlichen Tätigkeit des Menschengeschlechts. Darum sind sie treue Begleiter der Menschenkultur, was auch ihre jetzige Verbreitung und ihre Empfindlichkeit gegen die raschen Veränderungen der bisherigen Bewirtschaftungsweise bestätigen. Sehr viele Arten besiedeln heute sekundäre Standorte, verlassene Sandgruben, Felder, Obst- und Weingärten, und sie zeigen so ihre große Anpassungsfähigkeit, die für ihre Zukunft vielversprechend ist. Man kann sie mit Recht als anthropophile Arten bezeichnen. Leider gibt es auch einige Arten, wie z. B. *Orchis coriophora*, *Orchis palustris*, *Spiranthes spiralis* usw., die sich sehr schwer oder gar nicht anpassen können und unter den direkten und indirekten Einflüssen des Menschen sich in starkem und schnellem Rückgang befinden. Diese anthropofugen Arten sind unseres besonderen Schutzes und der Pflege bedürftig, und wir müssen alles dafür tun, daß auch diese Kleinode unserer Natur für die weiteren Generationen erhalten bleiben.

Literatur:

- BLAGOVĚŠČENSKIJ, A. V.: Biochemičeskije osnovy evoljucionnogo procesu u rastenij. Moskva 1950.
KÜMPPEL, H.: Ein Beitrag zur Kenntnis der westkarpatischen *Ophrys fuciflora*. Preslia (Praha) 49, 13–21, 1977.
LOŽEK, V.: Co dnes víme o vývoji středoevropské krajiny v poledové době. Živa (Praha) 25, 122–125, 1977.

- LOŽEK, V.: Holocén – geologická současnost. Vesmír (Praha) **56**, 328–335, 1977.
- NĚMEJC, F.: Paleobotanika. – IV. Angiospermae. Praha 1975.
- PROCHÁZKA, F.: Poznámky k rozšíření a taxonomii československých druhů čeledi Orchidaceae. Práce a studie – Přír., Pardubice, **6–7**, 63–95, 1975.
- SUNDERMANN, H.: Europäische und mediterrane Orchideen; 2. Aufl.; Hildesheim 1975.

Dipl.-Biol. O. Potůček, Pekná cesta 394, ČSSR-925 28 Pusté Úřany

Anthocyane und Evolution der europäischen Orchideen

Summary: Petals of European orchids contain mainly cyanidin 3-monoglucoside and -diglucosides. Characteristic anthocyanins of the *Orchidoideae* are two complex pigments "Orchicyanin I" and "Orchicyanin II", consisting of cyanin and a second organic compound. Biochemical Evolution of the anthocyanins in the European orchids is discussed and represented in an evolution scheme.

Einleitung

Blütenfarbstoffe sind für die Erhaltung und Entwicklung einer Orchideenart von großer Bedeutung. Die Biosynthese und der Typus der Pigmente werden durch Enzyme gesteuert und sind genetisch fixiert. Es handelt sich also um wichtige und charakteristische Eigenschaften der Pflanzen. In vielen Pflanzenfamilien sind die Farbstoffe bereits gründlich untersucht (HARBORNE 1967, HARBORNE 1975). Auch bei den tropischen Orchideen sind zahlreiche Bestimmungen durchgeführt (u.a. ARDITTI 1969). Über die Farbstoffe in den europäischen Orchideen ist dagegen erst relativ wenig bekannt (ARDITTI 1977). Aus diesem Grund haben wir vor einigen Jahren damit begonnen, die Anthocyane in den Blüten und auch anderen Pflanzenteilen der europäischen Orchideen systematisch zu untersuchen.

Chemischer Bau der Anthocyane

Die Anthocyane gehören zur Klasse der Flavonoide und bilden die breite Farbstoffpalette unserer Blütenpflanzen von rosa über rot, violett bis blau. Sie bestehen vor allem aus zwei Bausteinen: aus der eigentlichen Farbstoffkomponente, dem Anthocyanidin (Aglykon) und aus den daran gebundenen Zuckermolekülen. Die Anthocyanidine (Abb. 1a) unterscheiden sich durch die Zahl von OH-Gruppen oder auch OCH₃-Gruppen im Seitenring B. So enthält Pelargonidin nur eine OH-Gruppe in 4'-Stellung, Cyanidin zwei OH-Gruppen, je eine in 3'- und 4'-Stellung, Delphinidin drei OH-Gruppen (3', 4'- und 5'-Stellung). Bei den methylierten Anthocyanen Päonidin, Malvidin und Petunidin sind diese OH-Gruppen ganz oder teilweise durch OCH₃-Gruppen ersetzt.

Anthocyanidine kommen in der Natur nicht frei vor, sondern bilden zusammen mit Zuckermolekülen die Anthocyane. Der Zucker befindet sich fast immer in 3- bzw. 5-Stellung. Demgemäß werden die Anthocyane, die Cyanidin und Glucose enthalten, als Cyanidin-3-glucosid, -3,5-diglucosid usw. bezeichnet (Abb. 1 b-d).

An diesen Anthocyanen können zusätzlich organische Säuren zu acylierten Anthocyanen gebunden sein. Als vierte Komponente sind die in ihrer chemischen Struktur den Anthocyanidinen ähnlichen Flavonole von Bedeutung. Sie bilden mit den Anthocyanen größere komplexe Verbindungen, womit häufig eine deutliche Farbverschiebung verbunden ist (Abb. 1e).

Experimentelles

Bei den Untersuchungen wurden aus Gründen des Naturschutzes ausschließlich solche Verfahren angewendet, bei denen nur ein sehr geringer Bedarf an Pflanzenmaterial erforderlich war. Nach entsprechenden Vorversuchen war es möglich, bereits mit einer oder wenigen Einzelblüten eindeutige Bestimmungen durchzuführen. Dadurch war eine Schädigung der Pflanzen ausgeschlossen.

Die Blüten wurden, soweit möglich, kurz vor der Untersuchung am Standort entnommen und in frischem Zustand weiterverarbeitet. Ein vorangehendes Trocknen mußte wegen der Zersetzungsgefahr der Anthocyane vermieden werden.

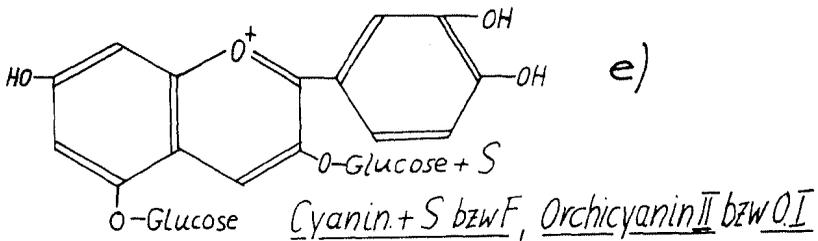
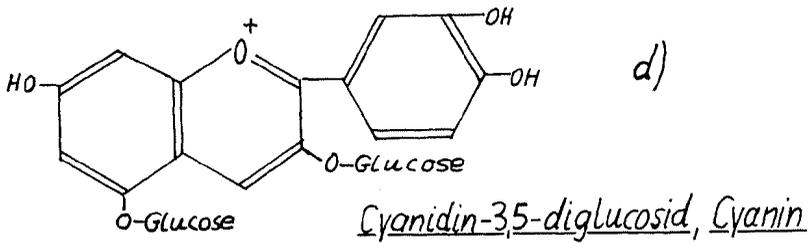
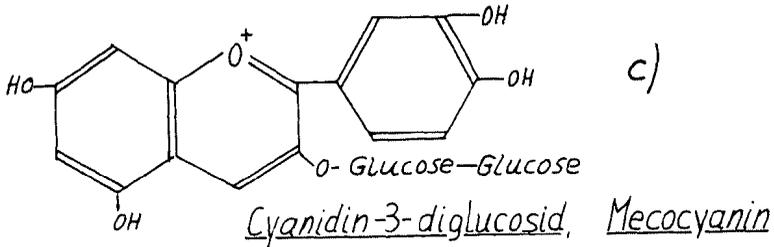
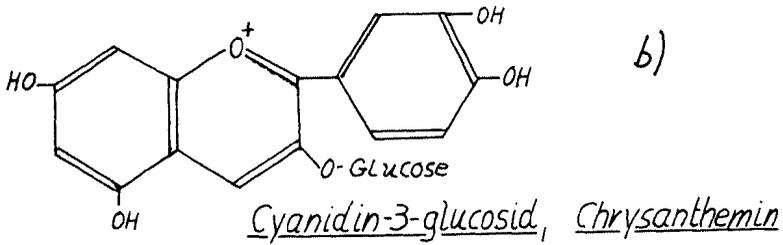
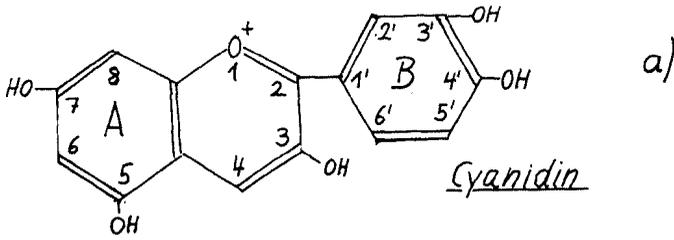


Abb. 1: Chemische Struktur der Anthocyane.

Die Pflanzenprobe wurde mit 1%iger methanolischer Salzsäure behandelt, wobei eine meist rote Lösung der Anthocyane entstand. Der farblose Rückstand konnte durch Zentrifugieren vollständig abgetrennt werden. Mit dem klaren, rotgefärbten Extrakt wurden Vorversuche zur orientierenden Bestimmung der Anthocyane mittels Papier- und Dünnschichtchromatographie durchgeführt. Dabei kamen mindestens 4 verschiedene Fließmittel, und zwar zwei lipophile (Butanol-Essigsäure-Wasser und Butanol-Salzsäure-Wasser) und zwei hydrophile (Salzsäure-Wasser und Essigsäure-Salzsäure-Wasser) zur Anwendung.

Diese Vorversuche erwiesen sich als notwendig, weil sich bestimmte, komplex aufgebaute Anthocyane leicht zersetzen und bei deren Anwesenheit besonders schonende Untersuchungsverfahren anzuwenden waren, z. B. schnelle Weiterverarbeitung der Proben, Vermeidung stark saurer Lösungen.

Für die Reindarstellung der Anthocyane erwies sich die Papierchromatographie und anschließendes Eluieren mit möglichst verdünnter Essigsäure als gut geeignet.

Zur Strukturklärung der isolierten Anthocyane wurden diese einem stufenweisen hydrolytischen Abbau sowohl in saurer als auch in basischer Lösung unterworfen. Die Ausgangs-, Zwischen- und Endprodukte dieser Reaktionen wurden durch Extraktion oder chromatographisch abgetrennt und mit chemischen und physikalisch-chemischen Verfahren (z. B. Absorptionsspektren) bestimmt.

Anthocyane in den Blüten der europäischen Orchideen

Die systematischen Bestimmungen der Pigmente in den europäischen Orchideen ergaben, daß die Blüten vor allem folgende fünf Anthocyane enthalten:

Chrysanthem (Cyanidin-3-monoglucosid)

Mecocyanin (Cyanidin-3-diglucosid)

Cyanin (Cyanin-3,5-diglucosid)

„Orchicyanin II“ (Cyanin + Komponente S)

„Orchicyanin I“ (Cyanin + Komponente F)

In Abb. 2 sind die typischen Chromatogramme verschiedener Orchideenarten dargestellt.

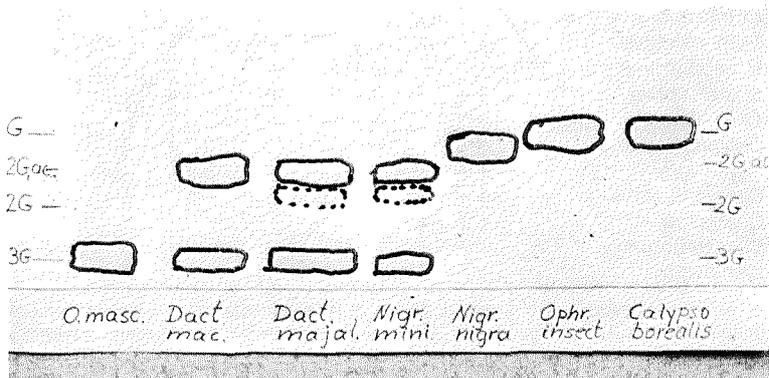


Abb. 2: Photographische Aufnahme der Papierchromatogramme von Anthocyanen in den Blüten europäischer Orchideen. Fließmittel n-Butanol-Essigsäure-Wasser (4:1:5). Abkürzungen: 3 G „Orchicyanin I“, 2 G Cyanin, 2 G ac „Orchicyanin II“, G Chrysanthem.

Bei den drei erstgenannten Anthocyanen Chrysanthem, Mecocyanin und Cyanin handelt es sich um gewöhnliche, auch in anderen Pflanzenfamilien weitverbreitete Farbstoffe.

Anders verhält es sich bei den komplexer aufgebauten zwei zuletzt genannten Anthocyanen. Diese konnten bislang nur in der Unterfamilie *Orchidoideae* festgestellt werden und gehen relativ leicht – vor allem Orchicyanin II – in Cyanin über. Aus diesem Grund wurde ihnen die Arbeitsbezeichnung „Orchicyanin II“ bzw. „Orchicyanin I“ gegeben. Der leichte Übergang zu Cyanin ist wohl auch der Grund dafür, daß in der Literatur für *Orchis mascula* das Cyanin (HARBORNE 1967, 1975) und auch für *Gymnadenia*

Tab. 1: Farbstoff in den Blütenblättern der europäischen und mit ihnen verwandten Orchideen.

	Chrysan- them in	Meco- cyanin	Epi- pactin	Cyanin	Orchi- cyanin II	Orchi- cyanin I
Orch. mascula				+	+	+++
O. morio				+	+	+++
O. longicornu				+	++	+++
Dact. maculata				+	++	+++
D. majalis				+	++	+++
D. sambucina				+	++	+++
Gymn. conopsea				+	++	++
G. odoratissima				+	++	++
Nigr. miniata ¹⁾				+	+++	++
Orch. simia				+	+++	++
O. militaris		+		+++	++	++
O. purpurea	+	P	+	++	+++	++
Serap. lingua [*])						
Barlia robert.	+			++	++	+
Ophr. apifera	++	L			++	P
O. speculum	+++				+	+
O. insectifera	+++	L				
Epip. palustris	+	++	+++			
E. helleborine	+	+++	+	+		
E. atrorubens	++	++	+	+		
Orch. ustulata	+ ²⁾	+++				
Calypso borealis	+++	+		+		
Nigr. nigra	+++					
Cypr. calceolus	+++	P				
C. reginae	+++	L				
C. cordigerum ³⁾	++	L				
List. ovata	+	P				

+ wenig, ++ mittel, +++ viel, L Lippe, P Perigonblätter. Die Angaben der Gehalte gelten für mindestens seit 2 Tagen geöffnete Blüten, wenn sich die bei Anthesebeginn häufig stark ändernden Farbstoffgehalte stabilisiert haben.

¹⁾ Vorläufige Untersuchung (s. Text), ²⁾ nur in Knospen und zu Beginn der Anthese, ³⁾ rotbraune Flecken auf dem weißen Labellum.

^{*}) Anm. während der Korrektur: Nach unseren neueren Untersuchungen enthalten *Serapias*-Arten neben Cyanidin-3-glucosid und Cyanindiglucosiden ein weiteres, für *Serapias* charakteristisches Anthocyan.

conopsea, allerdings japanischer Herkunft, Cyanidindihexosid (zu dem auch Cyanin strukturgemäß gehört) (JENO 1969) angegeben sind.

Eigenschaften und chemisches Verhalten deuten darauf hin, daß es sich bei den an Cyanin zum „Orchicyanin“ gebundenen Komponenten um Flavonoide, z. B. Flavonole bzw. kleinere Moleküle, z. B. organische Säuren handelt. Bei Orchicyanin I ist der komplexe Aufbau des großen Moleküls an den gegenüber Cyanin verringerten Wanderungsgeschwindigkeiten, also kleinen Rf-Werten in den Chromatogrammen bei allen verwendeten Fließmitteln zu erkennen, z. B. in Butanol-Essigsäure-Wasser: $R_f(\text{Cyanin}) = 0,26$; $R_f(\text{Orchicyanin I}) = 0,06$. Es ist möglich, daß die verschiedenen Orchideengattungen oder -arten im Orchicyanin unterschiedliche Komponenten enthalten, wodurch weitere chemotaxonomische Unterscheidungsmerkmale gegeben wären. Hier sind also weitere Untersuchungen wünschenswert. Orchicyanin I und II unterscheiden sich ausgeprägt in zwei Eigenschaften: Orchicyanin I bildet sich in der Blüte stets später als Orchicyanin II und hat eine mehr blaue Farbe gegenüber dem rötlichen Orchicyanin II. Ähnliche Farbverschiebungen nach blau durch Anthocyan-Säure- bzw. -Flavonol-Komplexe sind auch in der Literatur bereits beschrieben (YOSHIMATA 1974, GEORGE 1973). Die gefleckten Blätter von *Dactylorhiza majalis*, *D. maculata* und *Orchis mascula* enthalten ebenfalls in den dunklen Flecken als Hauptfarbstoffe Orchicyanin I und II (UPHOFF 1979).

Bei *Epipactis*-Blüten tritt neben Mono- und Diglucosiden ein Anthocyanidinglycosid auf, welches anscheinend für diese Gattung typisch ist und daher „Epipactin“ genannt wurde. Es besitzt eine charakteristische, nach rotorange tendierende Farbe.

Tab. 1 enthält eine Übersicht über die Verteilung der 5 Hauptanthocyane in den bisher untersuchten europäischen, bzw. mit ihnen verwandten Orchideen. Die Arten sind von unten nach oben zunehmend komplizierterem Aufbau ihrer Pigmente geordnet. Zum Teil ist eine deutlichere Gruppierung der Arten innerhalb einer Gattung zu erkennen. So enthalten z. B. alle untersuchten Cypripedien trotz sehr unterschiedlicher Herkunft (Europa – Asien – Nordamerika) dasselbe Anthocyan Chrysanthem. Innerhalb anderer Gattungen ist andererseits von Art zu Art eine stufenweise Entwicklung zu beobachten, vor allem bei *Orchis* vom Monoglucosid bis zum Orchicyanin I.

Taxonomisch von besonderem Interesse ist der Befund, daß *Nigritella nigra* und *Gymnadenia* ganz verschiedene Anthocyane enthalten (Chrysanthem bzw. Orchicyanin). Überraschenderweise stimmt *Nigritella miniata* in dieser Hinsicht mit *Gymnadenia* überein. Von dieser Art konnten allerdings bisher erst zwei Exemplare aus den Dolomiten untersucht werden. An demselben Standort befinden sich ebenfalls *N. nigra* und *Gymnadenia conopsea*. Letztere enthalten Orchicyanin, welches – wie durch andere Untersuchungen festgestellt wurde – in Mischformen stark dominiert (z. B. x *Gymnigritella suaveolens*). Um eindeutige Ergebnisse zu erhalten, sind weitere Untersuchungen an *Nigritella miniata* geplant.¹⁾

Erwähnenswert ist weiterhin, daß bei *Ophrys* außer den in der Tabelle aufgeführten Anthocyanen geringe Mengen eines Pigmentes mit hohen Rf-Werten bei Chromatogrammen mit wäßrigen Fließmitteln (Essigsäure-Salzsäure-Wasser) auftreten, was evtl. auf eine höhere Glykosidierungsstufe schließen läßt. Wegen der geringen Gehalte an diesem Farbstoff war eine Bestimmung bisher nicht möglich.

Gleiche Arten an verschiedenen Standorten enthalten nach bisherigen Untersuchungen, die vor allem bei *Orchis*, *Dactylorhiza* und *Gymnadenia* durchgeführt wurden, dieselben Anthocyane.

¹⁾ Anmerkung während der Korrektur: Unsere neueren Untersuchungen ergaben, daß die reinen *N. miniata* neben Chrysanthem auch Cyanidindiglucoside, jedoch kein Orchicyanin I enthalten.

Die absoluten Gehalte der Pigmente (% Anthocyanin bezogen auf das Frischgewicht der Blütenblätter) können am gleichen Standort stark schwankende Werte aufweisen, dagegen sind die relativen Gehalte zweier Anthocyane zueinander wesentlich artspezifischer, am gleichen Standort nahezu konstant und auch bei unterschiedlichen Standorten nur geringen – wenn auch etwas stärkeren – Schwankungen unterworfen. Da sich die relativen Gehalte der Anthocyane während der Entwicklung der Einzelblüten stark ändern, müssen solche vergleichenden Messungen stets an Blüten mit äquivalenten Entwicklungszuständen durchgeführt werden.

Entwicklungsgeschichte der Anthocyane

In der Entwicklungsgeschichte der Pflanzen treten erste Anthocyane bei den Moosen vor allem als Monoglucoside, z. T. auch als Diglucoside des Deoxycyanidins, bei dem die OH-Gruppe in 3-Stellung fehlt, auf (BENDZ 1962). Auch bei den Farnen kommt diese Verbindung, z. B. in den Wedeln, noch recht häufig vor (HARBORNE 1966).

Die Gymnospermen bilden – u. a. in jungen Zapfen – bereits in größerem Umfang die eigentlichen Anthocyane, und zwar nahezu ausschließlich die einfach gebauten 3-Monoglucoside. Die umfangreiche tabellarische Zusammenstellung der Anthocyane in den Gymnospermen von HARBORNE (1975) enthält nur wenige Diglucoside, sonst fast ausschließlich 3-Monoglucoside.

Hier liegen also bereits deutliche Hinweise vor, daß die 3-Monoglucoside, von diesen besonders Cyanidin-3-glucosid, in der Entwicklungsgeschichte der Pflanzen sehr früh auftreten.

Bei den Angiospermen, in denen der weitaus größte Anteil der Anthocyane verbreitet ist, untersuchte LAWRENCE (1939) die Verteilung der Anthocyane in Blüten, Früchten und Blättern von Blütenpflanzen mit dem Ergebnis, daß Cyanidin häufiger in weniger hoch entwickelten Pflanzen auftritt, und daß die 3-Monoglucoside in einer früheren Entwicklungsstufe als die 3,5-Diglucoside entstanden sind. LAWRENCE vermutet die selektiven Vorteile der 3,5-Diglucoside in ihrer höheren Stabilität gegenüber oxidierenden Einflüssen.

HARBORNE (1967) und andere Forscher haben diese Ergebnisse in neuerer Zeit bestätigt: Cyanidin-3-glucosid wurde in vielen primitiveren Arten gefunden, während Diglucoside, vor allem auch methylierte 3,5-Diglucoside (Päonidin-, Malvidin-, Petunidin-3,5-diglucoside) in höher entwickelten Pflanzen auftreten.

Durch eigene Untersuchungen konnten die bisherigen Ergebnisse durch folgende Befunde ergänzt werden: Cyanidin-3-monoglucosid tritt in besonderem Maße in Orchideenblüten auf, die außerdem Chlorophyll enthalten. Chlorophyll in den Blüten weist auf eine relativ frühe Entwicklungsstufe hin (KLEIN 1978), da die Blütenblätter sich aus den Übergangsformen von chlorophyllhaltigen Laubblättern zu Sporophyllen gebildet haben (ZIMMERMANN 1976).

In einer weiteren Versuchsreihe wurde untersucht, ob die phylogenetisch früh einzu-stufenden Vermehrungsorgane andere Pigmente enthalten als die Blütenblätter. Zu diesem Zweck wurden die Anthocyane in den Antheren der Orchideenblüten bestimmt.

In der Tat ergaben die Versuche, daß die Antheren der Orchideen in allen untersuchten Fällen das Anthocyan mit der einfachsten Glykosidierungsstufe, das Cyanidin-3-monoglucosid (Chrysanthemmin), enthalten. Außerdem treten höchstens noch die Diglucoside auf, doch nur dann, wenn die Blütenblätter ebenfalls mindestens diese Stufe erreicht haben. Die Anthocyane der Blütenblätter besitzen also niemals eine einfachere, meistens eine kompliziertere chemische Struktur als die Antherenpigmente.

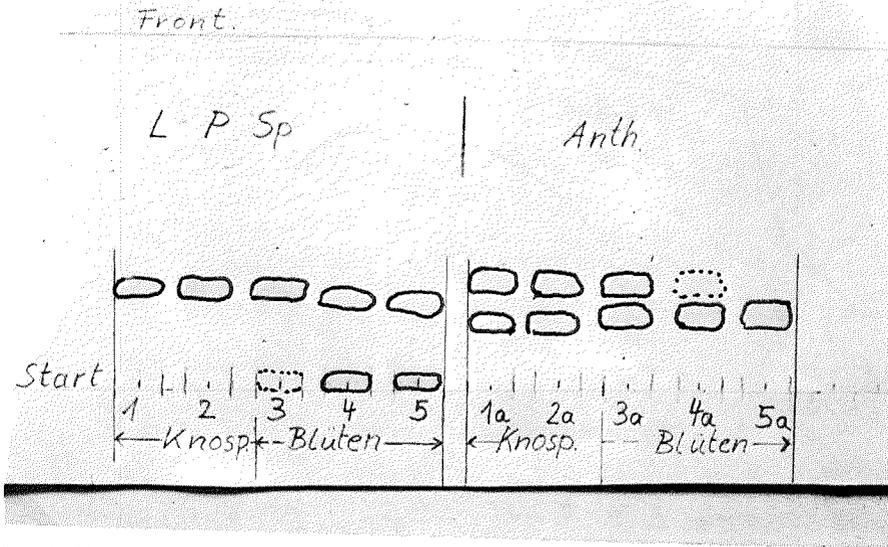
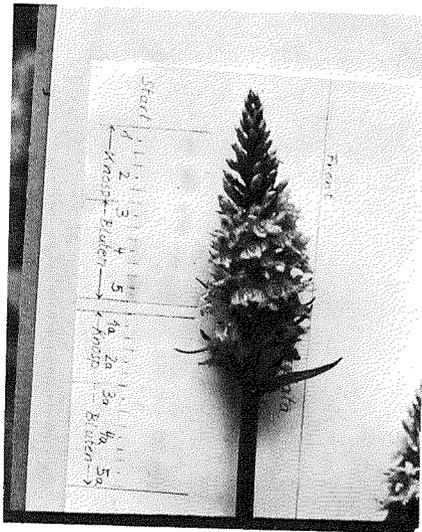


Abb. 3: Photographische Aufnahme der Papierchromatogramme von Anthocyanen in den Blütenblättern + Sporn (Nr. 1-5) und in den Antheren (Nr. 1a-5a) von *Dactylorhiza maculata*. Blütenblätter + Sporn und Antheren entstammen jeweils derselben Blüte. Nr. 1-5: Oberes Band Orchicyanin II, unteres Band Orchicyanin I. Nr. 1a-5a: Oben Cyanidin-3-monoglucosid, unten Cyanidin-diglucosid. Fließmittel: Butanol-Essigsäure-Wasser (4:1:5).



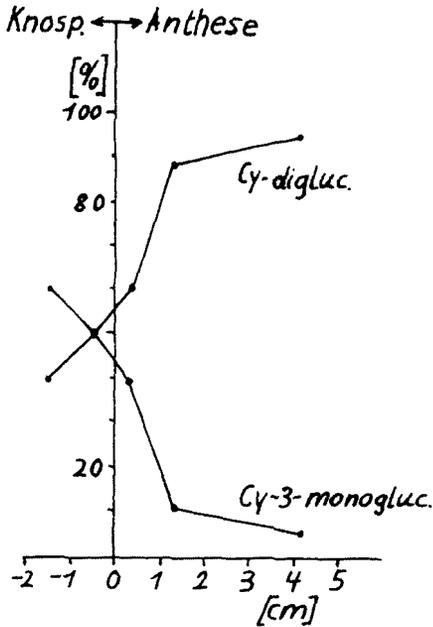


Abb. 4: Prozentuale Anteile von Cyanidin-3-monoglucosid und -diglucosid am Gesamtgehalt der Anthocyane in den Antheren von *Dactylorhiza maculata* in Abhängigkeit vom Entwicklungszustand der Blüte. Abszisse: Entnahmehöhe der Antheren aus den Knospen (-) bzw. Blüten (+) in cm.

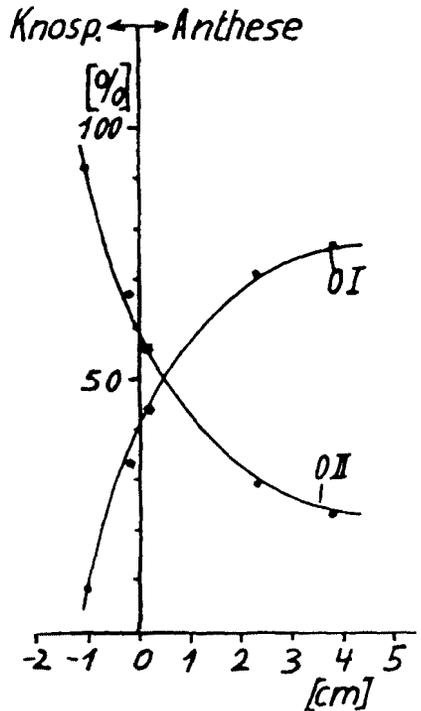


Abb. 5: Prozentuale Anteile von Orchicyanin I und II am Gesamtgehalt der Anthocyane in den Blütenblättern von *Dactylorhiza maculata* in Abhängigkeit vom Entwicklungszustand der Blüte. Abszisse: Entnahmehöhe der Knospen (-) bzw. Blüten (+) in cm.

In einer weiteren Untersuchungsreihe wurden die Anthocyane der Antheren aus verschiedenen Höhen der Infloreszenz, d. h. aus Blüten von unterschiedlichem Entwicklungszustand, quantitativ bestimmt. In Abb. 3 sind die erhaltenen Chromatogramme (Nr. 1a–5a), wiedergegeben. Abb. 4 enthält die graphische Auswertung der Ergebnisse. Danach nimmt der Gehalt des Monoglucosids bei zunehmender Entwicklung der Blüte ab, während dagegen die Diglucosid-Anteile steigen. Dieses Verhalten bestätigt bei Anwendung des biogenetischen Gesetzes – die Ontogenese ist die schnelle Rekapitulation der Phylogenese – ebenfalls, daß entwicklungs geschichtlich das Monoglucosid vor den Diglucosiden entstanden ist.

Aus den bisherigen Ergebnissen geht hervor, daß Orchicyanin sich phylogenetisch nach Cyanidin-3-monoglucosid und den Diglucosiden entwickelt haben muß. Um festzustellen, welches von den beiden Orchicyaninen entwicklungsgeschichtlich weiter fortgeschritten ist, wurden deren Eigenschaften und ontogenetische Entstehung näher untersucht.

Zu diesem Zweck wurden der Infloreszenz in verschiedenen Höhen Knospen bzw. offene Blüten entnommen und die Anthocyangehalte der Blütenblätter bestimmt. In Abb. 3 (Chromatogramme Nr. 1–5) und Abb. 5 sind die Ergebnisse für *Dactylorhiza maculata* dargestellt. Es bildet sich in den Knospen zunächst fast nur das rötliche Orchicyanin II. Erst zu einem späteren Zeitpunkt, vor allem mit Beginn der Anthese, setzt die Entstehung des blauviolettten Orchicyanin I ein. Dieser Vorgang ist bei näherer Betrachtung eines

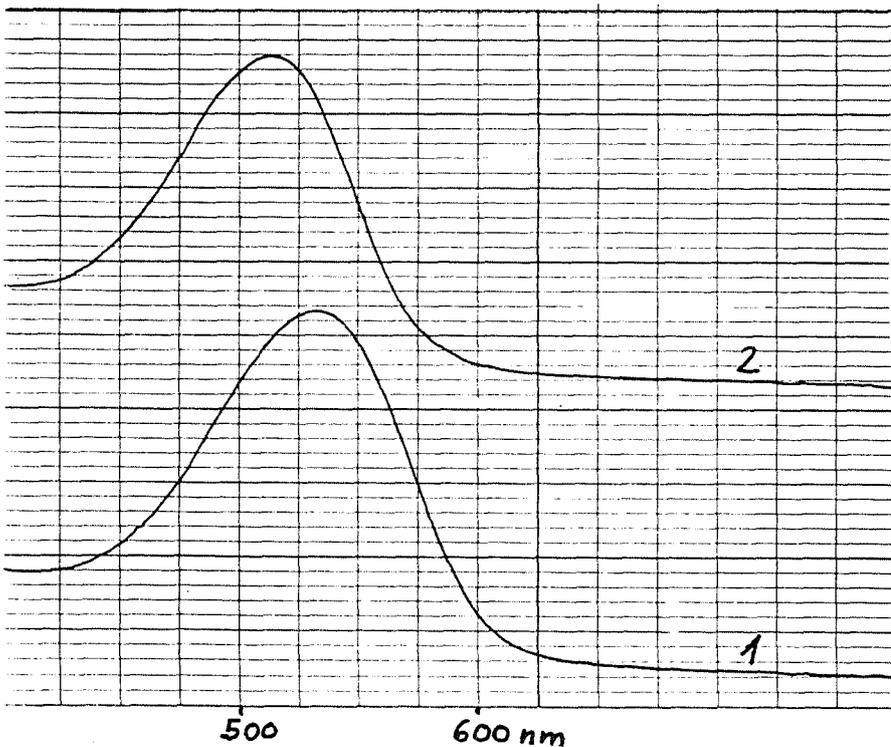


Abb. 6: Absorptionsspektren von Orchicyanin I und II.

Blütenstandes von *Dactylorhiza maculata* gut zu erkennen: die Knospen und sich gerade öffnende Blüten sind noch rot, während die schon längere Zeit geöffneten Blüten im unteren Teil der Infloreszenz eine zunehmend violette Farbe zeigen. Bei Anwendung des biogenetischen Gesetzes muß also Orchicyanin I phylogenetisch weiter entwickelt sein. Es wurden daher die Eigenschaften dieses Anthocyans hinsichtlich seiner Vorzüge bei der Selektion untersucht.

Orchicyanin I besitzt sowohl im Blütenextrakt als auch im reinen Zustand eine höhere chemische Stabilität. Vor allem auf Dünnschichtplatten verblaßte Orchicyanin II wesentlich schneller als Orchicyanin I.

Neben dieser höheren Beständigkeit dürften die optischen Eigenschaften eine besondere Rolle spielen. Erwähnt wurde bereits die blauviolette Farbe des Orchicyanin I gegenüber dem mehr roten Orchicyanin II. Diese Farbverschiebung ist gut an den Absorptionsspektren zu erkennen (Abb. 6). Orchicyanin I zeigt deutlich bathochrome Eigenschaften, d. h. eine Verschiebung des Absorptionsmaximums im sichtbaren Bereich nach längeren Wellenlängen, nämlich von 513 nm (grün) bei Orchicyanin II nach 537 nm (gelbgrün) bei Orchicyanin I. Da die sichtbare Farbe die Komplementärfarbe des absorbierten Bereichs ist, tritt infolgedessen eine Farbverschiebung von rot nach blauviolett ein. Der Vorteil dieses Farbwechsels besteht wahrscheinlich darin, daß die Blüten für bestäubende Insekten nach der Bildung von Orchicyanin I, also kurz nach Beginn der Anthese, wenn sich die Blüte voll entfaltet und damit bestäubungsbereit gemacht hat, besser sichtbar werden.

Stammbaum zur Evolution der europäischen Orchideen nach den Anthocyan-Vorkommen

Nach den beschriebenen Untersuchungsergebnissen ergibt sich für die Entwicklung der Anthocyane in den europäischen Orchideen folgende Reihenfolge:

Cyanidin-3-monoglucosid (Chrysanthemin) → Cyanidindiglucoside (Mecocyanin, Cyanin) → Cyanidin-3,5-diglucosid + S (Orchicyanin II) → Cyanidin-3,5-diglucosid + F (Orchicyanin I).

Bei Anwendung dieser Reihenfolge erhält man, eingebettet in das natürliche Pflanzensystem, das in Abb. 7 dargestellte Schema zur Evolution der Anthocyane in den europäischen Orchideen.

Die Anfänge der Entwicklung unserer Orchideen sind – so dürfen wir wohl annehmen – von den Liliengewächsen über einen gemeinsamen Vorfahren der „Urchidee“ ausgegangen. Diese Urform hat sich zunächst in einem bestimmten Areal ausgebreitet.

Durch Klimaänderungen in diesem Areal oder Eindringen in Gebiete mit anderen ökologischen Bedingungen haben sich diese Urformen den neuen Bedingungen durch Mutation und Selektion angepaßt. Damit waren die Voraussetzungen für eine Auffächerung, z. B. in Form von Urvertretern der Unterfamilien gegeben.

Diese frühen Formen der Orchideen haben in ihren Blüten relativ primitive Farbstoffe enthalten. Neben dem entwicklungsgeschichtlich alten Chlorophyll mag das Cyanidin-3-monoglucosid aufgetreten sein. Vertreter mit diesen älteren Pigmentstrukturen sind erhalten in *Listera* und *Cypripedium*.

Im Lauf der weiteren Entwicklung der Orchideenblüte, deren Aufgabe es war, Insekten für die Bestäubung heranzulocken, gab es vor allem zwei grundsätzliche Möglichkeiten: Weiterentwicklung der

Blütenform oder Blütenfarbstoffe.

Dabei machte das eine Verfahren, z. B. Blütenform, eine Weiterentwicklung der anderen Methode häufig überflüssig. Die zwei Alternativen sind bei vielen Gattungen deutlich zu erkennen. So besitzen *Cypripedium*, *Ophrys* und auch *Calypso* besonders differenzierte Blütenformen, während sich *Orchis*, *Dactylorhiza* und *Gymnadenia* hinsichtlich der Blütenfarbstoffe in einem fortgeschrittenen Stadium befinden.

Aus Tab. 1 und Abb. 7 ist ersichtlich, daß die Gattungen und Arten, die ihre Blütenform in besonderem Maß differenziert haben, durchweg das primitivste Anthocyan, Cyanidin-3-monoglucosid, außerdem oft Chlorophyll enthalten. Vor allem ist dieses deutlich bei *Cypripedium* und *Ophrys* zu erkennen. Mit Hilfe der Kesselfalle bei *Cypripedium*, bzw. durch die vielfach verblüffende Ähnlichkeit der *Ophrys*-Blüten mit Insekten, kombiniert mit Duftstoffen, veranlaßt die Orchidee das Insekt „mit List und Tücke“ zur Bestäubung ihrer Blüte.

Anscheinend gibt es unter geeigneten Bedingungen aber auch Übergänge zwischen den beiden Möglichkeiten Form und Farbe. Auch hier erweisen sich die *Ophrys*-Arten als Meister der Anpassung, indem sie nicht nur die Formen und Düfte anbieten, sondern auch in ganz differenzierter Weise das insektenwirksame Orchicyanin I in bestimmten Teilen der Blüte synthetisieren. So enthält *O. speculum* nur im behaarten Rand des Labellums und in den Perigonblättern bemerkenswerte Mengen Orchicyanin, während das blauglänzende Mal der Lippe nur das primitive Cyanidin-3-monoglucosid enthält. Es ist möglich, daß durch diese Farbstoffverteilung die Form der Blüte eine für das Insektenauge deutlichere Kontrastierung erfährt und eine optimale Ausrichtung des Insekts auf der Blüte während der Pseudokopulation bewirkt.

Im Gegensatz zu den zuvor besprochenen Gattungen ist beim Kreis um *Orchis* einschließlich *Dactylorhiza* eine ausgesprochen farbstoffbetonte Entwicklung zu beobachten. Bezeichnenderweise ist bis jetzt noch keine *Orchis* gefunden, welche nur das primitive Cyanidin-3-monoglucosid (Chrysanthem-in) enthält. Vielleicht ist eine solche Art bereits ausgestorben. *Orchis ustulata*, welche im aufgeblühten Zustand ausschließlich Diglucosid enthält, hat sich dagegen bis heute erhalten können. Von den bisher untersuchten *Orchis*-Arten ist sie daher – vom Gesichtspunkt der Anthocyane – als älteste zu betrachten.

Die weitere Entwicklung von *Orchis* ist gekennzeichnet durch eine zunehmende Fähigkeit zur Bildung von Orchicyanin II und I, wobei das Monoglucosid, das bis *O. purpurea* in geringen Gehalten, vor allem in den Perigonblättern, noch auftritt, aus dem Anthocyanmuster verschwindet. Während dieses Zeitraumes spalten sich die Gattungen *Barlia* und *Serapias* ab.

Danach werden auch die Diglucoside, die in *O. militaris* noch in relativ großen Anteilen auftreten, von Orchicyanin verdrängt. Im Verlauf der weiteren Entwicklung von *Orchis* nimmt hierbei die Fähigkeit zur Bildung von Orchicyanin I immer mehr zu, bis bei *Orchis mascula* dieses nahezu das einzige Anthocyan in den Blütenblättern ist.

Vor noch nicht allzu langer Zeit muß die Aufspaltung in *Orchis* und *Dactylorhiza* stattgefunden haben. Der wesentliche morphologische Unterschied dieser Gattungen besteht ja darin, daß *Dactylorhiza*, im Gegensatz zu *Orchis*, gespaltene Knollen besitzt. In dieser Hinsicht besteht Ähnlichkeit zwischen *Dactylorhiza* und *Gymnadenia*. *Gymnadenia* enthält ebenfalls Orchicyanin. Auch die Chromosomenzahlen von *Dactylorhiza* und *Gymnadenia* zeigen gleiche Werte bzw. Verdoppelung (40 bzw. 80). Hier liegt die Vermutung nahe, daß Wechselwirkungen zwischen diesen Arbeiten bei ihrer Entstehung eine Rolle gespielt haben.

Sicherlich ist der entwickelte Stammbaum nicht als endgültig zu betrachten. Er soll vielmehr dazu beitragen, gemeinsam mit anderen Eigenschaften Licht in die noch reichlich dunkle Vergangenheit unserer Orchideen zu werfen.

Diese Arbeit wurde von Instituten, Botanischen Gärten, Pflanzenzüchtern und Privatpersonen unterstützt. Der Verfasser dankt allen Beteiligten für die wertvolle Hilfe.

Literatur:

- ARDITTI, J.: Amer. J Bot **56**, 59, 1969
ARDITTI, J. & FISCH, M. H. in ARDITTI, J.: Orchid Biology, Ithaca u. London, 1977
BENDZ, G., MARTENSSON, O., TERENIUS, L.: Acta chem scand. **16**, 1183, 1962
GEORGE, A., GONZALES, C., STRAUSS, M. S., ARDITTI, J.: Biochem. System. **1**, 45, 1973
HARBORNE, J. B.: Phytochemistry **5**, 589, 1966
HARBORNE, J. B.: Comparative Biochemistry of the Flavonoids, London and New York; 1967
HARBORNE, J. B., MABRY, T. J., MABRY, H. (Hrsg.): The Flavonoids; London 1975
KLEIN, E.: Die Orchidee **29**, 21, 1978
LAWRENCE, W. et al.: Philos. Trans. R. Soc **230**, 149, 1939
SUNDERMANN, H.: Europäische und mediterrane Orchideen; Hildesheim 1975
UENO, N., TAKEMURA, E., HAYASHI, K.: Bot. Mag. Tokyo **82**, 155, 1969
UPHOFF, W.: Die Orchidee **30**, 184, 1979
YOSHIMATA, K., HAYASHI, K.: Bot. Mag. Tokyo **87**, 33, 1974
ZIMMERMANN, W.: Geschichte der Pflanzen; Stuttgart 1976

Prof. Dr. W. Uphoff, Fachhochschule Kiel, Legienstraße 35, D-2300 Kiel

Naturgegebenes Verhalten von *Gymnadenia conopsea* und *Listera ovata*

Summary: Natural behaviour of *Gymnadenia conopsea* and *Listera ovata*.

From 1972 to 1978 *Gymnadenia conopsea* and *Listera ovata* have been observed with regard to their life span on the seed orchard of the Federal Forest Research Station Mariabrunn near Vienna. The labelling of the plants made it possible to register and to evaluate their annual behaviour. The annual quantity of flowering plants as well as the increase respectively the loss of the crop has been coordinated with the course of the weather during the period of observation. From that it comes out that the habitats, which have been dried up because of the poorness of rainfall during the growing season, hinder considerably the orchids in their further growth. That decrease of growth of the individuals is linked with the local loss of the Mycorrhiza fungus of the orchids. That is substantiated by the series of experiments for the examination of the annual behaviour of the Mycorrhiza fungus of *Ophrys holosericea*, made from 1964 to 1968. That shows its great sensitiveness to nonexisting absorbable water and explains the short life span between 3 and 8 years, starting from the first flowering of *Ophrys apifera*, *O. holosericea*, *O. insectifera* and *O. sphecodes* as well as of *Himantoglossum adriaticum* and *Orchis tridentata*. According to the observations on the seed orchard, which have been finished yet, the life span, starting from the first flowering, is expected to the about 10 years in the case of *G. conopsea* and in the case of *L. ovata* probably twice as much.

1. Einleitung

Das Wissen über die Lebenslänge diverser heimischer Orchideen beruht vorwiegend auf mündlicher Weitergabe von am Standort gemachten Beobachtungen. Diese stützen sich auf die jährlich schwankende Anzahl der Individuen und auf den Wechsel ihrer Wuchsorte. Statistisch untermauerte Beobachtungen veröffentlichten bisher HERRMANN und TAMM.

HERRMANN (1969) wertete die von 1956 bis 1967 auf Standorten der Triaslandschaft an der Saale erfaßten *Orchis pallens*, *O. purpurea* und *Spiranthes spiralis* statistisch aus. Die Anzahl der jährlich gezählten Pflanzen wurden mit den meteorologischen Werten des Beobachtungszeitraumes verglichen. Auf Grund unterschiedlicher Wetterperioden unterteilte HERRMANN diesen in drei Zyklen, von denen der zweite, der extrem strenge Winter 1962/63, einen sehr großen Pflanzenausfall verursachte. Trotzdem vervielfachte sich die Anzahl der Individuen in der darauffolgenden Periode. Sie vergrößerte sich, gegenüber der ersten Periode, bei *O. pallens* um 433 %, bei *O. purpurea* um 203 % und bei *Sp. spiralis* um 162 %. Nach Ansicht von HERRMANN soll die durch den sehr kalten Winter ausgelöste Jarowisation und der Anstieg der Eistage um 240 % und der Schneedeckentage um 173 % die Ursache der Vergrößerung des Pflanzenbestandes sein.

2. Beobachtungsstandort und Arbeitsweise

Um das jährliche Verhalten heimischer Orchideen zu erfassen, stellte, durch freundliche Vermittlung von Ing. K. LIEBESWAR, dankenswerter Weise Prof. Dr. K. HOLZER von der Forstlichen Bundesversuchsanstalt Mariabrunn bei Wien, seine Pfropfplantage in Purkersdorf zur Verfügung. Sie liegt in der Flyschzone, an einem Westhang im östlichen Teil des Wienerwaldes in 340 bis 380 msm. Diese etwa 2 ha große Anlage war ursprünglich eine nicht ergiebige Mähwiese und wird von einem Eichen-Hainbuchen-Mischwald umgeben. Das hier vorherrschende Westwetter prägt ein voralpines Klima, welches in verschiedenen Jahren kurzfristig durch die aus dem Osten kommenden pannonischen Wettereinflüsse gestört wird.

Auf der Pflanzanlage sind Fichten-, Zirben- und Erlensamlinge und -pflanzungen ausgepflanzt. Ab 1965 wurden zwischen den heranwachsenden Baumen die wuchernden Graser und krautigen Pflanzen nicht mehr gemaht. Im mittleren, mehr trockenen Teil der Anlage breiteten sich vorwiegend *Gymnadenia conopsea* und weitere Orchideen-Arten aus, im sudwestlichen, von einer Quelle durchfeuchteten Teil und im Bereich des Schattens vom benachbarten Hochwald *Listera ovata*.

Von 1972 bis 1978 wurde wahrend der Bluhperiode zweimal jahrlich das Verhalten aller Orchideen erfat. Infolge des hohen und dichten Grases waren nur bluhende Pflanzen auffindbar, welche numeriert und mit Staben markiert wurden. Das Verhalten der Orchideen wurde wie folgend bewertet und durch Symbole ausgedruckt: als bluhende Pflanze (○), gut entwickelte, blutensprolose Pflanze (●), versehen mit Laubblattern in Jungpflanzengroe (◐) und, wenn keine Laubblatter auffindbar waren, als Ausfall (symbollos); siehe Tab. 1 und 2. Die mit Querstrich versehenen Symbole bedeuten, da die Individuen vor Bluhbeginn die durch das Symbol ausgedruckte Entwicklungsgroe hatten, jedoch wahrend der Bluhperiode vertrockneten.

Die Auswertung der jahrlich gesammelten Ergebnisse lat sich nach dem Gesichtspunkt des theoretischen bzw. tatsachlichen Verhaltens der Individuen vornehmen. Durch Addition aller jahrlich neu erbluhenden Pflanzen mit nachfolgender Reihung ihrer erreichten Entwicklungsgroe zu einem Bestand, ergibt das theoretische Verhalten der Individuen der Population. Ein jahresmaiger Vergleich der Anzahl der in den einzelnen Beobachtungsjahren unterschiedlich entwickelten Pflanzen ergibt das Resultat des tatsachlichen Verhaltens der Individuen. Dieses Resultat kann die Grundlage zur Ermittlung eines Faktums sein, welches, z. B. durch bestimmten Witterungsverlauf oder

Tab. 1: Durch Symbole dargestelltes jahrliches Verhalten numerierter *Gymnadenia conopsea* zwischen 1972 und 1978.

Symbole bedeuten: ○ = bluhende Pflanze, ● = gut entwickelte, blutensprolose Pflanze, ◐ = Pflanze mit Laubblattern in Jungpflanzengroe, ohne Symbol = Ausfall, Pflanze ohne Sprobaustrieb.

Pfl.-No	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	Pfl.-No	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978
3	○	●	○	●	●			71	○	●	●	●	●		
5	○							72	○	●	○	○	●	◐	
6	○	●	○					73	○	●	○	○	○	◐	
7	○	●						74	○	●	○	○	○	◐	○
8	○	●	●	●	●	◐		75	○	○	○	○	○	◐	○
17	○	○	○	○	●	◐		76	○	○	○	○	○	◐	○
18	○	●	○	●				77	○	○	○	○	○	◐	○
19	○	●	●	●				78	○	○	○	○	○	◐	○
20	○							79	○	○	○	○	○	◐	○
21	○	●	○	○	○	◐	○	80	○	○	○	○	○	◐	○
44		○						81	○	○	○	○	○	◐	○
45		○	●	●				82	○	○	○	○	○	◐	○
46		○	●	●				83	○	○	○	○	○	◐	○
47		○	○	○	○	○		84	○	○	○	○	○	◐	○
48		○	○	○	○	○		85	○	○	○	○	○	◐	○
49		○	○	○	○	○		86	○	○	○	○	○	◐	○
50		○	○	○	○	○		87	○	○	○	○	○	◐	○
51		○	○	○	○	○		88	○	○	○	○	○	◐	○
52		○	○	○	○	○		102				●	●	●	○
53		○	○	○	○	○		103				●	●	●	○
54		○	○	○	○	○		104				●	●	●	○
61		○	○	○	○	○		120				○	○	○	○
62		○	○	○	○	○		121				○	○	○	○
63		○	○	○	○	○		122				○	○	○	○
64		○	○	○	○	○		123				○	○	○	○
65		○	○	○	○	○		124				○	○	○	○
66		○	○	○	○	○		125				○	○	○	○
67		○	○	○	○	○		126				○	○	○	○
70		○	○	○	○	○		147				○	○	○	○
								148				○	○	○	○

Tab. 2: Durch Symbole dargestelltes jährliches Verhalten numerierter *Listera ovata* zwischen 1972 und 1978.

Bedeutung der Symbole siehe Tab. 1.

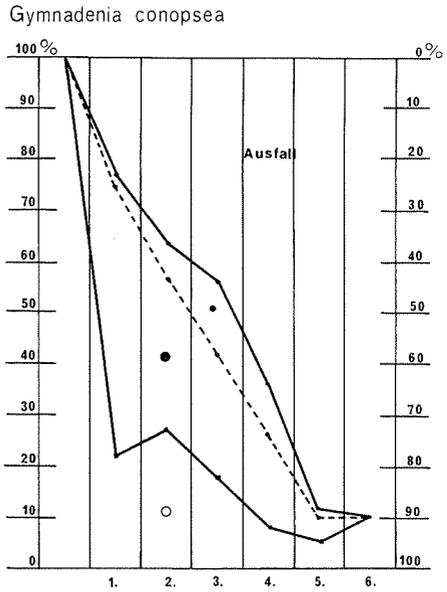
Pfl.-No	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	Pfl.-No	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978
4	○	○						98			○	●	●	●	●
9								99a							
10a	○	○	○	○		●	○	b			○	○	○	○	○
b	○	○	○	○	○	○	○	100			○	○	○	○	○
11	○	○	○	○	○	○	○	101			○	○	○	○	○
12a	○	○	○	○	○	○	○	b			○	○	○	○	○
b	○	○	○	○	○	○	○	106a			○	○	○	○	○
13	○	○	○	○	○	○	○	b			○	○	○	○	○
14	○	○	○	○	○	○	○	107			○	○	○	○	○
15	○	○	○	○	○	○	○	108			○	○	○	○	○
16a	○	○	○	○	○	○	○	109			○	○	○	○	○
b	○	○	○	○	○	○	○	110			○	○	○	○	○
22	○	○	○	○	○	○	○	111			○	○	○	○	○
23a	○	○	○	○	○	○	○	112			○	○	○	○	○
b	○	○	○	○	○	○	○	113a			○	○	○	○	○
24	○	○	○	○	○	○	○	b			○	○	○	○	○
25	○	○	○	○	○	○	○	114			○	○	○	○	○
26	○	○	○	○	○	○	○	115			○	○	○	○	○
27	○	○	○	○	○	○	○	116			○	○	○	○	○
28	○	○	○	○	○	○	○	117a			○	○	○	○	○
29	○	○	○	○	○	○	○	b			○	○	○	○	○
32	○	○	○	○	○	○	○	118			○	○	○	○	○
33	○	○	○	○	○	○	○	119			○	○	○	○	○
35	○	○	○	○	○	○	○	127			○	○	○	○	○
36	○	○	○	○	○	○	○	128			○	○	○	○	○
37	○	○	○	○	○	○	○	129			○	○	○	○	○
38a	○	○	○	○	○	○	○	130a			○	○	○	○	○
b	○	○	○	○	○	○	○	b			○	○	○	○	○
39a	○	○	○	○	○	○	○	131			○	○	○	○	○
b	○	○	○	○	○	○	○	132			○	○	○	○	○
40	○	○	○	○	○	○	○	133			○	○	○	○	○
41	○	○	○	○	○	○	○	134			○	○	○	○	○
42a	○	○	○	○	○	○	○	135			○	○	○	○	○
b	○	○	○	○	○	○	○	136			○	○	○	○	○
55	○	○	○	○	○	○	○	137			○	○	○	○	○
56	○	○	○	○	○	○	○	138			○	○	○	○	○
57	○	○	○	○	○	○	○	139			○	○	○	○	○
58	○	○	○	○	○	○	○	140			○	○	○	○	○
59a	○	○	○	○	○	○	○	142			○	○	○	○	○
b	○	○	○	○	○	○	○	143			○	○	○	○	○
60a	○	○	○	○	○	○	○	144			○	○	○	○	○
b	○	○	○	○	○	○	○	145			○	○	○	○	○
89	○	○	○	○	○	○	○	146			○	○	○	○	○
90	○	○	○	○	○	○	○	150			○	○	○	○	○
91	○	○	○	○	○	○	○	151			○	○	○	○	○
92	○	○	○	○	○	○	○	152			○	○	○	○	○
93	○	○	○	○	○	○	○	153			○	○	○	○	○
94	○	○	○	○	○	○	○	154			○	○	○	○	○
95	○	○	○	○	○	○	○	155			○	○	○	○	○
96a	○	○	○	○	○	○	○	156			○	○	○	○	○
b	○	○	○	○	○	○	○	157			○	○	○	○	○
97a	○	○	○	○	○	○	○	158			○	○	○	○	○
b	○	○	○	○	○	○	○	159			○	○	○	○	○
								160			○	○	○	○	○
								161			○	○	○	○	○
								162a			○	○	○	○	○
								b			○	○	○	○	○
								163a			○	○	○	○	○
								b			○	○	○	○	○
								164			○	○	○	○	○
								165			○	○	○	○	○
								166			○	○	○	○	○
								168			○	○	○	○	○

Entwicklungsrückganges vom Mykorrhizapilz, auf die jährliche Blühfolge bzw. Länge der Lebensdauer der Individuen behindernden Einfluß nimmt.

3. Auswertung und Interpretation

Auswertung des theoretischen Bestandes. Die Addition der jährlich neu erblühten *G. conopsea* ergibt den theoretischen Bestand, von dem im ersten Jahr nach Bestandsaufnahme 22% der Individuen erneut zum Blühen gekommen sind. Im zweiten Jahr erfolgt eine geringfügige Vergrößerung des blühenden Bestandes auf 27%, welcher nachfolgend sich bis auf 10% im ältesten Beobachtungsjahr verringert. Parallel zum Rückgang blühender Pflanzen erfolgt im ersten Jahr ein Ausfall von 23%,

Fig. 1: Theoretisches Verhalten des *Gymnadenia conopsea*-Bestandes im 1. bis 6. Jahr nach Bestandsaufnahme. Linke Werteinteilung: prozentuelle Abnahme blühender Pflanzen; rechte Werteinteilung: prozentuelle Zunahme des Ausfalles. Bedeutung der Symbole siehe Tab. 1.



Listera ovata

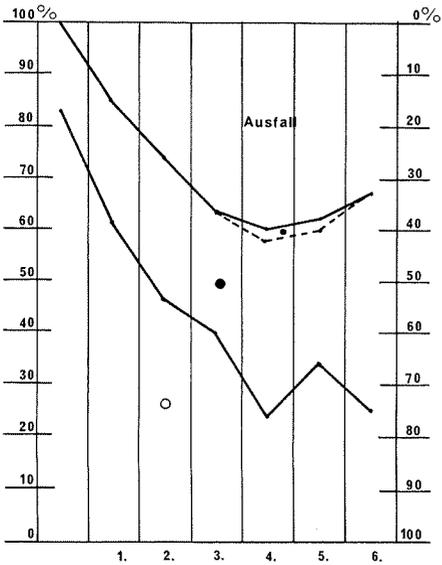


Fig. 2: Theoretisches Verhalten des *Listera ovata*-Bestandes im 1. bis 6. Jahr nach Bestandsaufnahme. Linke Werteinteilung: prozentuelle Abnahme blühender Pflanzen; rechte Werteinteilung: prozentuelle Zunahme des Ausfalles. Bedeutung der Symbole siehe Tab. 1.

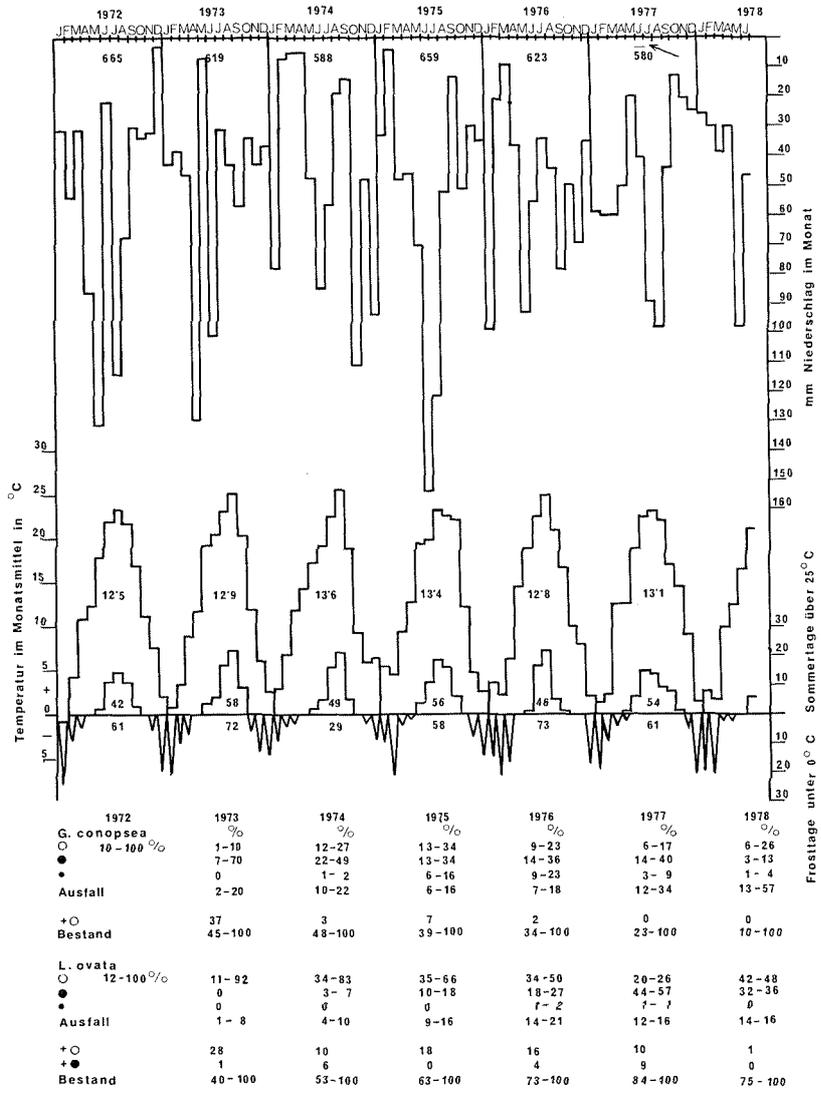


Fig. 3: In Prozent ausgedrücktes tatsächliches Verhalten des jährlichen *Gymnadenia conopsea*- und *Listera ovata*-Bestandes, wobei der jeweils vorjährige Bestand die Basis der Bewertung ist. Darüber vergleichend der Witterungsverlauf der einzelnen Beobachtungsjahre. Anzahl der Frosttage unter 0° C und die der Sommertage über 25° C, Werteinteilung rechts unten; Temperatur im Monatsmittel, Werteinteilung links; Niederschlagsmenge in mm, angeben für Monat und Jahr, Werteinteilung rechts oben. ↗ = Hinweis auf die gefallene 3 mm Niederschlagsmenge in den ersten drei Wochen im Juni 1977. Bedeutung der Symbole siehe Tab. 1.

welcher sich bis zum ältesten Beobachtungsjahr auf 90 % des theoretischen Bestandes vergrößert. Der Anteil nichtblühender Pflanzen verringert sich von anfangs 50 % des Bestandes bis zum vollständigen Ausfall; siehe graphische Darstellung Fig. 1.

Der Anteil der von *L. ovata* im ersten Jahr erneut zum Blühen gekommenen Individuen beträgt 51 % von einer 83 %igen Quote des theoretischen Bestandes. Nachfolgend verringert sich der Anteil bis auf 24 bis 34 %. Der anfangs 15 %ige Ausfall von Pflanzen vergrößert sich zusehends, um sich gegen Ende wiederum zu verkleinern. Bei nichtblühenden Individuen beträgt der Anteil anfangs 17 % und vergrößert sich den älteren Beobachtungsjahren zu; siehe Fig. 2.

Vergleichend zum ermittelten Ausfall von *G. conopsea* und *L. ovata* die Resultate, welche TAMM (1972) für *Dactylorhiza incarnata*, *D. sambucina*, *Orchis mascula* und *L. ovata* veröffentlichte. Nach seinen über 14 bis 30 Jahre dauernden Beobachtungen erreichen *D. incarnata* und *O. mascula* eine Lebenslänge von etwa 10 Jahren. Das jeweils auf 1 m² Waldwiese beobachtete Ausfallgefälle des Bestandes entspricht annähernd dem des *G. conopsea*-Bestandes der Propfplantage. Für *D. sambucina* wird eine Lebenslänge von 15 bis 20 Jahren angegeben und das diesbezügliche Gefälle des Bestandausfalles ist flacher als jenes von *G. conopsea*. Die von TAMM auf 1/4 m² Waldwiese beobachtete *L. ovata* erreichen eine Lebensdauer von fast 30 Jahren. Gegenüber diesem Bestand hat jener der Propfplantage, soweit beurteilbar, einen größeren Pflanzenausfall aufzuweisen.

Auswertung des tatsächlichen Bestandes. Beim Vergleich des tatsächlichen Verhaltens der Individuen der jährlichen Bestände unter- und miteinander, ist der jeweils vorjährige Bestand die Basis der Bewertung. Dieser Basiswert beinhaltet die restlichen Pflanzen früherer Jahre und die neu erblühten Individuen.

Bei *G. conopsea* schwankt der Anteil der jährlich zum Blühen gekommenen Pflanzen zwischen 10 und 43 %, der des Ausfalles zwischen 16 und 57 % und jener der nichtblühenden Individuen zwischen 17 und 70 %. Bei *L. ovata* beträgt der Anteil der jährlich erblühten Pflanzen zwischen 26 (Ausnahmefall?) bzw. 48 und 92 %, der Ausfall zwischen 1 und 21 % und jener der nicht zur Blütenausbildung erstarkten Pflanzen zwischen 0 und 58 %; siehe Fig. 3 unten.

Beim Versuch das tatsächliche Verhalten der Orchideen mit der Witterung des jeweiligen Jahres zu koordinieren, könnte sich ein die Orchideen beeinflussender Wetterfaktor ergeben. Um dies zu ergründen wird eine Gegenüberstellung mit meteorologischen Werten vorgenommen. Diese wurden mir freundlich von Dr. N. HAMMER, von der Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik Hohe Warte, Wien, zur Verfügung gestellt. Die Hohe Warte liegt etwa 18 km nordöstlich der Propfplantage und im Bereich der Witterscheide der aus Westen und Osten kommenden Witterungseinflüsse.

Die jährlich schwankende Anzahl der Frost- und Sommertage ergibt beim Vergleich mit dem Verhalten von *G. conopsea* und *L. ovata* keine Anhaltspunkte für einen die Orchideen fördernden bzw. hindernden Einfluß. Der Juni 1977 hatte gegenüber vergleichbaren Monaten anderer Jahre weniger Sommertage und trotzdem kam es zum Verrotten der Blüten- und Laubsprosse während der Blühperiode; siehe Fig 3.

Die Temperatur gibt Aufschluß über den Wärmezustand der Luft, über eine Energie, welche das pflanzliche Leben zu beeinflussen befähigt ist. Die im Beobachtungszeitraum gemessenen Temperaturen ergeben im Monats- und Jahresmittel unterschiedliche Werte im Nahbereich langjähriger Mittelwerte. Beim Vergleich dieser monatlichen Werte mit dem Verhalten der Orchideen ergeben sich keine Anhaltspunkte für eine direkte Beeinflussung. Der Mittelwert von Juni 1977 ist kein Spitzenwert, so daß die Wärme dieses Monats, wenn eine, so nicht die alleinige Ursache des Eintrocknens aller Blüten- und Laubsprosse der Orchideen sein kann; siehe Fig. 3.

Beim Vergleich der jährlichen Niederschlagsmenge, mit einer Differenz von 85 mm zwischen Maximum und Minimum, mit dem Verhalten der Orchideen ergibt sich keine Beeinflussung infolge zu geringer Niederschläge. Trotz ausreichender Niederschlagsmenge im Juni 1977 vertrockneten die Orchideen, wobei ihre Begleitflora keine solche Beschädigung aufweist. Eine nach Tagen detaillierte Aufschlüsselung offenbart bis zum 21. Juni eine Niederschlagsmenge von nur 3 mm. Diese Niederschlagsarmut bewirkte das vorzeitige Eintrocknen der Orchideen mit 60%igem Ausfall von Pflanzen des *G. conopsea*-Bestandes für das folgende Vegetationsjahr. Die gleichfalls von der Trockenheit in Mitleidenschaft gebrachte Begleitflora erholte sich durch die nachfolgenden Niederschläge.

In den übrigen Beobachtungsjahren war keine standortweite Trockenheit vorhanden, trotzdem kamen jährlich unterschiedlich viele Individuen im Bereich blühender Pflanzen nicht zum Austrieb; siehe Tab. 1 und 2. Dieser Ausfall ließe sich bei fehlendem Nachwuchs durch dichten Stand und/oder Kronenschluß der 35–45 cm hohen Begleitflora erklären. Infolge ständigen Nachwuchses ergibt sich zur Ergründung der Ursache die Frage, können möglicherweise die Mykorrhizapilze der Orchideen indirekt ihre Lebensdauer begrenzen?

Vegetatives Verhalten des Mykorrhizapilzes. In Zusammenhang mit der Ergründung der Lebenslänge heimischer *Ophrys*-Arten wurde der Versuch einer Klärung über das Verhalten des Mykorrhizapilzes innerhalb einer Vegetationsperiode unternommen. Von 1964 bis 1969 wurden mit Beginn der sommerlichen Ruheperiode, jeweils zwei Knollen von *O. holosericea* in sechs mit Wasserabzugslöchern und Standorterde versehene Versuchsgläser eingesetzt. Die Knollen lagen nahe am Glas,

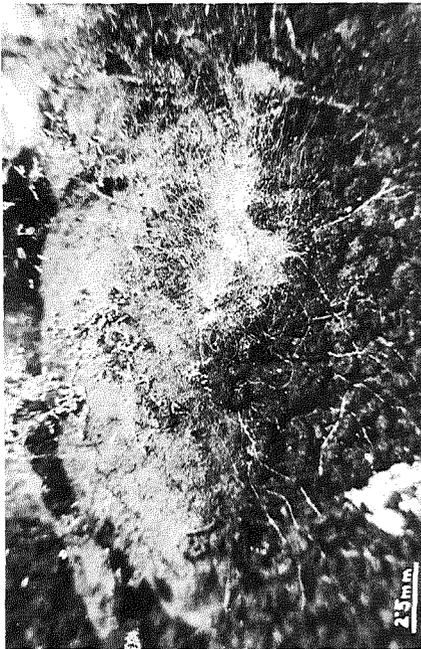
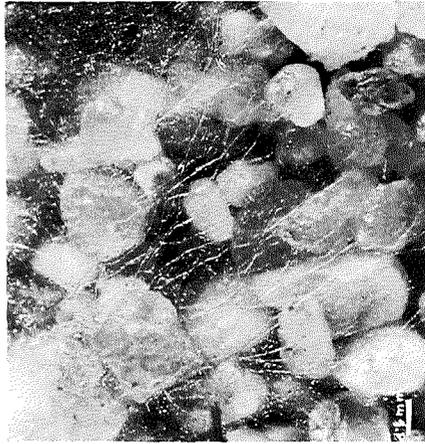


Abb.1: Ausbreitende Hyphen des Mykorrhizapilzes aus isolierter Infektionsstelle einer *Ophrys holosericea*-Knolle.

Abb. 2: Kleine Guttationströpfchen an den Hyphen des Mykorrhizapilzes.



wodurch jeder Entwicklungsvorgang von außen störungsfrei beobachtet werden konnte. Zur Vermeidung von Entwicklungsstörungen durch das Tageslicht wurden die Gläser mit schwarzem Karton umwickelt. Die Erdoberfläche war 7–8 mm hoch mit stark verrottetem Laub abgedeckt. Die Menge des Gießwassers entsprach der Entwicklung der *Ophrys* und der Jahreszeit.

In den Versuchsgläsern war in der durch die Sommerwärme ausgetrockneten Erde kein Myzel vorhanden. Mit beginnender Sproßentwicklung strahlten aus isolierten Pilzinfektionsstellen der Knollen die Hyphen überallhin ins Erdreich (Abb. 1). In das neugebildete Myzel wuchsen die *Ophrys*-Wurzeln und wurden über die Wurzelhaare infiziert. Aus alternden, absterbenden Wurzeln war eine ins Erdreich ausstrahlende, stärkere Hyphenentwicklung erkennbar. Die heranwachsende neue Knolle wird vor Beginn der Blühperiode der *Ophrys* über die Wurzelhaare infiziert.

Im zweiten Jahr wurde von Versuchspflanzen geernteter Samen um die Knolle gestreut. In bescheidenem Ausmaß keimte der vom Mykorrhizapilz infizierte Samen und wuchs zu Jungpflanzen heran. Damit war erwiesen, daß der Mykorrhizapilz der *Ophrys* in seinem Verhalten beobachtet wurde.

Zusammenfassend ausgesagt, wachsen die Hyphen während der vom Spätsommer bis Frühjahr dauernden Vegetationsperiode bevorzugt in die Mulmschichte und in derselben. Feuchte bis nasse Erde behindert nicht die Ausbildung des Myzels, ebenso Temperaturabsenkungen bis etwas über 0° C. Der eingetretene Entwicklungsstillstand setzt sich im Frühjahr bei Bodenwärme zwischen 8 und 10° C ungestört fort. Absichtliches während der Vegetationsperiode herbeigeführtes Austrocknen der Erde brachte das Myzel zum Absterben. Nachfolgende Durchfeuchtung hatte keine neuerliche Sprossung der Hyphen aus Wurzeln und Knolle aktiviert. Die Erde blieb für die weiteren Jahre pilzfrei. Die in ihrer Entwicklung gestörten Knollen verharteten bis über die sommerliche Ruheperiode in ihrer erreichten Größe. In der darauf folgenden Vegetationsperiode entwickelte sich ein stark geschwächter Sproß mit noch kleinerer Knolle. Ihr Austrieb überlebte die nachfolgende Vegetationsperiode nicht.

Zusätzlich in Sand (2–6 mm Korngröße) eingesetzte Knollen von *O. holosericea* dienten der Beobachtung der Aufnahme und des Ausscheidens von Wasser durch die Hyphen. In den Morgenstunden trüber Tage mit feuchtigkeitsgesättigter Bodenluft machte diese

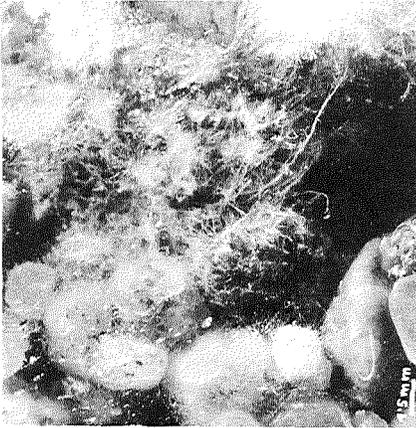


Abb. 3: Großes Guttationströpfchen an der Spitze einer stärkeren Hyphe des Mykorrhizapilzes.

die Guttation der Hyphen, durch perlenartig aneinandergereihte Tröpfchen, sichtbar (Abb. 2). Sie entstanden an den Wasserspalten der Hyphenzellen und volumenmäßig größer an vereinzelt Hypphenspitzen (Abb. 3). Die Guttation entzog sich bei geringster Erwärmung der Bodenluft ihrer Sichtbarkeit. Durch dieselben Wasserspalten nehmen die Hyphen leicht aufnehmbares Wasser aus dem Erdboden auf, welches bei Nichtvorhandensein zum Vertrocknen von Teilen des Myzels bzw. des Individuums des Mykorrhizapilzes führt.

Die Ergebnisse der Versuche fundieren die nachfolgende Aussage für den unregelmäßig großen, jährlichen Pflanzenausfall auf *Ophrys*-Standorten der Thermenlinie zwischen Wien und Wiener Neustadt. Die fast jährlich zwischen Februar und April tagelang anhaltenden trocken-warmen Südostwinde bewirken ein unregelmäßiges Austrocknen der oberen Erdschichte. Diese sich ergebende unterschiedliche Trockenheit reduziert unregelmäßig am Standort das Myzel des Mykorrhizapilzes und verursacht vorzeitiges Eintrocknen der in Mitleidenschaft geratenen Orchideen. Geschwächt sind diese im selben und nachfolgenden Jahr nicht mehr befähigt auszutreiben. Die zufällig auf bodenfeuchteren Wuchsorten wachsenden Orchideen entwickeln sich normal. Für eine größere Anzahl markierter Pflanzen dieses Gebietes wurde die Lebenslänge, vom ersten Blühen an, eruiert: für *Ophrys apifera* und *Himantoglossum adriaticum* bis 3 Jahre, *Ophrys holosericea*, *O. sphecodes* und *Orchis tridentata* bis 5 Jahre und für *Ophrys insectifera* bis 7 Jahre. In Kultur genommene Pflanzen erreichen eine längere Lebensdauer.

Analog zu diesen Ausführungen unterliegen die Individuen des *Gymnadenia*- und *Listera*-Bestandes der Pfropfplantage, bekräftigt durch die anfangs gegebene Statistik über ihr Verhalten (siehe Tab. 1 und 2), dem gleichen witterungsmäßigen Einfluß. Beschränkt auftretende Trockenheit am Standort wird zum wuchsortmäßigen Verlust des Mykorrhizapilzes führen, wobei er die Orchidee ihrer Befähigung zur autotrophen Ernährung überantwortet. Diese ermöglicht bei der Wurzelknollen ausbildenden *G. conopsea* eine kurzfristige, bei der ein Rhizom entwickelnden *L. ovata* eine längerwährende pilzfreie Lebensweise. Nach bisher vorliegenden Beobachtungen werden die begünstigsten *G. conopsea* eine, vom ersten Blühen an gerechnete, maximale 10jährige Lebensdauer und *L. ovata* möglicherweise eine solche von doppelter Länge haben.

4. Zusammenfassung

Auf der Pflanzanlage Purkersdorf der Forstlichen Versuchsanstalt Mariabrunn bei Wien wurde von 1972 bis 1978 *Gymnadenia conopsea* und *Listera ovata* auf ihre Lebenslänge beobachtet. Ihre Etikettierung ermöglichte ihr jährliches Verhalten zu erfassen und zu bewerten. Die jährliche Anzahl der blühenden Pflanzen, sowie ihre Zunahme und ihr Ausfall, wurde mit dem Wetterablauf der Beobachtungsperiode koordiniert. Daher ergab sich, daß die während der Vegetationsperiode durch Niederschlagsarmut austrocknenden Wuchsorte die Orchideen in ihrer Weiterentwicklung empfindlich behindern. Dieser Entwicklungsrückgang wird an den wuchsortmäßigen Verlust des Mykorrhizapilzes gebunden sein. Begründet wird dies durch die von 1964 bis 1969 durchgeführten Versuche zur Erforschung des jährlichen Verhaltens der Mykorrhizapilze von *Ophrys holosericea*. Diese ergaben ihre große Empfindlichkeit für fehlendes aufnehmbares Wasser und erklären die kurze Lebensdauer zwischen 3 und 7 Jahre für *Ophrys apifera*, *O. holosericea*, *O. insectifera*, *O. sphecodes*, *Orchis tridentata* und *Himantoglossum adriaticum*. Nach bisher nicht abgeschlossenen Beobachtungen auf der Pflanzanlage wird die Lebensdauer bei *Gymnadenia conopsea* etwa 10 Jahre und bei *Listera ovata* wahrscheinlich die doppelte Anzahl der Jahre betragen.

Danksagung:

Für Vermittlung und Unterstützung danke ich Herrn Ing. K. LIEBESWAR vom Botanischen Garten der Universität Wien und Herrn Dr. N. HAMMER von der Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik, Hohe Warte, Wien. Besonders herzlich danke ich Herrn Prof. Dr. K. HOLZER von der Forstlichen Bundesversuchsanstalt Mariabrunn bei Wien für die zur Beobachtung der Orchideen zur Verfügung gestellte Pflanzanlage in Purkersdorf.

Literatur:

- HERRMANN, E.: Die Blühfreudigkeit heimischer Orchideen in Abhängigkeit vom Wettergeschehen. Mitt. Arb. Beob. Schutz Heim. Orchid. 5, 38–51, 1969.
SCHAEDT, R.: Die pflanzlichen Symbiosen. G. Fischer, Stuttgart, 1962.
TAMM, C. O.: Survival and flowering of some perennial herbs. II. The behaviour of some orchids on permanent plots. Oikos 23, 23–28, 1972.
VÖTH, W.: Eine Beobachtung an Orchideen und Pilzen. Orchidee 17, 307–310, 1966.
VÖTH, W.: Wir helfen der Ragwurz auf die Beine. Orchidee 19, 131–132, 1968.

Walter Vöth, Botanischer Garten der Universität Wien, Rennweg 14, A-1030 Wien, Österreich.

Das OPTIMA-Projekt zur Kartierung der mediterranen Orchideen

Summary: Aims, methods, problems and organization of the OPTIMA-Projekt for the mapping of orchids in the mediterranean area are discussed. The method of grid-mapping is illustrated by examples from the eastmediterranean area (grid: UTM – 50, 10, 5 km). Maps of the vertical distribution of Cretan orchids are given.

Einleitung

Die Vollversammlung der ORGANIZATION FOR THE PHYTO-TAXONOMIC INVESTIGATION OF THE MEDITERRANEAN AREA (OPTIMA) hat am 26. Mai 1977 in Florenz auf Antrag des Arbeitskreises Heimische Orchideen (AHO) Baden-Württemberg eine Kommission mit der Aufgabe betraut, einen Verbreitungsatlas der mediterranen Orchideen im UTM-50-km-Raster vorzulegen. Bei dem OPTIMA-Projekt geht es also um die Erarbeitung großräumiger Verbreitungskarten, die die gesamten Areale der mediterranen Orchideen darstellen sollen. Dieses weitgesteckte Ziel soll mit Hilfe der in Mittel- und Nordeuropa bereits vielfach erprobten und wegen ihrer hohen Effizienz bewährten Rasterkartierung erreicht werden. In der Methode besteht Übereinstimmung mit der Kartierung der Flora Europaea (Jalas & Suominen 1972, 1973, 1976), deren Verbreitungskarten ebenfalls im UTM-50-km-Raster erscheinen.

Bedeutung des OPTIMA-Projekts

Das OPTIMA-Projekt ist ein spezieller Beitrag im Rahmen der laufenden internationalen Bemühungen zur biogeografischen Erforschung. Es hat in mehrfacher Hinsicht richtungswisende Bedeutung. Es gilt, am Modell der Orchideen die Rasterkartierung auch im Mittelmeergebiet voranzutreiben mit dem Ziel, die Basis biologischer Bestandsaufnahmen fortlaufend zu erweitern. Aus der Sicht des internationalen Artenschutzes ist dies eine wichtige Aufgabe unserer Zeit, weil sich schwierige Probleme des europäischen Naturschutzes gerade auf Südeuropa konzentrieren. Dies zeigt allein schon die hohe Zahl der dort vorkommenden Endemiten, die zumeist nur aus kleinräumigen Populationen mit wenigen Wuchsorten bestehen. Von der Sache her ergeben sich damit Probleme von allerhöchster Priorität, denn naturgemäß ist bei solchen Arten mit einem sehr geringen Weltbestand an Pflanzen die Gefahr, daß sie endgültig und unwiderbringlich auf der gesamten Erde verschwinden, am größten. Dieser Gefährdung kann nur begegnet werden, wenn es gelingt, wirksame Schutzmaßnahmen in Gang zu bringen. Derzeit ist es in aller Regel dem bloßen Zufall überlassen, ob und wie lange solche gefährdeten Sippen noch aufgefunden werden können. Der Aufbau eines internationalen Artenschutzprogrammes und die Durchsetzung wirksamer Schutzmaßnahmen stehen in Europa noch vor einem langen und beschwerlichen Weg. Über die Erarbeitung der Grundlagen und eine für jedermann verständliche Darstellung der Probleme sind jedenfalls am ehesten Fortschritte zu erwarten. Die Rasterkartierung ist dafür die geeignete Methode. Unter diesen Gesichtspunkten stellt eine Kartierung der Orchideen keinesfalls die vordringlichste Aufgabe dar, denn die europäischen Orchideen gehören trotz ihres gebietsweise rapiden Rückganges nach ihrer Arealstruktur grundsätzlich nicht in diese oberste Gefährdungsstufe. Aber ein solches Unternehmen kann den Weg für umfassendere biologische Bestandsaufnahmen bereiten, weil es mit Hilfe der großen Zahl von Freunden und Liebhabern europäischer Orchideen noch am ehesten realisiert werden kann.

Das Projekt der OPTIMA bedeutet den Versuch, im Zusammenwirken der führenden internationalen Fachorganisation mit den Liebhabern notwendige Aufgaben gemeinsam zu bewältigen. Die großräumige Bestandsaufnahme ist keine Aufgabe, bei der sich spektakuläre wissenschaftliche Lorbeeren erringen lassen, die aber bewältigt werden muß, wenn wir in wesentlichen Fragen überhaupt weiterkommen wollen.

Die OPTIMA stellt für dieses Unternehmen ihre Autorität zur Verfügung, übernimmt die Anleitung und Koordinierung und vermag vor allem die notwendige internationale Zusammenarbeit, aber auch die rasche Verbreitung der neu gewonnenen Erkenntnisse und Informationen zu gewährleisten. Ein fundamentales Anliegen der OPTIMA besteht in der unbedingten Forderung, daß die Staaten, deren Gebiet bearbeitet wird, in die Zusammenarbeit einzubeziehen sind.

Probleme der Kartierung

Die Probleme, vor denen eine großräumige Orchideen-Kartierung in Südeuropa steht, sind vielfältiger Art. Ein wesentlicher Teil der für Verbreitungskarten verwertbaren Angaben ist in einer außerordentlich breit gestreuten, vielsprachigen Literatur enthalten oder wird in zahlreichen Herbarien aufbewahrt. Der aus diesen Daten ableitbare Kenntnisstand ist aber noch aus weiteren Gründen problematisch. In räumlicher Beziehung fehlt es vor allem an einer gleichförmigen, flächendeckenden Durchforschung von ausreichender Genauigkeit. Daneben sind diese Daten vor allem für die häufigeren Arten viel zu spärlich, um darauf sinnvoll Verbreitungskarten aufbauen zu können.

Der überwiegende Teil der Daten muß deshalb aus neu zu organisierender Geländearbeit beigebracht werden. Hand in Hand mit der fortschreitenden Geländearbeit und dem Herausarbeiten des großräumigen Überblicks müssen aber auch die Probleme der Nomenklatur und der Taxonomie ihrer Lösung nähergebracht werden.

Auf weitere Probleme, etwa im Bereich des verfügbaren Kartenmaterials, sei nur am Rande hingewiesen.

Ziele des Projekts

Die weitgesteckten Ziele des OPTIMA-Projekts lassen sich nur erreichen, wenn es gelingt, auf allen Ebenen Entwicklungen in Gang zu bringen. Die Schwerpunkte sind unterschiedlich. Auf der großräumigen, interkontinentalen Ebene geht es vor allem um die übergreifenden Zusammenhänge. Auf der nationalen Ebene muß die fortlaufende Aufarbeitung der Funddaten im Vordergrund stehen.

Die Ziele des Projekts lassen sich wie folgt zusammenfassen:

- Herausgabe eines Verbreitungsatlas über die mediterranen Orchideen im UTM-50-km-Raster,
- Förderung und Unterstützung nationaler und regionaler Kartierungen in feineren Rastern, z. B. im UTM-10-km-Raster,
- Klärung von Fragen der Nomenklatur und Taxonomie,
- Erfassung und Aufbereitung der Literatur, Zusammenfassung zu Bibliographien,
- Revision und Auswertung des Herbarmaterials,
- Aufbereitung der gesamten Daten, insbesondere im Rahmen nationaler und regionaler Orchideenfloren,
- Bearbeitung von Fragen des Naturschutzes, insbesondere
 - Klärung der Gefährdungsgrade („Rote Listen“) und Gefährdungsursachen,
 - Vorschläge für Schutzgebiete und Schutzmaßnahmen,
- Kontaktpflege zur gesamten biologischen Rasterkartierung.

Die Ziele umreißen ein Programm von kontinuierlichem Charakter. Für den Verbreitungsatlas ist ein Bearbeitungszeitraum von 5 bis 10 Jahren vorgesehen.

Räumliche Abgrenzung des Projekts

Maßgebend sind die Verbreitungsgebiete der mediterranen Orchideenarten. Das Projekt erstreckt sich damit auf die gesamte Umrahmung des Mittelmeergebietes. Nach Osten ist der Iran einbezogen. Nach Norden lassen sich keine starren Grenzen ziehen, insbesondere wäre es nicht zweckmäßig, die Ausstrahlungen der mediterranen Orchideenarten nach Mitteleuropa auszuklammern (vgl. Karte 1).

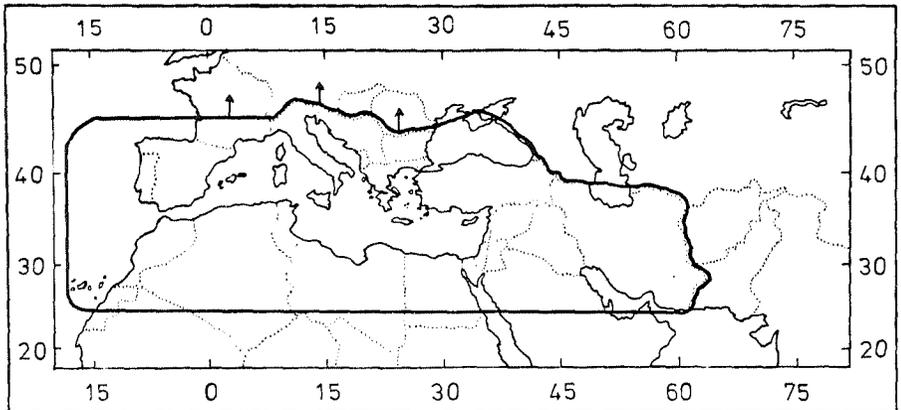
Durch die Einbeziehung von Nordafrika und Kleinasien reicht das Projekt über das Gebiet der Kartierung der Flora Europaea hinaus, wobei sich andererseits infolge methodischer Übereinstimmung keine zusätzlichen Probleme ergeben.

Als räumliche Bezugsbasis dient das UTM-50-km-Raster, aufgedruckt auf den Karten der Welt-Serie 1 : 1 Mio. Für nationale oder regionale Kartierungen kann zur Vermeidung von umfangreichen Datentransformationen als räumliche Bezugsbasis ein verfeinertes UTM-Raster (etwa 10 km oder 5 km) verwendet werden, doch hängen solche Entscheidungen noch von der Beantwortung zahlreicher anderer Fragen ab.

Taxonomische Bezugsbasis

Eine einheitliche taxonomische Liste der zu kartierenden Sippen ist für ein internationales Unternehmen unerlässlich. Für die floristische Kartierung von Mitteleuropa stellt diese die von EHRENDORFER (1973) herausgegebene „Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas“ dar.

Diesem Werk liegt bei der Anordnung der Sippen eine weitgehende Gleichschaltung im Artrang (bzw. als Kleinart) zugrunde. Dieses System entspricht am besten den praktischen Bedürfnissen der Kartierung und vermeidet den Zwang zu fortwährenden Umbewertungen, die mehr zur Verwirrung und Unübersichtlichkeit führen als zur Stabilität und Klärung beitragen. Es ist beabsichtigt, für das OPTIMA-Projekt eine taxonomische Liste herauszubringen, sobald der letzte Textband der Flora Europaea vorliegt.



Karte 1: Bearbeitungsschwerpunkt im Rahmen des OPTIMA-Projekts „Kartierung der mediterranen Orchideen“.

Organisation des Unternehmens

Das Verfahren zur Einsetzung und Bildung der OPTIMA-Kommission, die das Unternehmen aufbaut und leitet, hat einen vorläufigen Abschluß erfahren. Die Kommission hat folgende Zusammensetzung:

1. Sekretariat

Dr. H. BAUMANN, Böblingen (Leitung, Taxonomie)

Ständige Mitarbeiter:

Dr. S. KÜNKELE, Gerlingen (Zentrale Datensammlung)

Dr. K. SENGHAS, Heidelberg (Schriftleitung, Fachtagungen)

Dr. S. SEYBOLD, Ludwigsburg (Herbarmaterial)

Dr. E. WILLING, Berlin (Literatur, Bibliographie).

2. Mitglieder

M. G. AYMONIN, Paris/Frankreich

H. W. E. van BRUGGEN, Heemskerk/Niederlande

Dott. B. CORRIAS, Sassari/Italien

Dr. A. DAFNI, Haifa/Israel

Dott. C. Del PRETE, Pisa/Italien

Mr. Y. P. DIDUKH, Kiew/USSR

Prof. Dr. W. GREUTER, Berlin/Bundesrepublik Deutschland

Mr. J. KALOPISSIS, Athen/Griechenland

Dr. St. KOZUHAROV, Sofia/Bulgarien

Mr. E. LANFRANCO, Sliema/Malta

Prof. J. E. de LANGHE, Berchem/Belgien

Prof. Dr. H. MEUSEL, Halle/DDR

Dr. J. L. Perez CHISCANO, Villanueva de la Serena/Spanien

Prof. B. PETTERSSON, Umeå/Schweden

Doc. Dr. V. RAVNIK, Ljubljana/Jugoslawien

Dr. J. RENZ, Basel/Schweiz

Prof. Dr. A. ROZEIRA, Porto/Portugal.

Die Aufgaben des Sekretariats bestehen vor allem im Aufbau zentraler Dienste und in der Koordinierung des Unternehmens. Das Sekretariat arbeitet ehrenamtlich und nebenberuflich. Es verfügt über einen Jahresetat in Höhe von 250,— SF.

Die Aufgaben der Kommissionsmitglieder bestehen vor allem im Aufbau selbständiger Regionalstellen oder nationaler Kartierungen, in der Sammlung von Daten des Gesamtprojekts im eigenen Land und in der Anwerbung und Anleitung von Mitarbeitern.

Für die Bundesrepublik Deutschland hat die Stiftung zum Schutze gefährdeter Pflanzen (Bonn) die Schirmherrschaft über das Projekt übernommen.

Für die laufende Publikation von Zwischenergebnissen, insbesondere von Interimskarten oder von Anleitungen, steht das Mitteilungsblatt des AHO zur Verfügung.

Das Sekretariat strebt die Organisation internationaler Fachtagungen an, bei der spezielle Fragen behandelt, aber auch Kartierungsergebnisse vorgestellt werden sollen.

Ferner beabsichtigt das Sekretariat, gemeinsam mit der Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg (Institut für Ökologie und Naturschutz) eine eigene Publikationsreihe herauszugeben, die das Projekt begleiten und voranbringen soll.*) Einem entsprechenden Finanzierungsantrag, verbunden mit dem Vorschlag, daß die Publikationen an die Mitarbeiter des Projekts unentgeltlich abgegeben werden, hat die Stiftung Natur-

*) Dessen 1. Heft ist unlängst (1979) bereits erschienen, das 2. derzeit im Druck (Red.).

schutzfonds (Stuttgart) zugestimmt. Dem Vorsitzenden der Stiftung Naturschutzfonds, Herrn Umweltminister Gerhard WEISER, sei für die Unterstützung an dieser Stelle gedankt. Über die Stiftung Naturschutzfonds besteht auch die Möglichkeit, das OPTIMA-Projekt durch steuerbegünstigte und für die Orchideenkartierung zweckgebundene Spenden (Konto: 2828880 Landesgirokasse Stuttgart, Blz: 60050101 „Orchideenkartierung“) finanziell zu unterstützen. Die Spenden werden ausschließlich zur Finanzierung von Publikationen verwendet.

Fragen des Naturschutzes

In das Washingtoner Artenschutzübereinkommen sind sämtliche Orchideen einbezogen. Dies bedeutet, daß für die Einfuhr von wissenschaftlichem Belegmaterial in die Bundesrepublik Deutschland Ausfuhrgenehmigungen oder vergleichbare Dokumente der Herkunftsstaaten vorliegen müssen. Das Sekretariat der OPTIMA-Kommission ist in das wissenschaftliche Landesregister (im Sinn dieses Abkommens) eingetragen. Zur Revision des Herbarmaterials ist daher die Funktionsfähigkeit des internationalen Leihverkehrs gewährleistet. Aus Gründen der Dokumentation kann aber in Anbetracht der großen Zahl kritischer Sippen auf neues Belegmaterial nicht verzichtet werden. Bei der Diskussion dieser Fragen wird völlig übersehen, daß Benennung und Bewertung einer Sippe, aber auch die darauf aufbauende Identifizierung von Organismen, keine feststehenden Tatsachen sind, sondern subjektive Meinungen eines Autors bzw. Finders verkörpern. Es gehört zu den feststehenden wissenschaftlichen Arbeitsmethoden, daß Meinungen nachprüfbar und nachvollziehbar sein müssen. Doch kann diesen Forderungen auch ohne eine Zerstörung der gesamten Pflanzen entsprochen werden.

Möglichkeiten der Mitarbeit

Es bedarf keiner weiteren Begründung, daß das Unternehmen nur dann reale und zeitgemäße Ergebnisse hervorbringen kann, wenn es von einer möglichst breiten Mitarbeit getragen wird. Dazu gibt es folgende Möglichkeiten:

1. Übermittlung von Fundlisten an das Sekretariat.

Es wird gebeten, für die Fundorte die UTM-Koordination anzugeben oder die Fundorte in Kartenskizzen oder Kartenkopien möglichst genau einzutragen. Die Fundlisten müssen Angaben enthalten über Fundort, möglichst mit Meereshöhe, Datum und Namen des Beobachters. Bei Herbarbelegen ist die Angabe der Aufbewahrungsstelle und einer Sammelnummer notwendig. Kritische oder seltene Funde können auch durch Fotos belegt werden. Das Sekretariat gewährleistet bei einer Veröffentlichung von Funddaten exakte Quellentreue.

2. Verstärkte Publikation von Funddaten möglichst unter Angabe der UTM-Koordination oder Rasterfelder (vgl. BAYER et al. 1978). Diese Rasterangaben sind international lesbar und mühelos lokalisierbar, Vorzüge, die erwarten lassen, daß sich dieses System rasch durchsetzen wird.

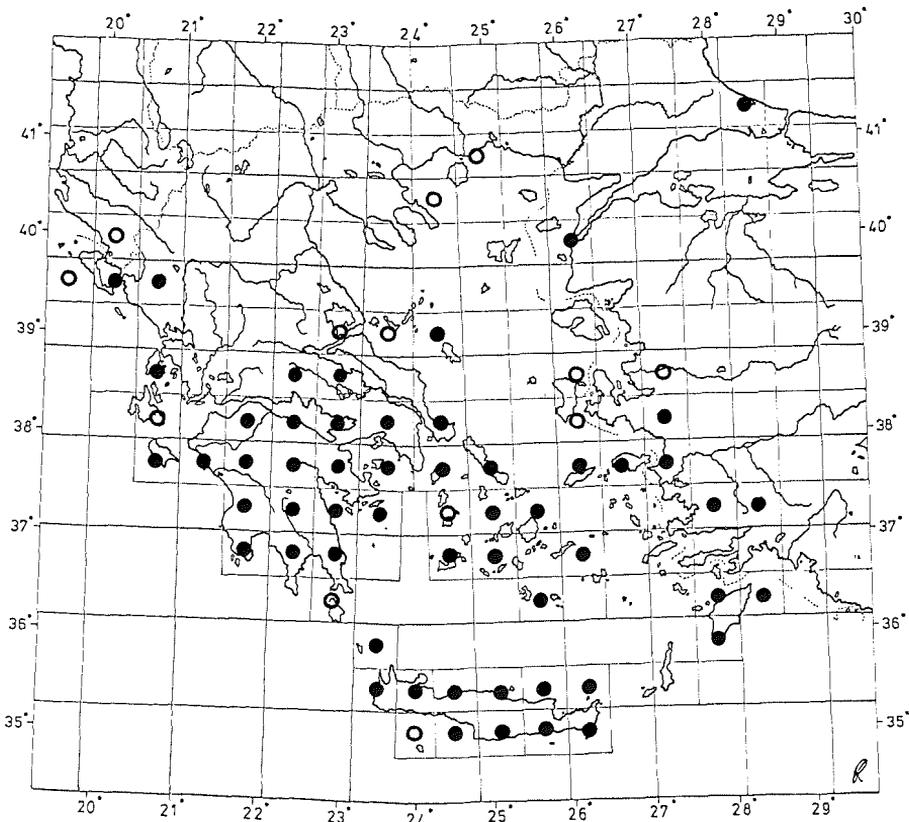
3. Übernahme von regionalen Bearbeitungen in Abstimmung mit dem Sekretariat. Sie setzen eigene systematische Geländebearbeitungen und die Aufbereitung aller verfügbaren Daten voraus. Das Sekretariat stellt für solche Bearbeitungen die in der zentralen Datensammlung erfaßten Funddaten zur Verfügung, erwartet dabei aber eine Ausrichtung an den Zielen und Methoden des Gesamtprojekts.

4. Schließlich kann die Kartierung auch dadurch sehr wesentlich unterstützt werden, daß bei der Planung von Urlaubsreisen schlecht bearbeitete Räume verstärkt berücksichtigt werden. Es ist vor allem das Ziel von Interimskarten, solche Bearbeitungslücken aufzudecken.

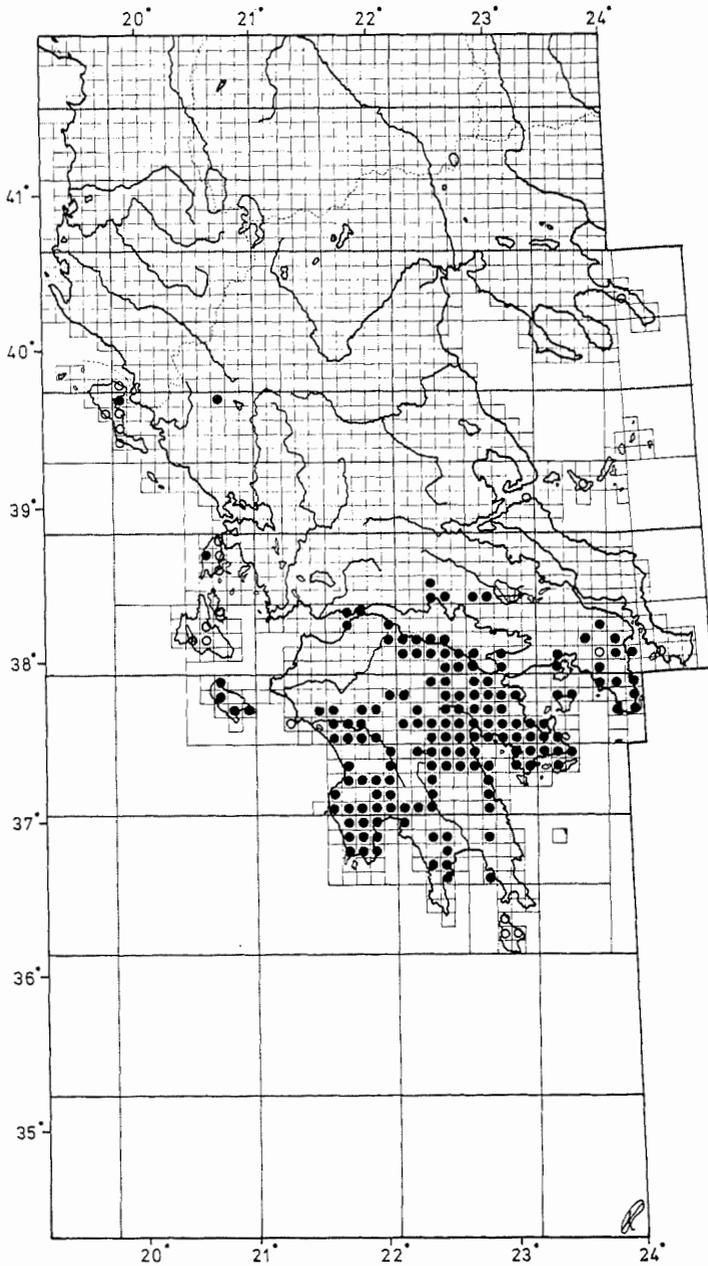
Bedeutung neuer Funddaten

Für die Kartierung sind sämtliche Funddaten, insbesondere auch solche über häufige Sippen, von gleichwertiger Bedeutung. Es ist bei der Mitteleuropa-Kartierung längst als Fehler vergangener Zeiten erkannt worden, häufige Arten zu vernachlässigen. In Südeuropa ergibt sich jedoch selbst bei der Erfassung sämtlicher Quellen aus Vergangenheit und Gegenwart immer noch ein denkbar schlechter Bearbeitungsstand. Dies läßt sich am Beispiel der Insel Euboea (3775 qkm), nach Kreta (8618 qkm) die zweitgrößte Insel in der Ägäis, näher erläutern. Die Flora von RECHINGER (1961) weist für diese Insel unter Verwertung sämtlicher Quellen 30 Orchideensippen nach. Für die einzelnen Arten werden zwischen 1 und 5 Fundorte, insgesamt 43, angegeben. Die Folge ist, daß für die häufigen und verbreiteten Arten auch nicht mehr Fundorte bekannt sind als für seltene Arten.

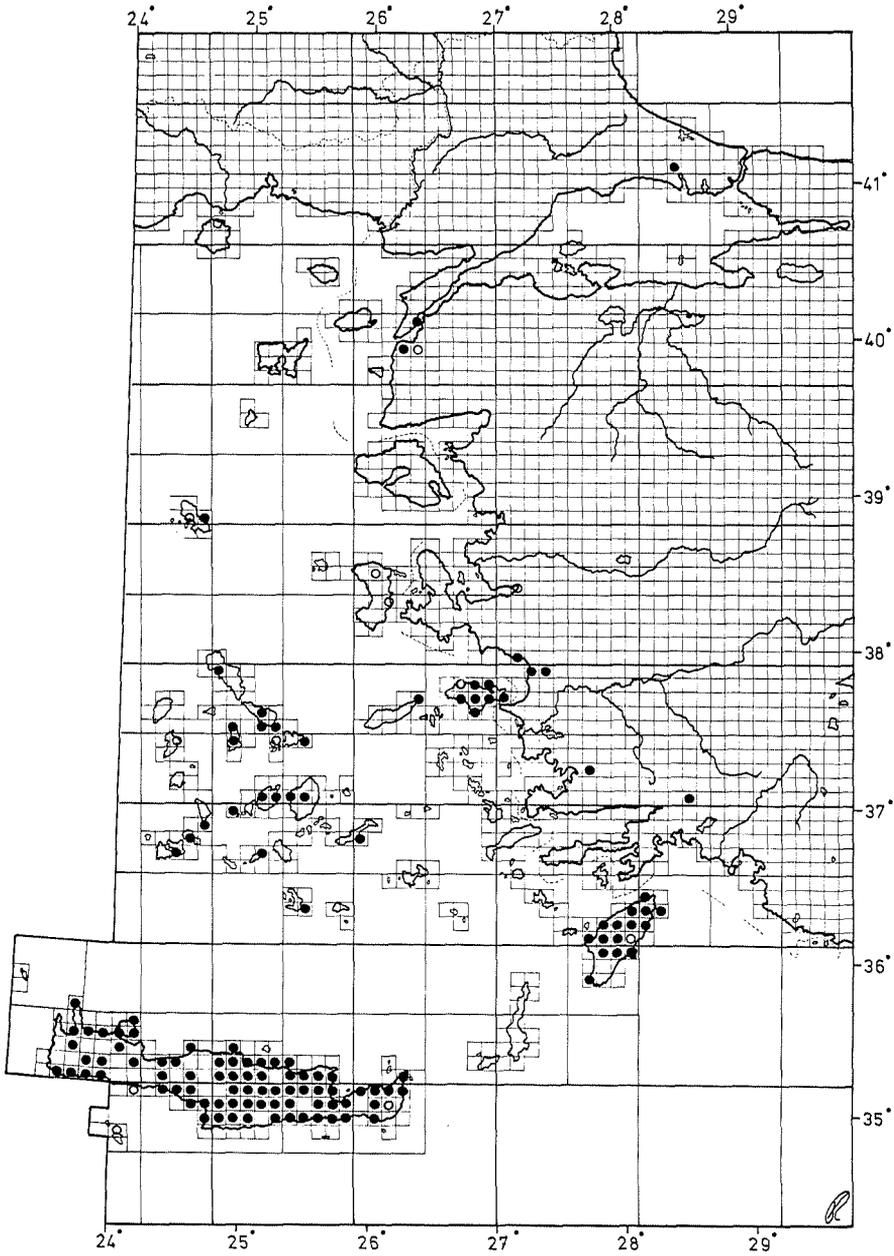
Ein zutreffenderes Bild über die realen Verbreitungsverhältnisse der einzelnen Orchideensippen kann daher nur auf dem Weg erarbeitet werden, daß



Karte 2: *Ophrys lutea* im ostmediterranen Raum (1. Fassung, Stand: 31. 12. 1978, Raster: UTM 50 km).
○ = Funddaten vor 1950, ● = Funddaten seit 1950.



Karte 3: *Ophrys lutea* in Griechenland (Raster: UTM 10 km).



Karte 4: *Ophrys lutea* in der Ågäis (Raster: UTM 10 km).

- die systematische Geländearbeit verstärkt wird und
- die Funddaten veröffentlicht werden.

Dazu besteht auch allein schon deshalb Anlaß, weil im Fall der Insel Euboea der weitaus größte Teil der Funddaten noch aus dem letzten Jahrhundert stammt.

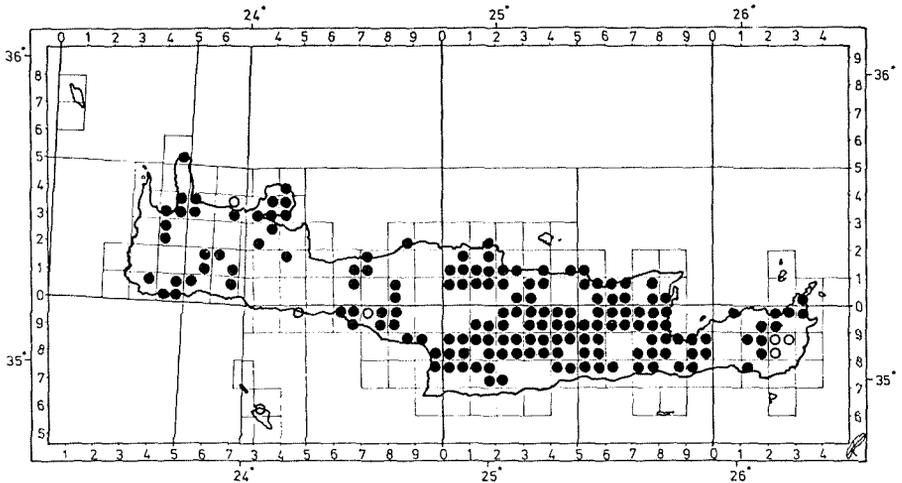
Der Bearbeitungsstand von Euboea stellt nicht etwa das Beispiel eines extrem vernachlässigten Raumes dar, sondern ist für Griechenland, ja sogar für weite Teile von Südeuropa, charakteristisch. Unter den zahlreichen gefährdeten höheren Pflanzenarten gibt es genügend Sippen, die seit ihrer Entdeckung nicht mehr lebend beobachtet wurden. Dieser unzureichende Kenntnisstand ist ein entscheidendes Hemmnis beim raschen Aufbau wirksamer Schutzmaßnahmen.

Es ist deshalb unzutreffend, wenn die Bearbeitungsverhältnisse von Mitteleuropa auf andere Räume Europas übertragen werden. Ohne gründliche Geländearbeit und die Veröffentlichung neuer Funddaten läßt sich ein reales Bild über die Verbreitung der einzelnen Orchideensippen nicht gewinnen.

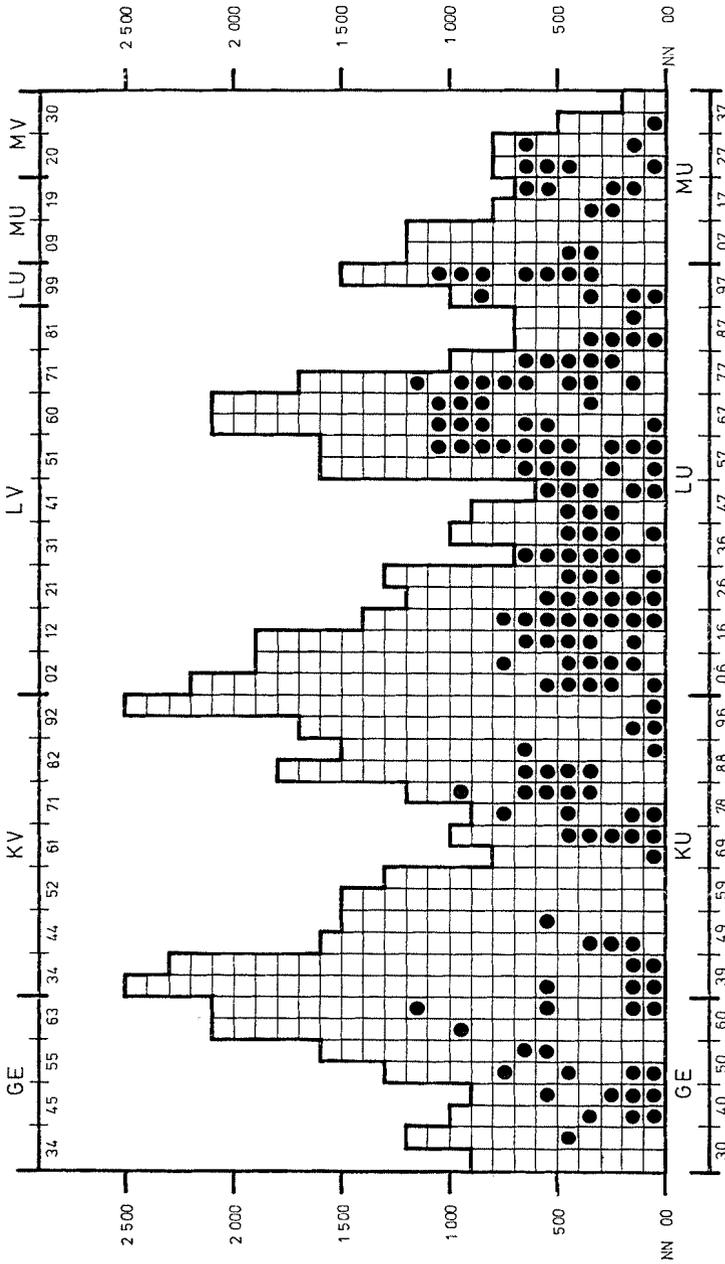
Kartenbeispiele aus dem ostmediterranen Raum

Als erstes Beispiel wurde mit *Ophrys lutea* die in weiten Teilen des ostmediterranen Raumes häufigste Orchideensippe ausgewählt. Karte 2 zeigt im UTM-50-km-Raster einen Ausschnitt des geplanten Verbreitungsatlas. Die Funddaten sind zeitlich differenziert (vor bzw. nach 1950). Dadurch werden die Räume mit rezenten Funddaten sichtbar. In Mittel- und Nordgriechenland sowie in der westlichen Türkei ist die Verbreitung dieser Art selbst im 50-km-Raster noch weitgehend ungeklärt. Bei der Darstellung des derzeitigen Bearbeitungsstandes in dem UTM-10-km-Raster (Karten 3 und 4) heben sich die bislang einigermaßen flächendeckend bearbeiteten Räume deutlich ab. Nachdem die Literatursauswertung bereits sehr weit vorangeschritten ist, dokumentieren diese Interimskarten für Mittel- und Nordgriechenland in erster Linie den zu Beginn der Kartierung vorgefundenen Kenntnisstand. Er beschränkt sich auf zufällige Funddaten.

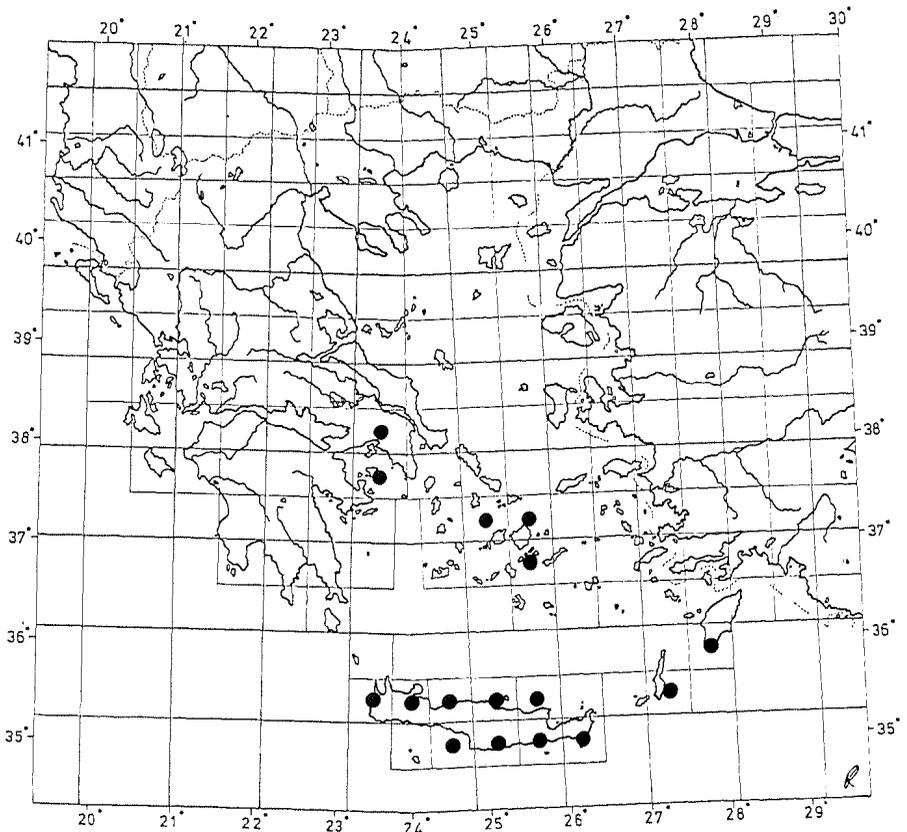
Für Kreta wird die horizontale Verbreitung von *C. phrys lutea* auch noch im UTM-5-km-Raster dargestellt (Karte 5). Diese Art ist bisher in 38 % der Rasterfelder nachgewiesen.



Karte 5: Die horizontale Verbreitung von *Ophrys lutea* auf Kreta (Raster: UTM 5 km).



Karte 6: Die vertikale Verbreitung von *Ophrys lutea* auf Kreta (Raster: UTM 5 km + 100 Höhenmeter).

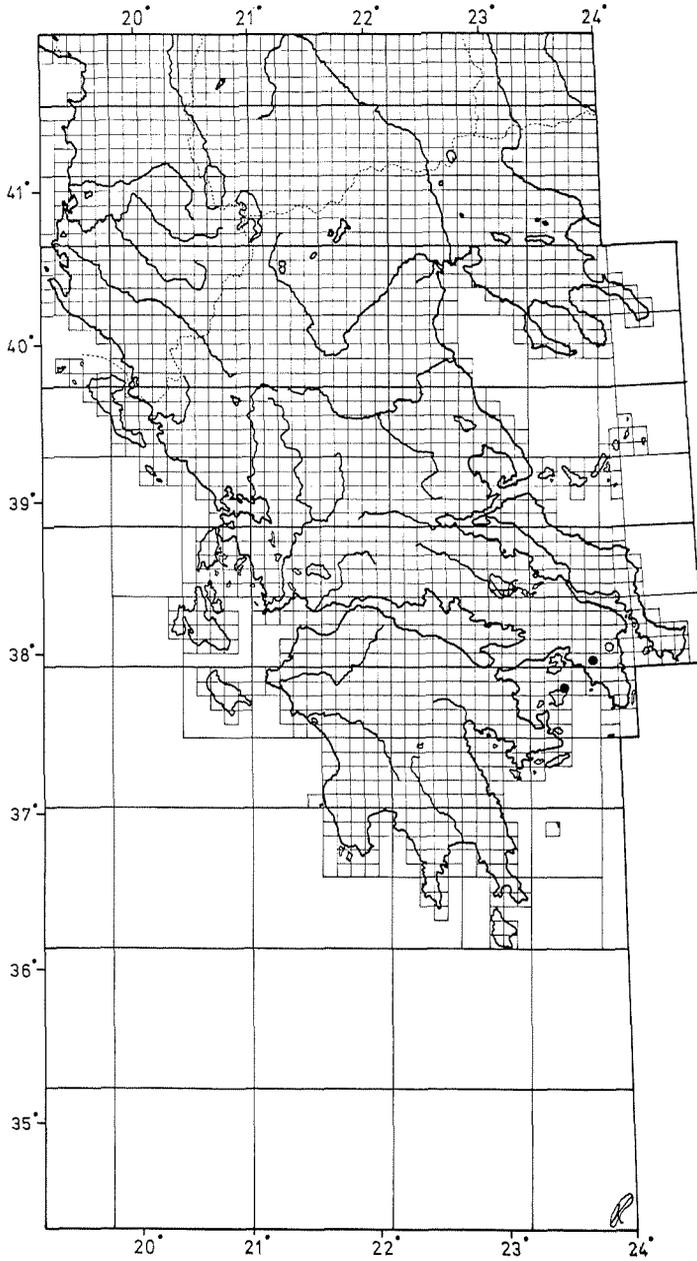


Karte 7: Die Verbreitung von *Ophrys doerfleri* (5x) (Raster: UTM 50 km).

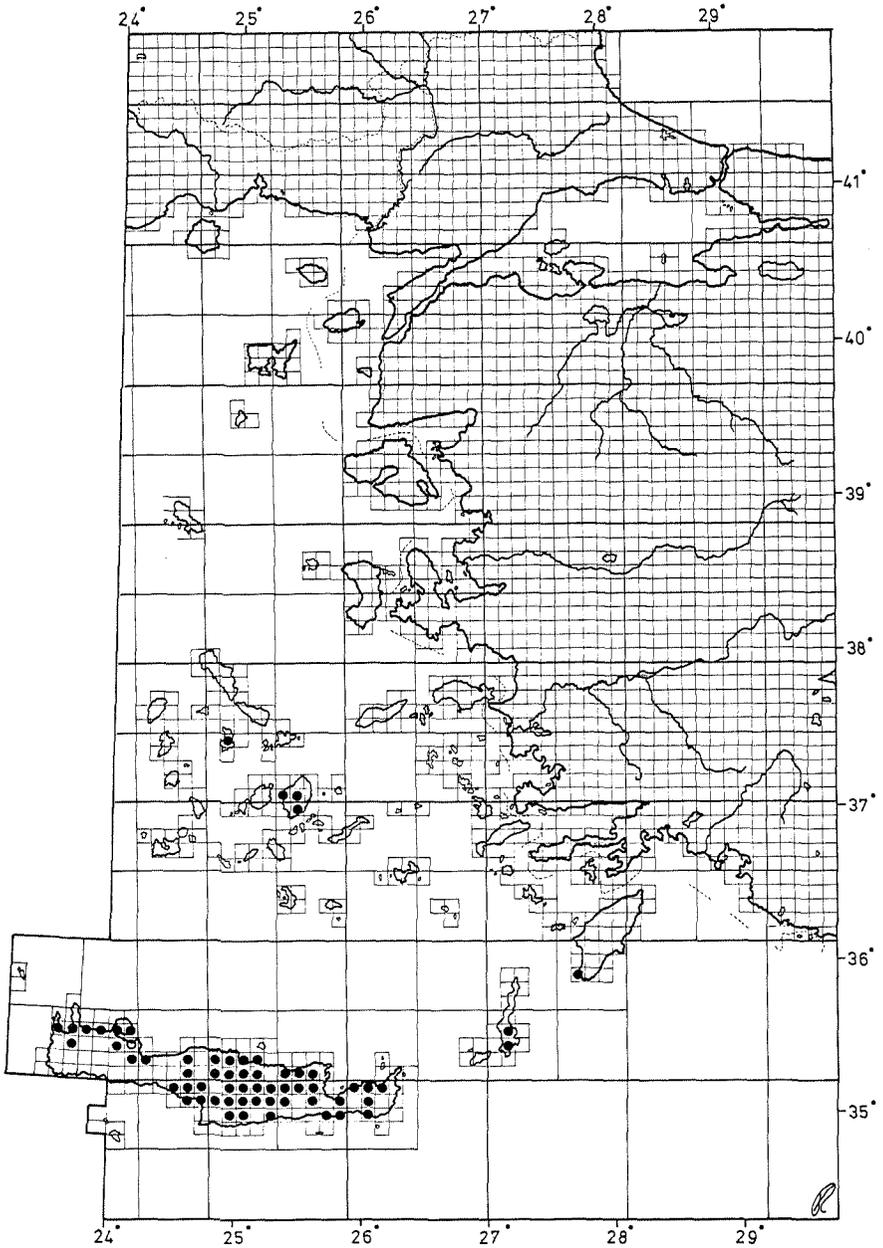
Wo der Sättigungsgrad liegt, läßt sich noch nicht abschätzen. In Westkreta hat diese Art noch beträchtliche Bearbeitungslücken.

Mit den Methoden der Rasterkartierung läßt sich auch die vertikale Verbreitung darstellen (Karte 6). Das Rasterfeld setzt sich aus einer Distanz von 5 km und 100 Höhenmetern zusammen. Der Gewinn an ökologischer Aussage ist bei dieser Darstellung beträchtlich, wie der Vergleich der beiden Kartenbilder zeigt.

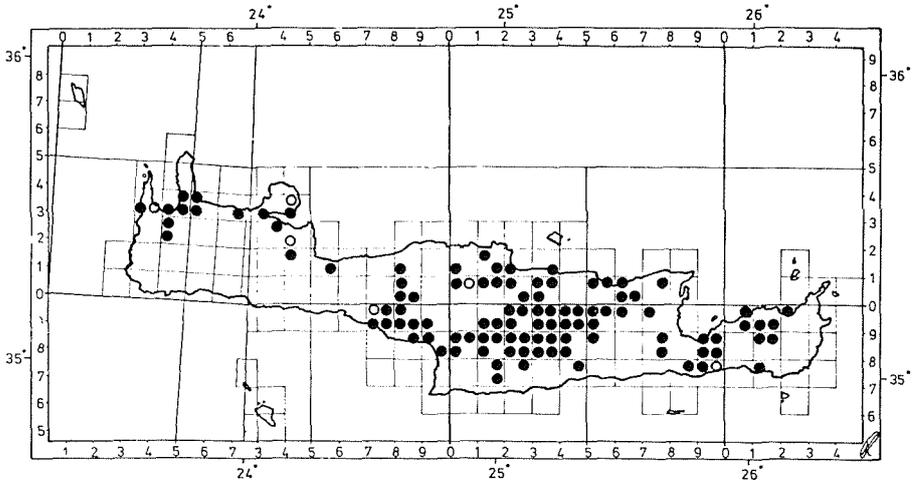
Eine Kartenserie (Karte 7 bis Karte 11) ist mit *Ophrys doerfleri* einem ostmediterranen Endemiten gewidmet. Im Gegensatz zu *Ophrys lutea* ist bei dieser Sippe das Areal im 50-km-Raster bereits sehr weitgehend erfaßt. Die 10-km-Karten zeigen, daß der absolute Verbreitungsschwerpunkt auf Kreta liegt. *Ophrys cretica*, der frühere Name dieser Sippe, hatte diesem Sachverhalt gut entsprochen. Bei der vertikalen Zonierung läßt das derzeitige Kartenbild auf ein Ost-West-Gefälle schließen.



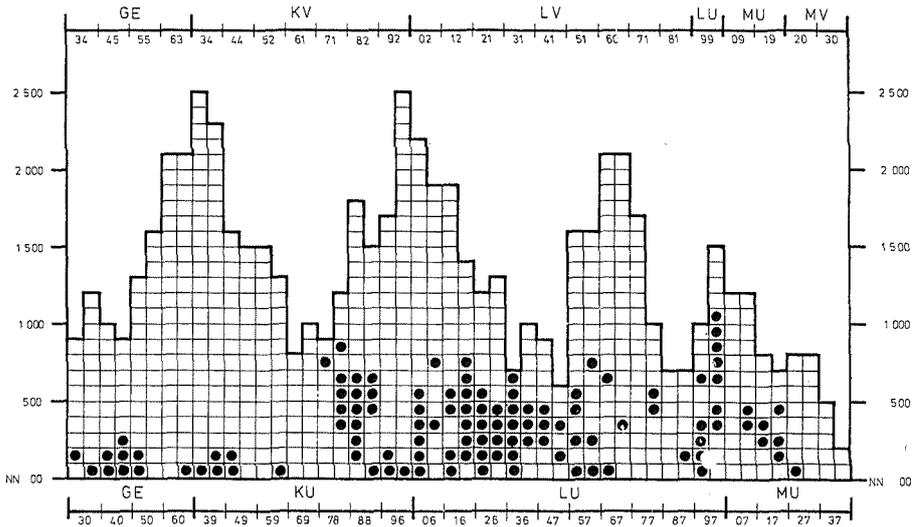
Karte 8: *Ophrys doerfleri* (5x) in Griechenland (Raster: UTM 10 km).



Karte 9: *Ophrys doerfleri* in der Ägäis (Raster: UTM 10 km).



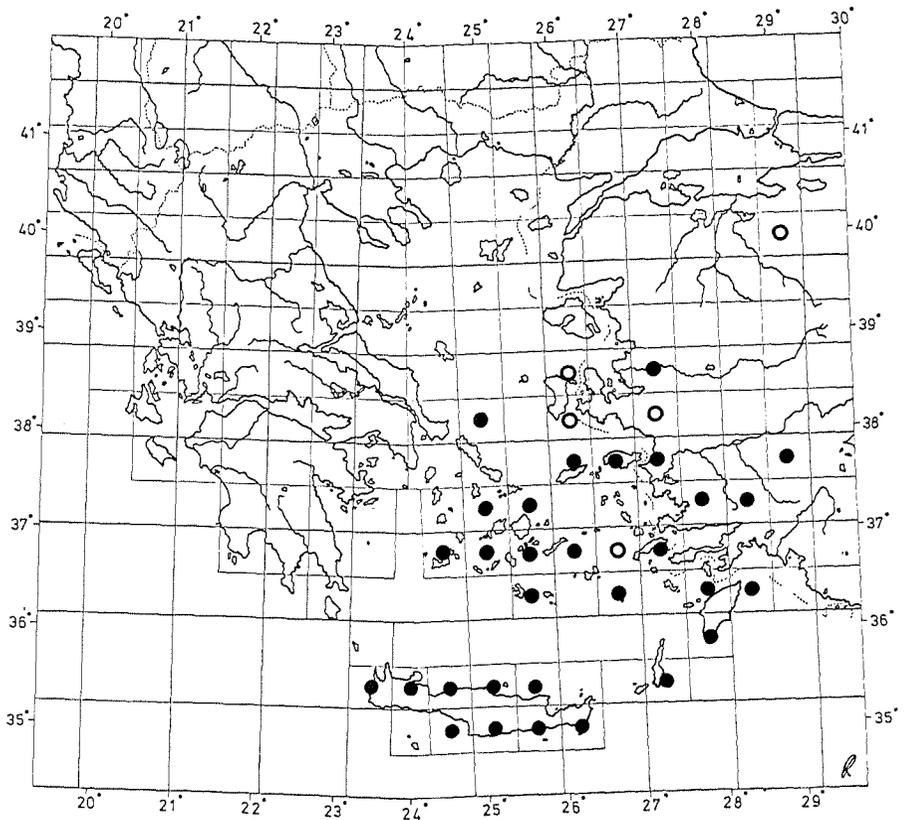
Karte 10: Die horizontale Verbreitung von *Ophrys doerfleri* auf Kreta (Raster: UTM 5 km).



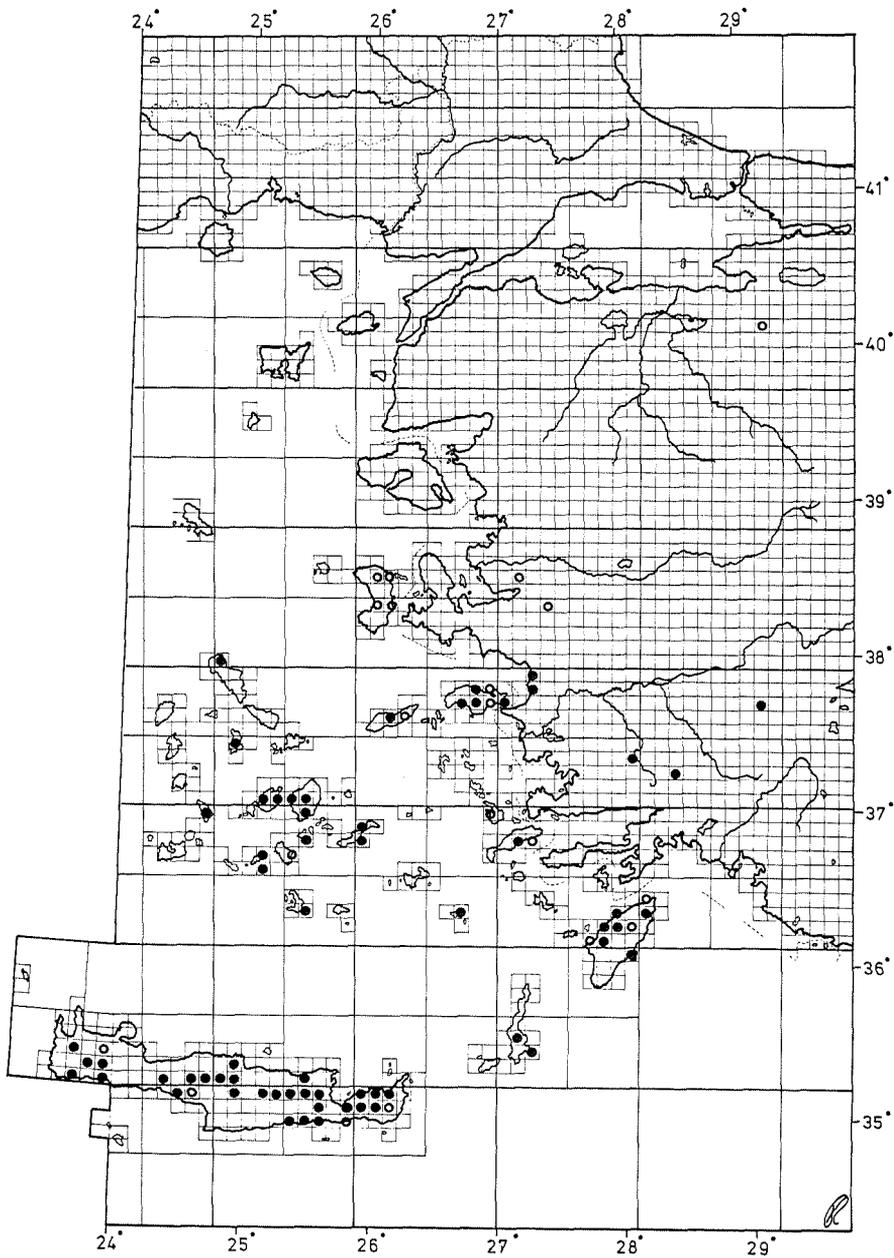
Karte 11: Die vertikale Verbreitung von *Ophrys doerfleri* auf Kreta (Raster: UTM 5 km + 100 Höhenmeter).

Eine weitere Kartenserie (Karte 12 bis Karte 15) zeigt mit *Orchis anatolica* eine nach Westen ausklingende orientalische Sippe. Auf das griechische Festland greift diese Art nicht mehr über. Bei der vertikalen Verbreitung läßt sich auf Kreta gegen die Arealgrenze kein augenfällig abweichendes Verhalten erkennen.

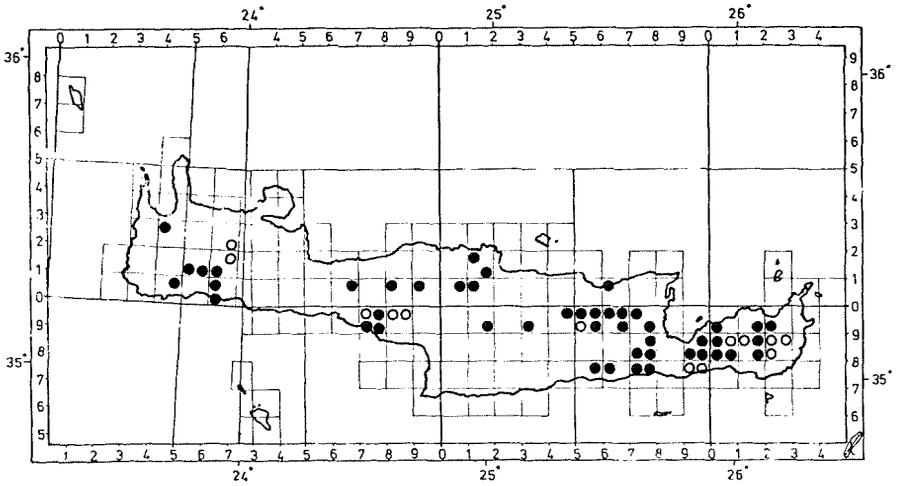
Diese Kartenbeispiele mögen in erster Linie zu möglichst breiter Mitarbeit an dem OPTIMA-Projekt „Kartierung der mediterranen Orchideen“ anregen.



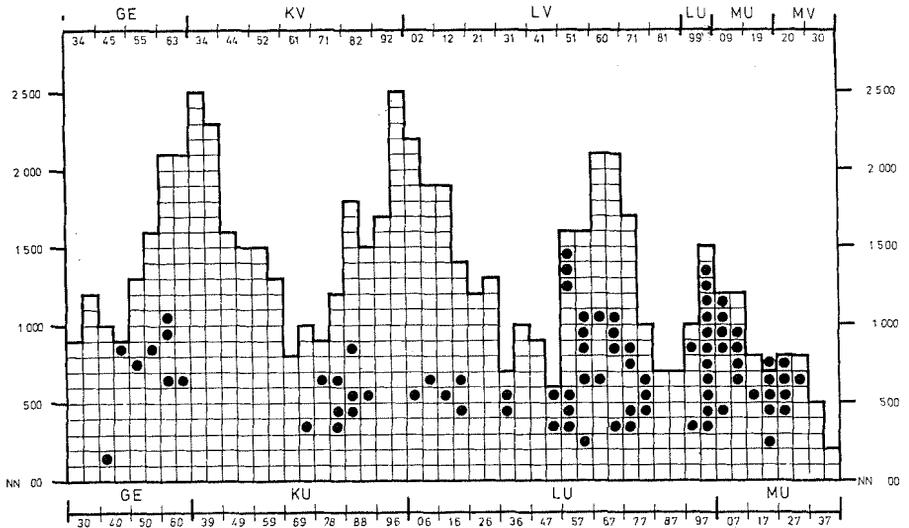
Karte 12: *Orchis anatolica* im ostmediterranen Raum (Raster: UTM 5 km).



Karte 13: *Orchis anatolica* (Raster: UTM 10 km).



Karte 14: Die horizontale Verbreitung von *Orchis anatolica* auf Kreta (Raster: UTM 5 km).



Karte 15: Die vertikale Verbreitung von *Orchis anatolica* auf Kreta (Raster: UTM 5 km).

Danksagung

Die Interimskarten aus dem ostmediterranen Raum sind das Ergebnis guter Zusammenarbeit innerhalb der OPTIMA, insbesondere aber mit den Freunden im AHO Baden-Württemberg.

Besonderen Dank schulden wir der Stiftung Naturschutzfonds (Stuttgart) für die finanzielle Unterstützung des OPTIMA-Projekts, den Besitzern und Kuratoren der bisher ausgewerteten Herbarien, dem Botanischen Institut der Universität Wien, dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart und dem Institut für Ökologie und Naturschutz in Karlsruhe für die großzügige Unterstützung unserer Bemühungen sowie allen Freunden, die uns unveröffentlichte Funddaten zur Verfügung gestellt haben.

Gleichzeitig rufen wir zur Mitarbeit an dem OPTIMA-Projekt „Kartierung der mediterranen Orchideen“ auf.

Literatur:

- BAYER, M., S. KÜNKELE & E. WILLING: Interimskarten zur Verbreitung der südgriechischen Orchideen. – Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ., **10**, (3/4), 114–216, 1978.
EHRENDORFER, F.: Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl., Stuttgart; 1973.
JALAS, J. & J. SUOMINEN: Atlas Florae Europaeae. 1–3. Helsinki, 1972, 1973, 1976.
RECHINGER, K. H.: Die Flora von Euboea. – Bot. Jb. **80**, 294–465, 1961.

Dr. H. Baumann, Stuttgarter Straße 17, D-7030 Böblingen.

Dr. S. Künkele, Blumenstraße 6, D-7016 Gerlingen.

Pflegemaßnahmen zur Förderung von Erdorchideen am natürlichen Standort

Als letzter Beitrag sollen hier ohne jede wissenschaftliche Intention einige rein praktische Ratschläge gegeben werden, die von jedem Menschen ergriffen werden können, der gewillt ist, einen in seiner Nähe befindlichen Erdorchideen-Bestand aufzustocken.

Es handelt sich um zwei über längere Jahre durchgeführte Versuche, zum einen im Taubergießen-Gebiet, einem Naturschutzgebiet zwischen Freiburg und Straßburg, zum andern in einem weiter südlich gelegenen bei Istein.

Im Jahr 1972 entdeckte ich auf einer ziemlich verborgenen Taubergießen-Wiese 6 Exemplare von *Ophrys apifera*, die in dieser Region besonders selten vorkommt. Sie wurden jeweils bei dem dort üblichen Mähtermin von Mitte Juni bis Mitte Juli umgemäht. Ebenso erging es den wenigen Exemplaren von *Orchis militaris* und *Epipactis palustris*. Auf der Wiese befanden sich insgesamt etwa 3 Dutzend Orchideenpflanzen. Es gelang mir, diese Wiese zu pachten, was gar nicht so einfach war, da diese rechtsrheinischen Flächen alle der linksrheinischen Gemeinde Rhinau gehören und nur an Franzosen verpachtet werden. Die Wiese wurde auch weiterhin von einem französischen Bauern gemäht. Es wurden nun folgende Vereinbarungen getroffen:

1. Es darf nicht gedüngt werden.
2. Die Mahd darf nicht vor dem 15. August vorgenommen werden.

Der Bauer verlor bald das Interesse wegen der schlechten Qualität des Heues, und so mußte ich ihm außer Pacht noch das Mähen und das Abräumen des Heues bezahlen. Wer nicht geneigt ist, auch finanzielle Mittel von einigen hundert Mark in solche Versuche zu stecken, soll die Hände davon lassen. Der Mähtermin wurde inzwischen auf den 1. September verlegt. Um diese Zeit sind alle Samen reif.

Sie sollen nun erfahren, was durch diese wenigen, aber strikt durchgeführten Maßnahmen erreicht wurde. 1976 wurde eine erste Zählung der blühenden Pflanzen durchgeführt.

Ihre Zahl hatte sich von 3 Dutzend auf 1459 vermehrt, gewiß ein ganz schöner Erfolg. Auf die Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden. Doch seien Ihnen wenigstens die Jahresergebnisse von 1976, 1977 und 1978 vorgeführt.

Nun kommt aber eine dramatische Wendung. Im Frühjahr 1977 erhielt ich einen Anruf, nachts seien auf meiner Wiese 20 Orchideen ausgegraben worden. Man müsse dem Dieb doch auf die Spur kommen. Ich fuhr sofort hinaus und sah tatsächlich 20 Löcher im Wiesenboden, allerdings nicht mit einem Spaten oder Schaufelchen gemacht, sondern unregelmäßig ausgezackt, und merkwürdigerweise lagen die frischen Blütenstiele, die doch ein Interessent bestimmt mitgenommen hätte, neben den Löchern. Nach Rücksprache mit dem Feldhüter wurde klar, daß Wildschweine die Diebe gewesen waren, die anscheinend die Orchideenknollen, wie andere Schweine die Trüffelpilze, riechen, ausbuddeln und verzehren.

Gegen Wildschweine gibt es kein Gegenmittel, es sei denn, man umgäbe dieses Riesengrundstück mit einem Zaun, was natürlich unbezahlbar ist. So setzt sich eben in der Natur das Gesetz des Ausgleichs durch, wobei selbstverständlich auf etwaige Gefühle eines menschlichen Betreuers keine Rücksicht genommen werden kann.

Auf der Tagung vorgetragen von Herrn Dr. W. FROBIN

	1976	1977	1978
<i>Orchis militaris</i>	557	200	173
<i>Gymnadenia conopea</i>	519	251	512
<i>Epipactis palustris</i>	250	422	719
<i>Platanthera bifolia</i>	50	5	48
<i>Ophrys sphecodes</i>	30	77	65
<i>Orchis ustulata</i>	20	42	37
<i>Dactylorhiza incarnata</i>	20	40	69
<i>Listera ovata</i>	5	5	4
<i>Ophrys apifera</i>	3	55	29
<i>Epipactis helleborine</i>	2	14	12
<i>Ophrys fuciflora</i>	2	7	5
<i>Anacamptis pyramidalis</i>	1	4	9
<i>Orchis morio</i>	—	3	2
Summa	1459	1233	1674

Sie sehen die Zahlen für 1977: 200 *Militaris*-Pflanzen haben noch geblüht, sind aber nachträglich noch ausgebuddelt worden, so daß dieser Bestand vernichtet ist. Auch von *Gymnadia* sind noch 100 Knollen nach der Blüte gefressen worden, so daß auf dieser einzigen Wiese in einem Jahr etwa 1000 Orchideenknollen vernichtet wurden.

Trotzdem kann man nicht eigentlich sagen, daß das Experiment gescheitert ist. Die meistgefährdeten Arten sind gleichzeitig die kommunsten. Die Hauptsache ist, daß die seltenen und als kleinknollig weniger gefährdeten Arten wie *Ophrys apifera*, *Ophrys sphecodes*, *Orchis ustulata* und *Dactylorhiza incarnata* sich gut vermehrt haben.

Eine Bemerkung möchte ich anfügen. Ich habe das Glück gehabt, noch einige der letzten Vorlesungen des alten Prof. KOEHLER, Ordinarius für Zoologie an der Universität Freiburg, hören zu können, und erinnere mich an ein Beispiel, das er bei dem Kapitel „Lernen der Tiere“ brachte: Vor einigen Jahrzehnten lernte eine Blaumeise in London, daß die dünnen Aluminium-Verschlüsse der Milchflachen, welche frühmorgens vor die Haustüren gestellt werden, leicht zu durchpicken waren, wodurch man an die gute Sahne herankam. Die nächsten Artgenossen dieser Meise sahen das, lernten das auch, und so verbreitete sich diese Kenntnis einer Futterstelle in konzentrischen Kreisen über ganz London. Ich möchte meinen, daß die Wildschweine Badens in ähnlicher Weise „gelernt“ haben. Es hat sich bei den Wildschweinen sozusagen „herumgesprochen“, daß, wo der Mensch durch Hegen und Pflegen guten Nachwuchs für Orchideenknollen schafft, der Tisch für Wildschweine gedeckt ist. Denn im Anfang dieses Jahres erhielt ich aus Bad Bellingen, welches viele km vom Taubergießen entfernt ist, die Nachricht, daß dort 180 Orchideenknollen ausgegraben wären. Zunächst wurde wieder ein menschlicher Dieb vermutet, aber es waren auch dort die Wildschweine, die zum ersten Mal als Knollen-Interessenten auftraten.

Diese Angelegenheit kann in Zukunft zu einer ernsten Gefahr für die süddeutschen Orchideen-Fundorte führen. Solche massiven Abzapfungun führen, wenn sie jährlich erfolgen, zu einer erheblichen Dezimierung der Bestände. Von dem jetzigen Jahr ist zu berichten, daß sich die Plage vermindert hat. Der Jagdpächter hat im vorigen Jahre so ungeheure Beträge für Wildschweinschäden an die Bauern bezahlen müssen, daß er es vorzog, eigens einen Maisfutterplatz zu schaffen, wo sich die Tiere jetzt aufhalten. Auch tun die von mir angebrachten „Schreckbänder“ sicher ihre Wirkung.

Lassen Sie mich noch eine ergänzende Bemerkung machen: Der in dem besprochenen Taubergießen-Gebiet nahe vorbeiziehende Hochwasserdamm, auf dem sich immer mehr Orchideen ausbreiten, wird seit vielen Jahrzehnten Anfang Juli gemäht. Dabei kommt es dem Wasserwirtschaftsamt gar nicht auf die Qualität des Grases an, sondern darauf, daß einmal im Jahr der Grasbelag entfernt wird. Mit der Direktion des Wasserwirtschaftsamtes wurde von mir vereinbart, in aller Zukunft nicht vor dem 1. September zu mähen. Dies ist hier auch deshalb von besonderer Wichtigkeit, da die Freiburger Verhaltensforscher, deren Film Sie heute bewundern konnten,*) beobachtet haben, das kopulationsbereite Insektenmännchen besonders gerne deutlich geradlinige Geländestrukturen befliegen, wie in diesem Falle einen Hochwasserdamm, und daß auf diese Weise dort Bestäubungen auffallend zahlreich vorkommen.

Nun zu einem zweiten Förderungsexperiment, u. zw. durch künstliche Bestäubung. Diesmal ist der Schauplatz die berühmte Isteiner Wiese in der Nähe der deutsch-schweizerischen Grenze bei Basel. Dort droht keine Wildschweingefahr, da dieses Grundstück an beiden Seiten durch die Autobahn und eine auch nachts befahrene Landstraße begrenzt wird. Aber es fehlt ein gewisser Bestäuber.

Auf der Isteiner Wiese ist nach der *Ophrys apifera*- und *Anacamptis*-Blüte die Saison vorüber. Während im Mai an Wochenenden ganze Busladungen von Interessenten aus der Schweiz und Deutschland ausgeladen werden und ganztägige Bewachung nötig ist, um die Bestände einigermaßen zu hüten, liegt die Wiese ab Mitte Juni einsam und unbesucht da. Späte Arten wie *Epipactis* und *Goodyera* blühen dort nicht. Dies ist der Grund, daß erst so spät entdeckt wurde, daß dort eine *Ophrys fuciflora* wächst, die erst 1973 erstmalig in der „Orchidee“ beschrieben**) und kurz danach auch für Italien nachgewiesen wurde.

Der entscheidende Unterschied zur normalen *fuciflora*, die ebenfalls vorhanden ist und im Mai in reichen Beständen blüht, ist die Blütezeit. Im ersten Drittel des Juli öffnen sich die Knospen, im August ist Vollblüte, aber auch Anfang September findet man bei fast allen Pflanzen noch Blüten und Knospen. Mitte September werden die ersten Samenkapseln reif, und gleichzeitig erscheinen die Winterrosetten. Es handelt sich hier um die wahrscheinlich einzige Erdorchidee unserer Region, die keine Ruhepause einlegt und das ganze Jahr über assimiliert.

Es gibt noch weitere Merkwürdigkeiten: HEGI gibt für die normale *O. fuciflora* als Höhe 10–30 cm an. Ich kann aber von einer 92 cm, also fast 1 m hohen *O. fuciflora* berichten, die ich im August 1977 aufgenommen habe. Am 4. 8. habe ich von einer Pflanze notiert: 10 Blüten abgeblüht, 3 in voller Blüte, 5 Knospen, also ein 18er Blütenstand mit entsprechend langen Internodien. Weitere Unterschiede sind geringe Größe der Einzelblüte und die wesentlich geringere Variabilität der Malzeichnung. Auch die Färbung ist eher eintröng.

Man sollte meinen, die weit ausgedehnte Blütezeit von 2 Monaten gäbe der Pflanze eine erhöhte Chance der Bestäubung. Man muß aber bedenken, daß die normale *O. fuciflora* im Mittelmeergebiet im April und bei uns im Mai blüht, in einer Zeit also, wo kopulationswillige Bestäuber erwartet werden können. Unsere *O. fuciflora* blüht erst im Spätsommer und Herbst, wenn die Chancen dazu wesentlich geringer sind. Der natürliche Samenansatz ist verschwindend, ja beängstigend gering. Da mußte also nachgeholfen werden.

*) vgl. GACK & PAULUS, in diesem Heft (Red.)

**) R. GUMPRECHT: *Ophrys fuciflora* mit außergewöhnlicher Blütezeit; Orch. 24, 257, 1973; inzwischen auch formale Beschreibung *ibid.* 31, 59–62, 1980

Nun zur Praxis der künstlichen Bestäubung. Wenn Sie mit einem spitzen Gegenstand, am besten mit einer Pinzette, das Pollinarium aus einer Orchideenblüte herausgeholt haben, so werden viele von Ihnen ebenso wie ich eine höchst ärgerliche Erfahrung gemacht haben: Tunken Sie die Pinzette in die Narbenhöhle einer fremden Blüte hinein, so merken Sie beim Herausziehen, daß oft kein Pollen hängengeblieben ist. Woran das liegt, habe ich noch nicht herausgefunden, es kann sein, daß die Narbenflüssigkeit in den ersten Stunden oder Tagen des Aufblühens noch nicht oder überhaupt nicht immer die nötige Klebekraft besitzt. Auf alle Fälle können Sie diese Fehlstarts mit einem kleinen Trick vermeiden. Sie nehmen zu der Prozedur zwei Pinzetten mit, knipsen mit der zweiten das Pollinium am Stielchen ab (das Klebescheibchen bleibt an der ersten kleben) und deponieren das verkleinerte Paket in die Narbenhöhle der fremden Blüte, wo dann zu irgendeiner geeigneten Zeit der Pollen seine Pollenschläuche entsenden kann.

Und noch einen zweiten kleinen Tip möchte ich Ihnen geben: Bestäuben Sie von jeder Pflanze nur *e i n e* Blüte, sonst kann es Ihnen passieren, daß die Pflanze im nächsten Jahr nicht wieder kommt, wie das meist bei *O. apifera* geschieht. Der Fluß von Reservestoffen in die neue Knolle ist kaum behindert, wenn nur *e i n e* Samenkapsel ausgebildet zu werden braucht.

Die Zahl der in Istein blühenden späten Fucifloren hat sich wie folgt entwickelt:

Im Jahre der Entdeckung (1972) waren es 10 Pflanzen, danach 7. 1974 und 1975 blühten 30. Von diesen wurden einzelne künstlich bestäubt. In dem heißen und regenarmen Sommer 1976 kam nicht eine einzige Pflanze zum Blühen. Sie erkennen hier das zweite Handicap für diese Art: die späte *O. fuciflora* muß die Bildung von Blättern, Stielen und Blüten zu der heißesten Jahreszeit leisten, die alle übrigen *Ophrys*-Pflanzen für so ungünstig „halten“, daß sie ihren gesamten oberirdischen Apparat abbauen und nur noch in der unterirdischen Knolle Leben herrscht.

Im Jahr 1977 zeigten sich die ersten Erfolge der früheren künstlichen Einzelbestäubungen, und in diesem Jahr wurde der ganze neue Bestand von 150 Pflanzen künstlich bestäubt. Die Samenkapseln der jeweils bestäubten zahlreichen Blüten kamen voll zur Reife. Die Verteilung wurde dem Wind überlassen.

Bei der nächsten Tagung werde ich Ihnen vielleicht von dem hoffentlich großen Erfolg meiner Aktion berichten können.

Dr. Reinhart Gumprecht, Hartkirchweg 40, 7800 Freiburg-St. Georgen

Einige kritische Probleme in der Monographie der Orchideengattung *Dactylorhiza* (De Necker) Nevski von E. Nelson

Herr Erich NELSON hat eine Serie gut illustrierter Bücher publiziert, deretwegen ihm der Doktorgrad honoris causa verliehen wurde. Als NELSON noch in München wohnte, hat er zusammen mit Dr. Hermann FISCHER im Selbstverlag herausgegeben „Die Orchideen Deutschlands und der angrenzenden Gebiete“ mit sehr schönen Abbildungen, welche auch seine später herausgegebenen Bücher auszeichnen. Sein bestes Buch ist wohl die Monographie der Gattung *Ophrys* „Gestaltwandel und Artbildung“ erörtert am Beispiel der Orchideen Europas und der Mittelmeerländer“ (1962) mit 50 farbigen, sehr schönen Tafeln und vielen Blütenanalysen. Im Jahr 1968 folgte die „Monographie und Ikonographie der Orchideengattungen *Serapias*, *Aceras*, *Loroglossum* und *Barlia*“, 1976 endlich folgte seine Arbeit über die Gattung *Dactylorhiza*. Außer diesen Monographien schrieb NELSON noch: „Gesetzmäßigkeiten der Gestaltwandlung im Blütenbereich, ihre Bedeutung für das Problem der Evolution“ (1954) und 1965 als Aufsatz in den Botanischen Jahrbüchern „Zur organophyletischen Natur des Orchideenlabellums“ und nach meinem (VERMEULENS) Aufsatz: „The System of the *Orchidialis*“ als Verteidigung: „Das Orchideenlabellum ein Homologon des einfachen medianen Petalums der Apostasiaceen oder ein zusammengesetztes Organ?“

Herr Dr. WILLING hat bereits in „Die Orchidee“, 28, 1977, p. 199, wie auch im Mitteilungsblatt Arbeitskreis „Heimische Orchideen“ vom Oktober 1977 eine kritische Besprechung sowie einige Bemerkungen zu dem Buch über *Dactylorhiza* veröffentlicht, welche NELSON, hierdurch scheinbar verletzt, seinerseits wiederum im A.H.O.-Heft vom Dezember 1977 kommentiert. In den Botanischen Jahrbüchern 99 (1978) hat Dr. Friedhelm BUTZIN auch NELSONS Arbeit kritisiert und festgestellt, daß die Tafeln als Merkmalsdokumente vorzüglich sind. NELSONS Synonymielisten sind aber nicht vollständig und die Typusangaben sind unvollkommen und fehlen sogar bei einigen neuen Taxa wie z. B. bei *Dactylorhiza purpurella* var. *majaliformis*. Auch sind die ökologischen Angaben sehr knapp, und blüten- und fruchtbiologische Mitteilungen fehlen.

NELSONS Buch besteht aus zwei Teilen, einem Textband und einem Tafelband. NELSON gliedert im allgemeinen Teil die Gattung *Dactylorhiza* (De Necker) Nevski in drei Sektionen: *Dactylorhiza*, *Sambucina* Parl. und *Iberanthus* Schltr. Die Sektion *Dactylorhiza* teilt NELSON in zwei Subsektionen: *Dactylorhiza* und *Eumaculatae* Vermln. Innerhalb der Subsectio *Dactylorhiza* zeichnen sich nach NELSON „vier als Series bezeichnete Formenkreise ab, die in der großen Linie sich gegenseitig ausschließende Areale bewohnen, gut charakterisiert sind und in einer Reihe von Merkmalen voneinander abweichen.“ Es sind die *Orientalis*, die *Meridionales*, die *Centrales* und die *Septentrionales*, die keine lateinische Diagnose mitbekommen haben.

Während andere Autoren, wie z. B. NEVSKI, PUGSLEY und ich selbst ihre Unterteilungen mit morphologischen Gesichtspunkten begründen, mißt NELSON den Arealen die größte Bedeutung bei. Aus der Unterteilung, wie NELSON sie vornimmt, erheben sich selbstverständlich Schwierigkeiten, denn die Merkmale einer Art sind nicht bei allen Arten an dasselbe Areal gebunden. So rechnet NELSON *D. foliosa* (Vermeulen) Soó, die endemische Art von Madeira zu den *Meridionales*, weil – so meint er – diese Art an *D. elata* von Nordafrika anschließen würde und – so schreibt er – „zweifelloso in enger

Beziehung zu *Dactylorhiza elata* ssp. *elata* steht.“ Die beiden haben jedoch verschiedene Chromosomenzahlen (40 und 80), aber NELSON fragt sich inwieweit die Chromosomenzahl überhaupt Entscheidendes über den Grad verwandtschaftlicher Zusammenhänge auszusagen vermag. Das ist ein Standpunkt, den man in den siebziger Jahren nicht mehr für möglich hält. Daß NELSON hier Zweifel aufkommen läßt, zeigt doch, daß er *D. foliosa* nicht kennt. Da *D. foliosa* diploid ist, muß diese Art – im Gegensatz zu den tetraploiden *D. elata* – zu den primitiveren Arten bei *Dactylorhiza* gerechnet werden. Außerdem sind so viele Unterschiede vorhanden, wodurch *D. foliosa* gut charakterisiert ist, daß man einsehen muß, daß *D. foliosa* nichts mit *D. elata* zu tun hat. Dagegen ist *D. foliosa* nahe mit den *Eumaculatae* verwandt: sie hat einen soliden Stengel (nicht hohl wie bei *D. elata*), die breit-elliptischen glänzenden Blätter stehen im unteren Drittel des Stengels, und es sind mehr als zwei Hochblätter vorhanden. Auch die Blüten sind besonders durch die Lippen charakterisiert, deren Form der *maculata*-Lippe mit kleinen Mittellappen ähnlich ist. Der Sporn ist sehr kurz, von kaum halber Länge des Fruchtknotens und auch auffallend dünn wie bei *D. maculata*, ja er erinnert sogar an die Form bei *D. elodes*. Diese Merkmale: gefüllter Stengel, Blattstand und Blattform, mehr als zwei Hochblätter, Form der Lippe sowie Form und Länge des Sporns –, weisen darauf hin, daß *D. foliosa* nicht zu den *Meridionales* gehören kann, sondern bei den *Eumaculatae* einzureihen ist. LINDLEY hat in seiner Beschreibung von *Orchis foliosa* gesagt, daß die Blätter bisweilen gefleckt sein können. Sehr selten findet man auch gefleckte Exemplare. Das weist darauf hin, daß die Fleckenzeichnung ein Merkmal ist, welches latent im Genom vorhanden sein kann. Die Fleckenzeichnung unterscheidet sich aber von der bei anderen Arten. Da keine andere *Dactylorhiza*-Art auf Madeira vorkommt, kann ausgeschlossen werden, daß die gefleckte Madeira-Pflanze von hybridogener Natur sei. Auch ist bei der gefleckten Pflanze die Lippenzeichnung deutlicher als bei den ungefleckten Pflanzen, welche ein undeutliches Mal besitzen.

Die gleichen Verhältnisse finden wir bei *D. praetermissa* vor, deren gefleckte Variante var. *junialis* ebenfalls ein Mal aufweist, welches die Doppelschleifen, wie NELSON sie nennt, deutlich zeigt, ein analoger Fall zu *D. foliosa*, wenn sich mehr Anthocyan ausgebildet hat. Möglicherweise können die *D. fuchsii*-artigen Formen wie *Orchis maurusia* Emb. & Maire [*Dactylorhiza maurusia* (Emb. & Maire) Verml., in Landwehr I, p. 28], die in Nordafrika vorkommt, die Stammform von *D. foliosa* auf Madeira sein. Die Lücke, die sich im Areal von *D. fuchsii* zwischen Griechenland und dem westlichen Nordafrika befindet, ist vielleicht über die Inseln zu überbrücken. *D. elata* ist nicht die Stammform von *D. foliosa*.

Die botanische Nomenklatur fordert, daß bei einer zu beschreibenden Art ein Typus-Exemplar anzugeben ist. Was für die Art gilt, hat auch für die Gattung Gültigkeit. Als NEVSKI den Namen *Dactylorhiza* für die Gattung benutzte, forderten die Nomenklatur-Vorschriften auch ein Typus-Exemplar. NEVSKI hat jedoch nur zwei *Dactylorhiza*-Arten beschrieben: *D. baltica* und *D. umbrosa*. Wenn man jetzt einen Typus für die Gattung angibt, so liegt es auf der Hand, daß man eine dieser beiden wählen muß.

NELSON nun, der diese beiden Pflanzen auch aufführt, wählt als Typus nicht *D. baltica*, sondern *D. majalis* ssp. *baltica* also *D. majalis* als Art. Das ist nicht richtig, weil NEVSKI diese Art nicht unter *Dactylorhiza* aufgenommen hat. Mit dem Nomenclaturcode, der eine Art als Typus für eine Gattung fordert, ist nicht in Einklang zu bringen, wenn NELSON eine Subspecies, hier ssp. *baltica*, als Typus für *Dactylorhiza* angibt. KLINGE hat *Orchis baltica* als Unterart von *Orchis latifolia* beschrieben. NEVSKI hat sie in Vol. IV der Flora U.S.S.R. (23. Jan. 1935) als Art aufgenommen und führt als Synonyme an *Orchis latifolia* var. *junialis* Vermln. und *Orchis pardalina* Pugsl. Diese beiden letzten sind aber die gefleckten Formen von *D. praetermissa*. KLINGE hat die Blätter seiner *baltica* so

beschrieben: „omnibus minute fusco-guttatis vel punctulatis, rarissima immaculatis.“ Leider habe ich *D. baltica* nicht lebend gesehen, aber die Herbarexemplare zeigen, daß sie der Art *D. praetermissa* sehr nahe steht.¹⁾ Herr Dr. BLASCHKE (Witten), der die Art von Lettland kennt, schreibt mir, daß der Stengel bei *D. baltica* dünner ist als bei *praetermissa*, die Blätter länger und schmaler und weitscheidiger sind und eine weniger steile Stellung haben; die Flecken auf den Blättern sind voll, nicht ringförmig, die Blüten sind gleich groß oder etwas kleiner. Wenn man *D. praetermissa* als Art beschreibt, wie NELSON das ja auch tut, dann kann man die *D. baltica* nicht als Unterart von *D. majalis* ausweisen. Sie sollte Artrang behalten oder als *D. praetermissa* ssp. *baltica* gedeutet werden. Gewiß kann sie nicht *D. majalis* zugerechnet werden.

Es erhebt sich nun die Frage, ob *D. praetermissa* var. *junialis* (= *Orchis latifolia* var. *junialis*) neben *D. praetermissa* als eigene Art, nämlich *D. pardalina*, anzusehen ist. Dazu ist zu sagen, daß im Westen der Niederlande anthocyanreiche und anthocyanarme Pflanzen nebeneinander vorkommen. Im Herbar verschwinden manchmal die Flecken während des Trocknens, und auch das Mal auf den Lippen ist gewöhnlich nicht mehr zu erkennen: gefleckte und ungeflechte Pflanzen sind dann nicht mehr zu unterscheiden und formen nur eine einzige Art.

Ich habe seinerzeit NELSON gefleckte und ungeflechte Pflanzen aus demselben Phragmites-Moor bei Assendelft in Holland geschickt. Die ungeflechten übernimmt NELSON auf Tafel 25 als *D. praetermissa*, die gefleckten jedoch nennt er nicht var. *junialis*, wie ich sie schon 1933 bezeichnete, sondern gibt ihr merkwürdigerweise den Namen *D. majalis* ssp. *pardalina*, ordnet sie also bei *D. majalis* (Tafel 56) ein und zeigt damit, daß er *D. praetermissa* nicht kennt.

Ich habe in den zwanziger Jahren die zwei verschiedenen Formen mit gefleckten Blättern von der Art, die man *Orchis latifolia* nannte, unterschieden als var. *majalis* (im Mai blühend) und als var. *junialis* (im Juni blühend). Später habe ich die spätblühende var. *junialis* (sie blüht später als *D. incarnata*) als die gefleckte Form von *D. praetermissa* erkannt. NELSON hat die Pflanzen (nur bisweilen mit ringförmigen Flecken an der Basis der Blätter) wie PUGSLEY auch *pardalina* genannt und fälschlicherweise *D. majalis* zugeordnet. Als wichtigstes Merkmal ist NELSON die späte Blütezeit nicht aufgefallen, niemals hätte er sonst *junialis* als Unterart von der im Mai blühenden *majalis* ansehen können.

REICHENBACH p. hat die Blütezeit im Tiefland und auf Hügeln als Basis für den Namen *Orchis majalis* benutzt. Vielleicht gibt es bisweilen Hybriden zwischen *D. praetermissa* und *D. fuchsii* oder zwischen *D. praetermissa* und *D. maculata*, die auch wohl ringförmige Flecken auf den Blättern haben. Solche Pflanzen werden aber Ausnahmen bleiben und nicht massenhaft vorkommen wie *junialis*. Die gefleckte *junialis* ist gewiß kein Bastard, dagegen spricht, daß diese Pflanzen ebenso wie die ungeflechte *D. praetermissa* gute und nicht taube Samen bilden, und daß gefleckte und ungeflechte in wechselnder Zahl im Westen von Holland auftreten, wo man *maculata* und *fuchsii* vergeblich sucht. Ich meine, daß auch in England die gefleckte, nicht hybridogene *D. praetermissa* in vielen Phragmites-Mooren vorkommt. *D. majalis*, die vor *D. incarnata* blüht, fehlt in England, kommt auf dem Kontinent in Wiesen vor, während *junialis* außer in Phragmites-Mooren noch auf gestörten Böden zu finden ist. Selten kommen *majalis* und *junialis* beisammen vor wegen der unterschiedlichen Blütezeit. Zusammenfassend kann gesagt werden, daß:

1. *D. praetermissa* und *D. baltica* verschiedene, aber nahe verwandte Arten sind;
2. *D. praetermissa* und ihre Variante *junialis* zu einer Art gehören.

¹⁾ 1980 habe ich 2 Exemplare aus Estland, die mir Fräulein KUUSK zuschickte, blühend in meinem Garten gehabt. Sie stimmten gut mit den Wahrnehmungen von Dr. BLASCHKE überein.

NELSON faßt *D. majalis* sehr weit, auf S. 78 schreibt er, daß die behandelten Vertreter der *Centrales*, wozu er diese Art rechnet, hybridogenen Ursprungs seien und Uneinigkeit bestünde bezüglich der in Betracht kommenden Eltern. Er hat den Ursprung der Gruppe in der Begegnung der *Meridionales* mit den *Septentrionales* gesehen. Ausgangspunkt für diese Gruppe seien als Elternteile *D. elata* ssp. *sesquipedalis* und *D. cruenta* ssp. *cruenta* anzusehen, deren Zusammentreffen im unteren Rhönental durchaus im Bereich der Möglichkeit läge, schreibt NELSON. Er nimmt an, daß der Merkmalskomplex von *D. majalis* die Mitte hält zwischen den Merkmalen der von ihm vermuteten Eltern, was nicht nur die Blattfleckung, sondern auch die geographische Breite betrifft. Wenn nämlich (wieder nach NELSON) die Kreuzung der doppelseitig gefleckten Blätter tragende *D. cruenta* ssp. *cruenta* mit den ungefleckten *D. incarnata* ssp. *incarnata* vorwiegend eine nur oberseitige Fleckung hervorruft oder höchstens einige wenige unterseitige Flecken (was bis jetzt experimentell noch nicht gezeigt ist), so würde die gewöhnlich einseitige Fleckung bei *D. majalis* verständlich. Diese Argumentation stimmt jedoch nicht. *D. cruenta* ist eine diploide Art mit 40 Chromosomen, und *D. elata* ist tetraploid mit 80 Chromosomen. Falls nun eine Hybride zwischen *cruenta* und *elata* entstünde, so müßte der Bastard $20 + 40$ Chromosomen = 60 haben. Ein solcher Bastard ist aber fast immer steril und hat keine konstante Nachkommenschaft. Da *D. majalis* zwar sehr variabel ist, jedoch mit Sicherheit nicht aufspaltet, ist die Annahme von NELSON sehr unwahrscheinlich. Für das Entstehen der tetraploiden Arten muß man bei den diploiden beginnen. Dies sind *D. incarnata*, *D. cruenta*, *D. fuchsii*, *D. foliosa*, *D. hatagirea* und *D. cilicica*. Die anderen Arten sind mit Ausnahme von *D. traunsteineri* ssp. *russowii*, die mit 120 Chromosomen hexaploid ist, alle tetraploid mit 80 Chromosomen. Man muß annehmen, daß die tetraploiden Arten aus den diploiden entstanden sind. Es wird Autopolidie stattgefunden haben durch Verdoppelung der Genoms, der gesamten Chromosomenzahl. So könnte man sich denken, daß *D. praetermissa* sich aus *D. incarnata* und *D. elata* sich aus *D. cilicica* entwickelt haben. Bei Allopolidie sind zwei verschiedene Genome zusammengelassen, und es hat eine Verdoppelung stattgefunden. Auf diese Weise könnte man sich vorstellen, daß *D. incarnata* und *D. fuchsii* eine tetraploide Hybride geformt haben, deren Blätter gefleckt sind, z. B. *D. majalis*. Daß eine Verdoppelung stattfinden kann, ist in der Arbeit von GROLL (1965) nachzulesen (Öst. Bot. Z. 112).

Was NELSONs *D. majalis* ssp. *scotica* betrifft, so hat diese Pflanze nach ausgiebigen Untersuchungen von Dr. WIEFELSPÜTZ (Iserlohn) ein sehr beschränktes Areal: nur die Hebrideninsel North Uist. WIEFELSPÜTZ hat von dieser Pflanze Herbarmaterial gesammelt, zahlreiche Farbaufnahmen gemacht und viele Blütenanalysen hergestellt, die er NELSON für seine Arbeit zur Verfügung stellte. In seinem Vortrag auf der Wuppertaler Orchideentagung im Jahre 1975 hat WIEFELSPÜTZ sie vorläufig als *D. majalis* ssp. *occidentalis* var. *ebudensis* bezeichnet. NELSON aber nennt sie später ssp. *scotica*, doch ist dieser Name ungültig, da NELSON nicht in der Lage war, einen Typus anzugeben. In LANDWEHRs Buch Vol. I ist die Pflanze nun gültig mit den Namen *D. majalis* ssp. *occidentalis* var. *ebudensis* Wiefelsp. beschrieben und auf Tafel 85 Nr. 3 abgebildet. NELSONs Name ist also hinfällig.

In Lappland und Skandinavien kommt eine *Dactylorhiza* vor mit einseitig gefleckten Blättern, die von REICHENBACH fil. auf Tafel 53 als *Orchis lapponica* Laest. mit ungefleckten Blättern abgebildet ist. Die Pflanzen haben aber gewöhnlich Flecken an der Oberseite der Blätter. Herr Peter BENUM hat mir die gefleckten Pflanzen lebend geschickt von Tromsø. Diese Pflanzen haben zwei normale Blätter und ein einziges Hochblatt. Das untere Blatt hat die größte Breite in der Mitte. Die Lippe ist rautenförmig, hat aber die größte Breite unterhalb der Mitte. Meiner Meinung nach ist diese Art am nächsten mit *D. majalis* verwandt in bezug auf Blatt und Blütenform. NELSON hat

diese *D. lapponica* beschrieben als *D. cruenta* ssp. *lapponica* (Laest. ex Rchb. fil.) Nelson comb. nov. Die Pflanzen haben aber keine Ähnlichkeit mit *cruenta*.

Die Pflanzen aus Mittelnorwegen sind größer und haben mehr Blätter. Die Lippe gleicht der von *Orchis cordigera* Fries und KLINGE rechnet sie *Orchis cordigera* zu. NEUMAN, der schwedische Botaniker, nannte sie *O. pseudocordigera* L. M. Neum. (VERMEULEN. 1947, Plate VIII). LANDWEHR der die Pflanze an Ort und Stelle lebend gesehen hat, meint, daß die Pflanze mit *D. majalis* verwandt ist. Er nennt sie *D. lapponica* ssp. *pseudocordigera* (Neum.) Landw. Er sieht eine boreal-subarktische Art in ihr (vgl. LANDWEHR Vol. I, p. 79). Es ist keine *D. cruenta*.

NELSON hat auch *Orchis salina* Turcz. der *D. cruenta* zugerechnet, u. zw. als *D. cruenta* ssp. *salina* (Turcz.) Nels. Diese Art wird in der Flora U.S.S.R. vol. 4, p. 713 (Engl. transl. p. 542, 1968) beschrieben mit ungefleckten Blättern. REICHENBACH fil. bildet die Pflanze ab auf Tafel 43 sub no II, 6, 7, mit ungefleckten Blättern, aber auf Tafel 170 bildet er eine Pflanze ab sub II als *O. salina* Turcz. fid. v. Fischer mit doppelseitig gefleckten Blättern, wovon er auf S. 219 schreibt: „Ich erhielt ein Originalexemplar von Herrn Staatsrath von FISCHER, welches ich für eine schlanke Form dieser Abart (*Orchis incarnata* a *lanceata*), besonders der *Orchis haematodes* Rchb. halte. Blätter beiderseits gefleckt. Aehre schlank, Lippe ziemlich rautenförmig.“ Wenn NELSON von Blättern „beiderseits mit winzigen Flecken besetzt“ spricht, dann denkt er offenbar an die Pflanze der Tafel 170. Das ist aber nicht *D. salina*, wenn man REICHENBACHs Bemerkung Berücksichtigt, sondern *haematodes*. Der Typus von *salina* sollte sich in Charkov befinden, ich habe ihn leider nicht gesehen, und ich vermute NELSON auch nicht. Ich meine, daß *salina* am besten als *Dactylorhiza salina* (Turcz.) Soó als Art gehandhabt bleiben sollte.

NELSON rechnet *D. maculata* zur Subsektion *Eumaculatae* (Vermln.) (besser wäre *Maculatae*). Er spricht nach dem Vorbild der Engländer bei *D. maculata* von zwei Sippen: *D. maculata* ssp. *ericetorum* und *D. fuchsii*. Sie sind nach den Angaben der englischen Autoren eindeutig voneinander unterschieden, und zwar morphologisch wie zytologisch. Weit weniger eindeutig aber liegen die Verhältnisse auf dem europäischen Kontinent. Die beiden in Frage stehenden Taxa sind hier morphologisch zwar vielfach gut voneinander geschieden, doch keineswegs immer. Als Beispiel nennt NELSON die Resultate der Untersuchungen von Herrn GROLL, der in der Nähe von Lunz in Österreich diploide und tetraploide Pflanzen fand, aber auch Hybriden, die schwer zu bestimmen waren.

NELSON nimmt an, daß sich ein Übergangstypus zwischen *D. cilicica* (mit 40 Chromosomen) und *D. maculata* (mit 80) findet. Das ist zytologisch unwahrscheinlich. Das soll die *D. maculata* ssp. *osmanica* sein. Diese *osmanica* aber besitzt einen hohlen Stengel. Daher ist schwer zu akzeptieren, daß *osmanica* eine Unterart von *maculata* sein soll. Tafel 64 bei NELSON zeigt keine überzeugende Merkmale, welche *osmanica* mit *maculata* gemeinsam hat. Außer dem hohlen Stengel bildet NELSON *osmanica* nur mit einem Hochblatt ab, ein Merkmal, das bei der Subsektion nicht erwartet wird. KLINGE und von SOÓ fassen *osmanica* als eine eigene Art auf.

Herr und Frau NIESCHALK haben *osmanica* an Ort und Stelle in der Türkei gesehen. Die Blätter sind breiter als bei *cilicica* und das unterste Blatt ist meistens sehr kurz und breit. Die Blätter sind gefleckt oder ungefleckt. In der Größe der Blüten, insbesondere ihrer Lippen, übertrifft *D. osmanica* alle in Europa vorkommenden und auch die übrigen in der Türkei vertretenen *Dactylorhiza*-Arten. Der Sporn ist sehr dick und wie aufgeblasen. Die Pflanze zeigt also so viele eigene Merkmale, daß es auf der Hand liegt, sie als eigene Art aufrechtzuerhalten.

Neben der ssp. *osmanica* beschreibt NELSON zwar richtig die ssp. *saccifera* als subspecies von *maculata*, aber die mit den „verschiedensten Namen belegten *maculata*-Formen: *D. lancibracteata*, *triphylla* u. a.“ betrachtet NELSON nach dem ihm bekannt gewordenen Material als zu *D. maculata* ssp. *osmanica* gehörend, also als Synonyme. Das ist eine Behauptung, die nicht aufrecht zu halten ist. NELSON unterscheidet mehrere Unterarten, aber völlig unverständlich ist das Fehlen von *D. maculata*. Er bildet *D. maculata* ssp. *maculata* nicht ab, aber beschreibt sie auch nicht. In meiner Doktorarbeit, die ich NELSON geschickt habe, habe ich LINNAEUS' Herbarexemplar von *D. maculata* abgebildet, wie auch ein Aquarell der verstorbenen Frau D. LEEMANS-HUYZINGA. Dieses Aquarell ist besser reproduziert in „Probleme der Orchideengattung *Dactylorhiza*“ in „Die Orchidee“, Sonderheft, Nov. 1968. Die abgebildete Pflanze ist dem Typus-Exemplar von LINNAEUS sehr ähnlich. Sie ist auch abgebildet in SUNDERMANNs Orchideenbuch. Diese ssp. *maculata* ist verschieden von ssp. *ericetorum* durch Blattbestand und Blütenform, auch durch die Lippenmerkmale.

Eine sehr klare, von NELSON nicht beschriebene Form ist die var. *genuina*, die von REICHENBACH fil. auf Tafel 55 seiner Icones als Fig. IV in verkleinerter Form abgebildet ist. NELSON scheint diese Form nicht zu kennen.

Falls NELSON meint, daß *D. maculata* ssp. *ericetorum* (Linton) Hunt & Summerh. ein Synonym von *D. maculata* L. ist, dann müßte er den ältesten Namen *D. maculata* als ssp. Name beibehalten und die ssp. andeuten als *D. maculata* (L.) Soó ssp. *maculata*.

Das völlige Übergehen der ssp. *maculata* sowie der var. *genuina* muß NELSON sich als schwerwiegenden Vorwurf gefallen lassen, hierin zeigt sich, daß er die westeuropäische *D. maculata* nicht zu kennen scheint.

Es fehlen viele Arten in der Monographie, z. B. *Orchis ruthei* Schulze, *O. sanasunitensis* Fleischm., *O. bavarica* Fuchs, *O. pseudo-traunsteineri* Fuchs, *O. euxina* Nevski, *O. amblyoloba* Nevski, *O. longifolia* Neuman, *D. deweveri* Vermln. u. s. w. Es hat sich gezeigt, daß viele Fehler in NELSONs Buch anzutreffen sind. Wahrscheinlich hat der Autor die Schwierigkeiten der Gattung unterschätzt und die Literatur nicht beherrscht. Außerdem hat NELSON den Nomenclaturcode nicht genügend beachtet. So ist NELSONs Buch nur schwerlich als Monographie der Gattung *Dactylorhiza* zu bezeichnen. Außerdem stellt er Theorien und Hypothesen auf, die der Kritik nicht standhalten können.

Herrn Dr. W. WIEFELSPÜTZ verdanke ich die Übersetzung dieses Aufsatzes und die Hilfe, die er mir geleistet hat.

Literatur:

- DRUCE, G. Cl.: *Orchis praetermissa* Druce; Report Botan. Exchange Club for 1913. Arbroath, 1914.
DRUCE, G. Cl.: *Orchis maculata* L. and *O. Fuchsii* Druce in Report for the Botan. Society for 1914. Arbroath, 1915.
FUCHS, A.: *Orchis Traunsteineri* Saut.; 42. Bericht des Naturw. Vereins für Schwaben und Neuburg. Augsburg, 1919.
HESLOP-HARRISON, J.: A. Comparison of some Swedish and British Forms of *Orchis maculata* L. sens lat.; Svensk Bot. Tidskrift 45, 1951.
KLINGE, J.: *Dactylorhizid*; Acta Horti Petropolitani, 17, 1898.
LANDWEHR, J.: *Wilde Orchideen in Europa*, Vol. 1, 1977.
LID, J.: Norsk Flora, andra Utgåva, Oslo, 1952.
LINDLEY, J.: The Genera and Species of Orchidaceous Plants, Tribe IV Ophrydeae. London, 1835.
LINDLEY, J.: *Orchis foliosa* Solander ex Lowe; Botanical Register N. S. 7, 1701, 1835.
LINNAEUS, C.: *Species Plantarum*, Holmiae, 1753.
MAIRE, R.: *Orchidaceae*; in: Flore de l'Afrique du Nord, Vol. VI, Paris, 1959.
NELSON, E.: Monographie und Ikonographie der Orchidaceen-Gattung *Dactylorhiza*, Zürich, 1976.

- NEUMAN, L. M. Anteckningar rörande nordiska Orkis-former; Botaniska Notiser, (Lund.), 1909.
- NEVSKII, S. A.: Orchidaceae Lindl.; in: Flora U.S.S.R., Vol. IV, 1935; Engl. Ausg. Jerusalem, 1968.
- NIESCHALK, A. und Ch.: Orientalische Dactylorhiza-Arten in der Türkei; Philippia (Kassel), 2, 1975.
- PUGSLEY, H. W.: On some Marsh Orchids; J. Linnean Society, Botany, 49, 1935.
- REICHENBACH fil., H. G. L.: Die Orchideen der deutschen Flora. Lipsiae. Icones Vol. XIII–XIV, 1851.
- REICHENBACH, pat., H. G. L.: Plantae Criticae, Orchis majalis DLXV. 770. Lipsiae; 1828.
- SOÓ, R. von: Synopsis generis Dactylorhiza (Dactylorchis); Annales Univers. Scient. Budapestinensis, sectio Biologica, 3, 1960.
- KELLER, G. u. SOÓ, R. v.: Monographie und Iconographie der Orchideen Europas; Feddes Repert.
- VERMEULEN, P.: Orchis praetermissa (Druce) en Orchis latifolia junialis (m.); Nederl. Kruidk. Arch. 43, 1933.
- VERMEULEN, P.: Flora Neerlandica (Amsterdam), Vol. I, 5, 1958.
- VERMEULEN, P.: Studies on Dactylorchis, Thesis; 1947
- VERMEULEN, P.: The System of the Orchidales; Acta Botan. Neerland; 15, 1966.
- VERMEULEN, P.: Dactylorhiza foliosa (Vermeulen) Soó; Orchideeën, 40, 1978.
- WIEFELSPÜTZ, W.: Über einige Dactylorhiza-Sippen in Großbritannien und Irland; Die Orchidee, Sonderheft, 1977.

Dr. P. Vermeulen, De Blomhof 3, 1852 RE Heiloo/Niederlande

Rezső von SOÓ †

Einer der alten Getreuen der Wuppertaler Orchideen-Tagungen ist nicht mehr: Am 10. Februar 1980 verstarb der am 1. August 1903 in Rumänien geborene Nestor der europäischen Orchideenkunde Rezső von SOÓ in seinem 77. Lebensjahr nach einem langen Leiden. Die Wuppertaler Orchideenfreunde verlieren mit ihm einen eigenständigen Vortragenden, einen bemerkenswerten Diskussionspartner, einen wohlwollenden Gönner und nicht zuletzt einen profunden Kenner, wenn nicht den profundesten Kenner der europäischen Orchideenkunde, der sich selbst gern in unserem Kreis einen unverbeserlichen „Orchidioten“ nannte. Eine Würdigung seines langen, inhaltsrechtlichen und von wissenschaftlichem Tatendurst geprägten Lebens ist auf begrenztem Raum kaum möglich.

In seinem Geburtsland besuchte von SOÓ die Schule, sein Studium absolvierte er in Budapest, war dann später von 1925 bis 1927 in verschiedenen Berliner Instituten tätig, wo er noch SCHLECHTER persönlich kennenlernte. Schon mit 26 Jahren wurde er Professor in Debrecen, ging von da aus nach Koloscvár, nach dem 2. Weltkrieg wiederum nach Debrecen und war von 1952 bis 1969 in Budapest als Ordinarius für Botanik und als Direktor des dortigen Botanischen Gartens tätig. Sein wissenschaftliches Oeuvre ist immens: Er ist Verfasser oder Koautor von 28 Büchern, ca. 500 wissenschaftlichen Beiträgen, fast 3000 Rezensionen und einer großen Anzahl populärwissenschaftlicher Beiträge. Seine Reisen führten ihn vom Eismeer bis nach Nubien, von der Sierra Nevada bis zum Tianschan. Als sein wissen-

schaftliches Hauptwerk darf man die „Synopsis systematico-geobotanico florum vegetationalis Hungariae“ in sechs Bänden bezeichnen, die seit 1964 erschienen ist und deren Abschluß er nicht mehr erlebte, der letzte Band befindet sich derzeit im Druck. Er darf als der Begründer der ungarischen Pflanzensoziologie und der Pflanzensynökologie bezeichnet werden, der zahlreiche renommierte Schüler hervorbrachte und als das geistige Haupt der ungarischen Geobotanik charakterisiert werden kann. Neben dem großen Gebiet der Geobotanik gibt es seit seiner der Gattung Wachtelweizen gewidmeten und später als Buch erschienenen Dissertation viele wissenschaftliche Aufsätze über Systematik, Taxonomie, Floristik, Nomenklatur u.v.a. von ihm. Wir sind naturgemäß am meisten mit ihm durch seine zahlreichen Publikationen über Orchideen verbunden, denen er sich schon



seit seinen frühen wissenschaftlichen Jahren besonders gern widmete. Als sein wichtigstes Werk darf hier der 2., kritische Band der „Monographie und Ikonographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes“ gelten, der von 1930 bis 1940 erschien und den er 1972 mit Ergänzungen gemeinsam mit Herrn SUNDERMANN neu editierte. Ausgang seiner Orchideenstudien war bereits 1928 die Revision der Orchideen Südosteuropas und Südwestasiens, der ein knappes Jahrzehnt später eine ähnliche Bearbeitung der die *Orchidoideae* umfassenden Orchideen des Himalayas folgte. Daneben gab es zahlreiche weniger umfangreiche Veröffentlichungen zur Nomenklatur, zur Floristik, zur Systematik und insbesondere zur Mikrotaxonomie der europäischen und mediterranen Orchideen. Selbstverständlich, daß die Orchideen auch in seinen Büchern mit besonderer Liebe und Akkuratesse behandelt wurden. Sein jüngstes großes Orchideenwerk, auf das wir alle seit Jahren begierig warteten, hat er in publizierter Form leider nicht mehr gesehen: den 5. Band der Flora Europaea, der vor wenigen Monaten erst erschienen ist und mit der Verarbeitung durch ihn und einige andere Autoren das erste gesamt-europäische Florenwerk abschloß. Hier hat er neben einigen kleineren die drei großen und schwierigen Gattungen *Orchis*, *Dactylorhiza* und *Ophrys* bearbeitet. Die Voraussage ist nicht schwierig, daß wir darüber auf unserer nächsten Tagung etwas hören werden.

Wer so schöpferisch, reichhaltig und nachhaltig wie Herr Professor von SOO tätig war, bei dem können auch Ehrungen nicht ausbleiben. Er war zweifacher ungarischer Nationalpreisträger (Krossuth), mehrfacher Ehrendoktor, Ehrenmitglied zahlreicher Gesellschaften, Ehrenbürger der Stadt Debrecen, Redakteur zahlreicher Schriftenreihen und Zeitschriften, nicht weniger als rund 50 Pflanzenarten sind nach ihm benannt worden. In seiner wissenschaftlichen Tätigkeit erschöpfte sich der Mensch von SOO nicht: Nur wenige wissen um seine sonstigen vielseitigen Hobbys, etwa als versierter Katzenkenner und -liebhaber oder als ein hervorragender Philatelist, der maßgeblich an der Bearbeitung und Herausgabe zahlreicher wunderschöner ungarischer Sonderbriefmarken mit Blumenmotiven beteiligt war.

Wir gedenken in tiefer Verehrung des Nestors der europäischen Orchideenkunde.

Olga Borsos/Karlheinz Senghas

Erich Nelson †

Am 22. März 1980 verstarb in Chernetz, seiner Wahlheimat am Genfer See, Dr. h. c. Erich NELSON an den Folgen eines Verkehrsunfalles.

Von allen Orchideenfreunden, die anlässlich einer Arbeitstagung nicht nach Wuppertal kamen, hat keiner diese Tagungen dennoch so stark mitgeprägt wie Erich NELSON, ja – wer erinnert sich noch? –, er selbst war es sogar, der durch das Erscheinen seiner monumentalen *Ophrys*-Mono- und -ikonographie diesen Tagungen erst die Initialzündung gab. Obwohl leider nie persönlich zugegen, war er doch bei allen Tagungen geistig eigentlich immer präsent, Grund genug, aus Anlaß seines Ablebens sein Leben und seine Verdienste um die europäische Orchideenkunde wenigstens skizzenhaft darzustellen.

Geboren am 14. 4. 1897 in Berlin wuchs er in einer Künstleratmosphäre auf: Sein Vater war Kunstmaler und seine spätere Gattin, Frau Gerda, Tochter eines Kunstmalers. Nach seinem Kriegsdienst begann er seine künstlerische Laufbahn, zunächst und vor allem mit Landschaftsaquarellen und Vegetationsstudien, die auf Reisen nach Ungarn und Italien entstanden sind und in denen er schon frühzeitig einen persönlich ausgeprägten Malstil fand. Auf seiner Italienreise im Jahr 1928 hatte NELSON seine erste Begegnung mit Orchideen, eine Begegnung mit sehr weitreichenden Folgen, denn die Orchideen Mitteleuropas und des Mittelmeergebietes sollten fortan zum fast ausschließlichen Inhalt seines Lebens als Künstler und Forscher werden. So entstand auch seine erste Orchideenpublikation, gemeinsam mit Prof. FISCHER aus München, erschienen 1931 als Buch über die Orchideen Deutschlands und der angrenzenden Gebiete und zugleich ein Markstein in der zentraleuropäischen Orchideenliteratur. Hier schon zeigte NELSON, mit welcher



Meisterschaft er die Synthese von künstlerischer Wiedergabe und wissenschaftlicher Exaktheit beim Porträtieren von Orchideen beherrschte. Damals schon mußte die Familie NELSON Deutschland verlassen, sie verlegte ihr Domizil nach Südtirol, von wo aus beide in den folgenden Jahren ausgedehnte Reisen, weitgefächert von Palästina über die Türkei und Italien bis nach Spanien unternahmen. Noch nie zuvor hat ein Orchideenforscher die Erkenntnisse im Gelände aus derart riesigen Räumen selbst erwandert und erarbeitet. Der wertvollste Teil des Reisegepäcks waren Notizbuch und Malutensilien,

denn alles wurde bereits unterwegs in einer sich rasch entwickelnden und beständigen Aquarelltechnik festgehalten. So entstand der Grundstock von NELSONs berühmter Aquarellsammlung. So entbehrensreich diese Zeit für Herrn und Frau NELSON, die stets gemeinsam unterwegs waren, war, so blieb sie doch eine fruchtbare und eine Zeit voll innerer Befriedigung. Sie endete jäh 1938 mit dem Entzug des Reisepasses, der Ausbürgerung und der erneuten politischen Flucht diesmal in die Schweiz, nach Chervex bei Montreux am Genfer See. Lebhafte Kontakte insbesondere zum Geobotanischen Institut Rübel in Zürich und zum Botanischen Institut nach Bern ermöglichten NELSON die dringend nötigen Literaturstudien, die schließlich mit all seinen bisherigen Beobachtungen und aquarellierten Grundlagen in seinem Buch „Gesetzmäßigkeiten der Gestaltwandlung im Blütenbereich, ihre Bedeutung für das Problem der Evolution“ ihren Niederschlag fanden. Weiterhin folgten ausgedehnte Reisen erneut über das nahezu gesamte Mittelmeergebiet hinweg. Die Früchte eines langen Künstler- und Forscherlebens kennen wir alle: die drei großen Monographien und Ikonographien der Gattungen *Ophrys*, *Serapias* und *Dactylorhiza*. Der schweizerische Nationalfond zur Förderung der Wissenschaften ermöglichte diese Veröffentlichungen. 1967 verlieh ihm die Universität Lausanne den Doktorgrad honoris causa.

Am Sarg des verstorbenen Erich NELSON kam es zur Begegnung zwischen Frau Gerda NELSON und Frau Hannelore SCHMIDT in ihrer Eigenschaft als Vorsitzende der „Stiftung zum Schutz gefährdeter Pflanzen“. Frau NELSON übergab der Stiftung den gesamten wissenschaftlichen Nachlaß ihres Mannes, den sie ihrerseits dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart als Dauerleihgabe zur Verfügung stellte. An uns liegt es, bei unserem Bemühen um die wissenschaftliche Durchdringung der europäischen Orchideen stets der Tatsache eingedenk zu sein, daß wir in vielen Bereichen aufbauen auf dem in seiner Art einmaligen Wirken von Erich NELSON. Mit diesem Bewußtsein können wir am besten ihm ein wenig von dem zurückgeben, was er in seinem entbehrensreichen und von einer großen Idee für die Orchideen geprägten Leben für uns als seiner Nachwelt geschaffen hat.

S. Künkele/K. Senghas



Farbtafel 1

o. l.: *Orchis laeta* (H. Baumann)

o. r.: *Orchis pauciflora* (H. Baumann)

u. l.: Bestäubung von *Himantoglossum calcaratum* durch eine Honigbiene (W. Teschner)

u. r.: *Ophrys speculum* mit *Campsoscolia-ciliata* ♀ (C. Gack)





Farbtafel 2

o. l.: *Ophrys tomassinii* (links), *O. x dalmatica* (Mitte) und *O. bertolonii* rechts (Ehrendorfer)

o. r.: *Ophrys x dalmatica* (Ehrendorfer)

u. l.: *Ophrys kurdica* (Sundermann)

u. r.: *Orchis olbiensis* (Rückbrodt)

