

Jahresberichte
des Naturwissenschaftlichen
Vereins in Wuppertal



HEFT

39

Wuppertal 1986

Probleme der Taxonomie, Verbreitung und Vermehrung
europäischer und mediterraner Orchideen, II

Titelbild: *Ophrys hebes* (Kal.) E. & B. Willing
(Foto: WILLING)

Jahresberichte
des Naturwissenschaftlichen Vereins
in Wuppertal

Heft 39

Probleme der Taxonomie,
Verbreitung und Vermehrung
europäischer
und mediterraner Orchideen, II

Redaktion:

Karlheinz Senghas

und

Hans Sundermann

Wuppertal 1986

Herausgegeben am 22. Mai 1986

Dieses Heft stellt den erweiterten Bericht über die „8. Wuppertaler Orchideen-Tagung“ und damit die Fortsetzung der Sonderhefte „Probleme der Orchideengattung *Ophrys*“ (1964), „Probleme der Orchideengattung *Dactylorhiza*“ (1968), „Probleme der Orchideengattung *Epipactis*“ (1970), „Probleme der Orchideengattung *Orchis*“ (1972), „Die Orchideen der Randgebiete des europäischen Florenbereiches“ (1977), „Probleme der Evolution bei europäischen und mediterranen Orchideen“ (1980) und „Probleme der Taxonomie, Verbreitung und Vermehrung europäischer und mediterraner Orchideen“ (1983) dar.

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

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

Beide Herausgeber bedanken sich für die Beteiligung an den Satz- und Druckkosten durch die Landesgruppe Kurpfalz der Deutschen Orchideen-Gesellschaft mit DM 1000,-.

ISSN-Nr.: 0547/9789

Brücke-Verlag Kurt Schmiersow, Hildesheim
Satz und Druck: Hagemann-Druck, Hildesheim

Inhaltsverzeichnis

Programm der 8. Wuppertaler Orchideen-Tagung am 2. und 3. März 1985	6
Teilnehmerliste 8. Wuppertaler Orchideen-Tagung	8
Einführungsrede der Frau Oberbürgermeisterin Ursula KRAUS	11
Begrüßung durch den Präsidenten der Deutschen Orchideen-Gesellschaft, Herrn Emil LÜCKEL	12
Begrüßung der Tagungsteilnehmer durch den Direktor des Fuhlrott-Museums Dr. Wolfgang KOLBE	13
H. SUNDERMANN: Bemerkungen zur Systematik, Taxonomie und Nomenklatur bei europäischen Orchideen	14
S. KÜNKELE & H. BAUMANN: Beiträge zur Taxonomie europäischer und mediterraner Orchideen (Teil 2)	22
P. GÖLZ & H. R. REINHARD: Statistische Untersuchungen an alpinen und skandinavischen Orchideen	36
H. F. PAULUS & C. GACK: Neue Befunde zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Orchideengattung <i>Ophrys</i> – Untersuchungen in Kreta, Süditalien und Israel	48
H. BAUMANN: Zur Polymorphie von <i>Orchis papilionacea</i> L.	87
D. und U. RÜCKBRODT: <i>Spiranthes romanzoffiana</i> Cham. in Irland	98
I. von RAMIN: <i>Spiranthes sinensis</i> (Pers.) Ames – die vierte europäische <i>Spiranthes</i> -Art	102
B. und E. WILLING: Verbreitung der „montanen“ Orchideenarten der Peloponnes	104
J. MEHL: Die fossile Dokumentation der Orchideen	121
E. LÜCKEL: Naturschutz und Kultur europäischer Orchideen: Utopie oder Realität?	134
F. REINECKE: Probleme der Vermehrung und Ausbringung heimischer Orchideen	136
W. FROSCHE: Vermehrungskultur, eine Möglichkeit zur Erhaltung des Genpools vom Aussterben bedrohter Orchideen	149
K. SENGHAS: Schlußworte	153

Programm der 8. Wuppertaler Orchideen-Tagung am 2. und 3. März 1985

Sonnabend, den 2. März

- 9.30 Eröffnung der Tagung
U. KRAUS, Oberbürgermeisterin der Stadt Wuppertal
E. LÜCKEL, Präsident der D.O.G.
W. KOLBE, Naturwiss. Verein und Fuhlrott-Museum Wuppertal
- 10.00–11.30 Vorsitz: K. SENGHAS
H. SUNDERMANN, Wuppertal:
Betrachtungen zur Taxonomie und Nomenklatur europäischer Orchideen
S. KÜNKELE, Stuttgart:
Beiträge zur Taxonomie europäischer und mediterraner Orchideen (Teil 2)
K. P. BUTTLER, Frankfurt:
Die Bedeutung der Lippenform bei der Gliederung der *Orchideae**
- 11.30–12.00 Diskussion
- 14.00–15.40 Vorsitz: H. SUNDERMANN
H. F. PAULUS und C. GACK, Freiburg:
Neue Untersuchungen zur Bestäubung der Gattung *Ophrys* im östlichen Mittelmeerraum
Konkurrieren *Ophrys*-Blüten um Bestäuber?
Untersuchungen und Experimente mit *Ophrys heldreichii* und der Langhornbiene *Tetralonia berlandi* auf Kreta
Filme zum Thema *Ophrys*-Bestäubung
- 15.40–16.00 Diskussion
- 16.00–16.30 Kaffeepause
- 16.30–18.00 Vorsitz: H. BAUMANN
P. GÖLZ, Winterthur, und H. R. REINHARD, Zürich:
Ergebnisse statistischer Untersuchungen an alpinen und nordischen Orchideen
J. MEHL, Erlangen:
Die fossile Dokumentation der Orchideen
I. v. RAMIN, Frankfurt:
Spiranthes sinensis – die vierte europäische *Spiranthes*-Art
- 18.00–18.30 Diskussion
- 19.00 Gemeinsames Abendessen im Ratskeller, Wuppertal-Elberfeld

Sonntag, den 3. März

- 9.00–10.30 Vorsitz: S. KÜNKELE
U. RÜCKBRODT, Lampertheim:
Spiranthes romanzoffiana Cham. in Irland
E. WILLING, Berlin:
Verbreitung und Standortansprüche der „montanen“ Orchideen Süd-Griechenlands
H. BAUMANN, Böblingen:
Zur Polymorphie von *Orchis papilionacea* s. l.

*) Manuskript nicht eingegangen

10.30–11.00 Diskussion

11.00–12.00 Vorsitz: E. WILLING

E. LÜCKEL, Frankfurt:

Naturschutz und Kultur europäischer Orchideen: Utopie oder Realität?

B. LØJTANANT, Aarhus:

Status of the orchids of Scandinavia (Gefährungsgrad der Orchideen Skandinaviens)*)

12.30 Empfang der Referenten durch die Stadt Wuppertal

14.30–16.00 Vorsitz: E. LÜCKEL

F. REINECKE, Kiel:

Probleme bei der Vermehrung und Ausbringung heimischer Orchideen

W. FROSCH, Dreieich:

Stand und Aussichten einer Vermehrungskultur europäischer Orchideen

16.00–16.20 Diskussion

16.20–17.00 Kaffeepause

17.00–17.45 Vorsitz: K. SENGHAS

Fragestunde für Tagungsteilnehmer:

Kurze Mitteilung von Neufunden und Anfragen an das Gremium

17.45 K. SENGHAS: Schlußworte

*)Manuskript nicht eingegangen

Einführungsrede der Frau Oberbürgermeisterin Ursula Kraus

Meine Damen und Herren,

ich begrüße Sie heute in Wuppertal ganz herzlich zu Ihrer 8. Wuppertaler Orchideentagung. Ich habe gelesen, daß diese Tagung seit 1963 alle 3 bis 4 Jahre in Wuppertal stattfindet und also hier schon eine sehr große Tradition hat. Obwohl viele von Ihnen schon in Wuppertal gewesen sind, möchte ich heute morgen doch etwas über unsere Stadt erzählen.

Die Großstadt im Kranz der grünen Berge – mehr als die Hälfte unseres Stadtgebietes ist nämlich noch Wald und Wiese – entstand erst im Jahre 1929. Die einzelnen Stadtteile wie z. B. Cronenberg und Barmen sind aber schon 1050 und 1070 urkundlich erwähnt.

Sie sind hier in Wuppertal in einer der ältesten Industrieregionen Deutschlands. Als die Industrie im Ruhrgebiet noch in den Kinderschuhen steckte, wurden Barmen und Elberfeld schon von ausgedehnten Fabrikanlagen beherrscht. 1850 zählten beide Städte zusammen bereits über 100 000 Einwohner. Es waren annähernd soviel wie in München und Breslau und mehr als in Dresden und Köln. Die fortschreitende Industrialisierung und der damit verbundene Bevölkerungszuwachs blieben jedoch nicht ohne Folgen.

Im Tal der Wupper gab es große Armut und Not. Friedrich ENGELS, einer der größten Söhne unserer Stadt, hielt in Wuppertal seine ersten sozialistischen Versammlungen ab, und sozial aufgeschlossene Christen führten zur gleichen Zeit das überall anerkannte System der öffentlichen Wohlfahrtspflege ein. Es ist das sogenannte Elberfelder System, das durch ehrenamtliche Mitarbeiter aufrecht erhalten wurde und heute noch wird. Dies geschah in Wuppertal natürlich nicht ohne Grund. Im übrigen entstand hier in Wuppertal der erste Katholische Gesellenverein und von hier aus breitete sich die Kolping-Familie aus.

Heute ist Wuppertal eine moderne Großstadt. Ich sagte eben schon, umgeben von weitläufigen Grünzonen und direkt verbunden mit den großen Verkehrsadern dieses Landes. Wir können also von jedem Punkt unserer Stadt heute noch in 10 Minuten eine Grünanlage oder den nahen Wald erreichen.

Die Wuppertaler Wirtschaft ist gekennzeichnet durch eine Mischstruktur zahlreicher Branchen, was für uns natürlich auch Vorteile hat. Wir sind jetzt ungefähr im Landesdurchschnitt bei der Arbeitslosigkeit, aber dieses ist im Vergleich zu den Ruhrgebietsstädten immerhin noch ein relativ gutes Ergebnis. Als Oberzentrum des Bergischen Landes ist Wuppertal zugleich Mittelpunkt und Versorgungszentrum für ein weites Umland. Weit über seine Grenzen hinaus ist Wuppertal aber auch als Kulturzentrum bekannt. Wuppertal ist seit 1972 Universitätsstadt und hat mittlerweile schon ca. 12 500 Studenten. Dies ist für die Struktur unserer Stadt ein sehr großer Fortschritt gewesen.

Das alles gehört mittlerweile zum Bild unserer Großstadt Wuppertal mit dem sichersten Verkehrsmittel der Welt, das wir als Wahrzeichen herausstellen – unsere Schwebebahn. Ich nehme an, daß Sie, trotz Ihrer vielen Arbeit, ein bißchen Zeit haben werden, sich die Stadt anzusehen und angeregt werden, auch einmal wiederzukommen. Ich kann nur empfehlen, einmal unsere Schwebebahn zu benutzen.

Ich wünsche Ihnen einen sehr guten Erfolg Ihrer Arbeit und einen schönen Aufenthalt in unserer Stadt. Ich danke Ihnen.

Begrüßung durch den Präsidenten der Deutschen Orchideen-Gesellschaft, Herrn Emil Lückel

Sehr verehrte Frau Oberbürgermeisterin, meine Damen und Herren!

Sehr herzlich begrüße ich Sie im Namen des Vorstands der Deutschen Orchideen-Gesellschaft. Zum 8. Male findet die Wuppertaler Orchideen-Tagung hier statt, und wiederum ist es für mich eine sehr angenehme Pflicht, Dank zu sagen allen, die diese Tagung ermöglichen und für uns vorbereiten. Dank zunächst der Stadt Wuppertal für ihre Gastfreundschaft und mannigfache Unterstützung. Nehmen Sie, sehr verehrte Frau Oberbürgermeisterin, diesen unseren Dank entgegen.

Und zu danken haben wir dem Naturwissenschaftlichen Verein Wuppertal für den traditionellen Rahmen und die Organisation dieser Tagung, insbesondere Ihnen, Herr Dr. KOLBE, Ihnen, Herr Prof. SUNDERMANN, und allen Ihren Mitarbeitern. Frau TOUSSAINT-KLOPFENSTEIN gilt unser besonderer Dank und unsere Bewunderung für ihre herrlichen Orchideenbilder.

Ein großer Teil von uns hier sind gar keine Wissenschaftler im strengen Sinne, es sind Orchideenliebhaber, die dennoch ihre ganze Zeit der Erforschung der Orchideen widmen. Lassen Sie mich aus besonderem Anlaß zwei Namen erwähnen. Herr LANDWEHR, wir kennen alle seine Bücher, der für seine Arbeit den Dr. h. c. verliehen bekam, und unseren Freund Eduard PEITZ, der unerwartet vor wenigen Wochen verstarb, ein engagierter Naturfreund.

Das Programm dieser Tagung zeigt bereits die Spanne der Probleme, die sich uns bei der Beschäftigung mit dieser Pflanzengruppe stellen. So vielfältig, daß gelegentlich ein Teilnehmer zu einem Vortrag sagt: Das interessiert mich nicht. Ein sicherlich nicht gerade böse gemeintes, aber doch, so meine ich, ein gedankenloses Wort, ja, unter Umständen sogar ein gefährliches. Denn wirklich verstehen, und damit letztlich auch erhalten, können wir unsere Orchideen, ob europäische oder tropische, nur, wenn wir versuchen, alle ihre Geheimnisse zu ergründen. Auch wenn der Sinn und Zweck und die Anwendung einer Forschungsarbeit zunächst, was das eigene Forschungsgebiet anbetrifft, nicht auf der Hand liegen mag. Was hilft uns der Streit der Taxonomen bei unserer Sorge um die Erhaltung der Pflanzen, mögen Naturschützer sagen. Oder was sollen Aussaaten und Kultur von europäischen Orchideen, sagen andere, und sie warnen vor schlimmen Folgen wie Vermarktung. Ich meine, und das zeigt die Geschichte jeder wissenschaftlichen Forschung: Mißbrauchen kann man jedes Forschungsergebnis, aber wir müssen auch immer wieder die Hoffnung haben, daß die Besonnenen unter uns überwiegen. Dazu aber müssen wir zusammenarbeiten, so unterschiedlich auch unsere Interessen sein mögen. Und so manche, zunächst als unbrauchbare Theorie abgetane Beschäftigung hat erst viel später ihre Bedeutung gezeigt. *Im Vordergrund steht in der heutigen Zeit alles, was zur Erhaltung unserer Orchideen beitragen kann. Wir sollten es gemeinsam anpacken und dabei stets den guten Willen und die gute Absicht des anderen respektieren. In diesem Sinne wünsche ich dieser Tagung einen erfolgreichen Verlauf.*

Begrüßung der Tagungsteilnehmer durch den Direktor des Fuhlrott-Museums Dr. Wolfgang Kolbe

Meine sehr verehrten Damen und Herren,

am 3. März 1963 fand in diesem Hause eine Arbeitstagung zum Thema „Über Probleme der Orchideengattung *Ophrys*“ statt. Herr SUNDERMANN hatte hierzu nach Wuppertal eingeladen. Auf dieser Zusammenkunft berichtete u. a. F. J. MEYER über eine Arbeit von B. KULLENBERG aus Uppsala zum Thema „Untersuchungen über die *Ophrys*-Bestäubung“. Heute, am 2. März 1985 – d. h. nach genau 22 Jahren – werden H. P. PAULUS und C. GACK uns über „Neue Untersuchungen zur Bestäubung der Gattung *Ophrys* im östlichen Mittelmeerraum“ informieren.

Dieses ausgewählte Beispiel mag den großen Bogen symbolisieren, der sich kontinuierlich von der 1. bis zur 8. Wuppertaler Orchideen-Tagung spannt. In dem genannten Zeitraum sind inzwischen 7 Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins in Wuppertal erschienen, die die Tagungsergebnisse dokumentieren. Das ist sicher insgesamt ein beachtliches Resultat, aufgrund dessen wir vor allem den Initiatoren der Veranstaltungen, H. SUNDERMANN und K. SENGHAS, unseren uneingeschränkten Respekt und Dank zollen müssen. Auf einem Festkolloquium am 23. Januar 1985 an der Bergischen Universität in Wuppertal anlässlich des 60. Geburtstages von Herrn SUNDERMANN wies K. SENGHAS bei seiner Laudatio u. a. auch ausführlich auf die Wuppertaler Orchideen-Tagungen hin.

Als Begleitprogramm für die 8. Wuppertaler Orchideen-Tagung können wir unseren Gästen diesmal eine Sonderausstellung des Naturwissenschaftlichen Vereins in Wuppertal im Fuhlrott-Museum anbieten, in der unter der Thematik „Natur kennenlernen, erleben und beschützen“ die vielfältigen Aktivitäten des Vereins vorgestellt werden. Er hat eine lange Tradition, denn seine Gründung erfolgte vor fast 139 Jahren – genau am 9. April 1846 – durch Johann Carl FUHLROTT. FUHLROTT, bekannt als Entdecker des Neandertalermenschen, hat den Verein 31 Jahre lang geleitet und ihm die Aufgabe gestellt, die engere Heimat in botanischer, zoologischer, meteorologischer und geologischer Hinsicht zu erforschen.

Auch heute ist in den Veranstaltungsprogrammen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu lesen, daß er allen an der Natur interessierten Menschen Kenntnisse aus dem Bereich der Erdgeschichte, Mineralienkunde sowie der Tier- und Pflanzenkunde vermitteln möchte. So gibt es gegenwärtig acht aktive Arbeitsgruppen, in denen zum Teil auch echte Grundlagenforschung betrieben wird.

Es ist mir eine besondere Freude, im Zusammenhang mit der Ausstellung des Naturwissenschaftlichen Vereins, Ihnen auch noch einen speziellen „Leckerbissen“ anbieten zu können. Frau E. TOUSSAINT-KLOPFENSTEIN hat 33 ihrer hervorragenden Aquarelle einheimischer Orchideen für uns zur Verfügung gestellt. Dafür möchte ich ihr auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank sagen.

Gestatten Sie mir an dieser Stelle noch einen aktuellen Hinweis. Seit 1983 gibt es eine Arbeitsgruppe heimischer Orchideen in Nordrhein-Westfalen, die mit der Standortkartierung begonnen hat. Ich möchte Sie herzlich bitten, soweit möglich, an dieser Erfassung mitzuarbeiten und Daten zur Verfügung zu stellen. Ein einschlägiges Informationsblatt liegt den Tagungspapieren bei. Inzwischen ist eine erste Auswertung der bislang eingegangenen Ergebnisse in Vorbereitung.

Meine Damen und Herren, ich wünsche der 8. Wuppertaler Orchideen-Tagung einen erfolgreichen Verlauf und hoffe, daß das reichhaltige Programmangebot und die große Teilnehmerzahl für jeden einen echten Gewinn bringen wird.

Bemerkungen zur Systematik, Taxonomie und Nomenklatur bei europäischen Orchideen

Zusammenfassung: Einige nomenklatorische Probleme innerhalb der Gattungen *Ophrys* und *Dactylorhiza* werden im Zusammenhang mit ihrer Anwendbarkeit auf das Konzept von „Biospecies“ diskutiert.

Summary: Remarks on systematic, taxonomy and nomenclature of european orchids. Some problems of nomenclature and the applicability of the "biological species" within the genera *Ophrys* and *Dactylorhiza* are discussed.

Ich kann Ihnen heute keine neuen Forschungsergebnisse vorstellen, ich möchte vielmehr einige grundsätzliche Probleme erhellen, die auf den bisherigen Wuppertaler Tagungen teilweise nur „unterschwellig“ behandelt wurden.

Es geht einerseits um das Verhältnis zwischen Systematik, Taxonomie und Nomenklatur, zum anderen um die Frage, ob der biologische Artbegriff innerhalb der Botanik anwendbar ist.

Die **S y s t e m a t i k** ist derjenige Teil der biologischen Wissenschaften, der sich um die Einordnung aller Lebewesen in eine natürliche Rangordnung bemüht, die durch Kategorien unterschiedlicher Wertigkeit gegliedert wird. Sie erforscht die Verwandtschaftsverhältnisse der Taxa und deren **E v o l u t i o n**. Sie bedient sich zweier Teilwissenschaften:

Die **T a x o n o m i e** beschreibt die einzelnen Einheiten (Sippen, Taxa) und grenzt sie gegeneinander ab.

Die **N o m e n k l a t u r** regelt dagegen nur die Benennung der Lebewesen und ihrer Gruppierungen, sie untersucht die Korrektheit von Namen. Sie ist eher eine juristische als eine biologische Wissenschaft.

Die Taxonomie bedient sich der Kategorien wie Klasse, Ordnung, Familie, Gattung und Art. Dabei wird die Art als grundlegende Kategorie von allen Biologen anerkannt. Sie ist als einzige Kategorie grundsätzlich definierbar, und zwar auf zweierlei Weise:

- a) Die **M o r p h o l o g i s c h e** Art wird ausschließlich durch Gestaltmerkmale festgelegt. Bei Pflanzen sind dies Habitus, vegetative Organe sowie Form, Anzahl, Anordnung, Farbe und Abmessung der Blütenorgane und anderes mehr.
- b) Die **B i o l o g i s c h e** Art ist dagegen eine potentielle Fortpflanzungsgemeinschaft, innerhalb derer durchaus eine Vielzahl morphologischer Unterarten (= Rassen) auftreten kann (Beispiel: Haushund). Angehörige solcher Taxa sind von nahe verwandten Arten genetisch oder zumindest sexualbiologisch isoliert.

Zu ihrer Abgrenzung müssen natürlich auch morphologische, geographische und ökologische Faktoren herangezogen werden.

Im folgenden gehe ich der Frage nach, wieweit der biologische Artbegriff bei der Abgrenzung der Taxa innerhalb der europäischen Orchideen zur Anwendung kommen kann. Dabei berufe ich mich in grundsätzlichen Dingen auf Ernst MAYR (1967, 1984), der sich wie kein anderer Biologe mit dem Artproblem auseinandergesetzt hat, was auch durch sein jüngstes Werk „Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt“ dokumentiert wird, dessen deutsche Ausgabe 1984 erschienen ist.

Folgende Merkmale sind bei Pflanzen für die Beurteilung verwandtschaftlicher Beziehungen von Bedeutung:

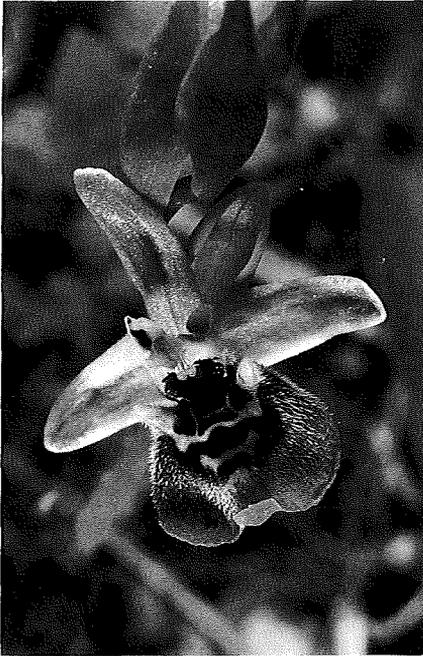


Abb. 1: *Ophrys holosericea* ssp. *bornmuelleri*,
Maßstab 2,4:1, Foto: M. SCHMIDT

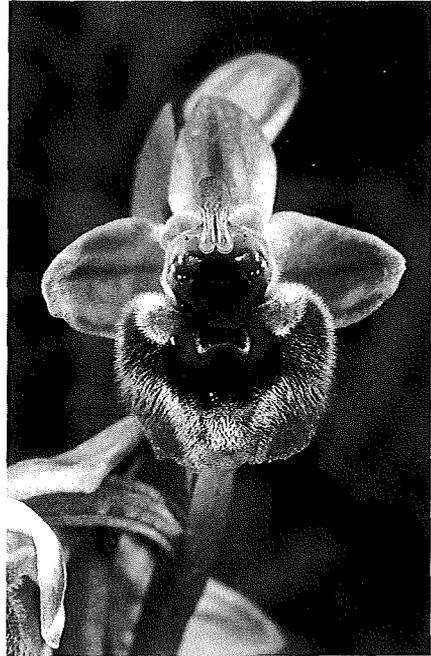


Abb. 2: *Ophrys holosericea* ssp. *grandiflora*,
Maßstab 2,4:1, Foto: M. SCHMIDT

- a) morphologische Merkmale
- b) Verbreitungsgebiet
- c) ökologische Nische
- d) Blütenbiologie: Blütezeit, Bestäuber, Bestäubungsmechanismen
- e) genetische Barrieren, erkennbar durch: Hybridenhäufigkeit, Hybriden(un)fruchtbarkeit, Chromosomenzahlen etc.

Bei einer sehr knappen Analyse der Gattung *Ophrys* ergibt sich, daß es innerhalb der Gattung nur wenige Arten und eine Gruppe gibt, die durch eine morphologische Definition gegeneinander abgegrenzt werden können. Dazu gehören:

1. *Ophrys vernixia*: Sepalen grün, das mittlere nach vorn geneigt, die seitlichen innen zweifarbig; Säule stumpf; Lippe dreilappig, mit einem ausgedehnten, glänzend blauen Mal, das von einem dichten Kranz langzottiger Haare umgeben ist, ein Anhängsel fehlt.

Im Westen und im Osten des Mittelmeergebietes gibt es zwei in gleicher Weise vom Typus abweichende Formen: *lusitanica* (Farbtafel 6/Abb. 1) im südlichen Portugal und *regis-ferdinandii* (Farbtafel 6/Abb. 2) z. B. auf der Insel Rhodos. Beide gehorchen ebenfalls dieser Definition; über die Bestäuber liegen keine Beobachtungen vor.

2. Die zweite konstante Art ist – immer abgesehen von Varietäten – *Ophrys insectifera*, für die hier keine Definition gegeben werden muß.

3. Die Gruppe *fusca-lutea* ist morphologisch ebenso gut abgegrenzt: Sepalen einfarbig grün (Ausnahme *pallens*), das mittlere nach vorn geneigt; Säule stumpf; Lippe dreilappig, nur kurz behaart, ohne Höcker und ohne Anhängsel.
4. Auch bei *Ophrys apifera* stimmen alle Pflanzen innerhalb des sehr großen Verbreitungsgebietes in ihren Grundmerkmalen völlig überein (z. B. lang zugespitzte Säule, dreilappige Lippe mit nach rückwärts gerichtetem Anhängsel). Hier handelt es sich zweifellos um eine „junge“ Art, die sich durch Autogamie (eine sekundäre „Erwerbung“!) konsolidiert hat (KULLENBERG & BERGSTRÖM, 1976).
5. Für *Ophrys bombyliflora* gilt das gleiche. Die Merkmalskombination grüne Sepalen, stumpfe Säule, nach rückwärts gerichtetes Anhängsel und gestielte Knollen gibt es bei keiner anderen *Ophrys*-Art.

Es gibt nur wenige andere Taxa der Gattung *Ophrys* (z. B. *Ophrys tenthredinifera* und *Ophrys schulzei*), für die morphologische Definitionen „verbindlichen“ Charakter haben.

Soweit der morphologische Aspekt.

Die Formkonstanz der Fälle 1–4 läßt sich durch die beteiligten Bestäuber bzw. durch die Bestäubungsmechanismen leicht erklären (vgl. Tabelle 1 und 2*)

Die Arten *O. vernixia* und *O. insectifera* sind durch Bestäuber isoliert, die zwei verschiedenen Unterfamilien der Hautflügler angehören und die zur Unterfamilie der Bienen im weiteren Sinn, der alle anderen Bestäuber der Gattung *Ophrys* angehören, keine näheren verwandtschaftlichen Beziehungen haben.

„Irrtümer“ – d. h. die Entstehung von Bastarden – sind daher zumindest bei *Ophrys vernixia* extrem selten.

*) Die Tabelle 2 wurde vorwiegend nach Angaben von KULLENBERG und Mitarbeitern zusammengestellt (1961, 1976, 1984), sie erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit.

Tabelle 1: Kriterien zur Artabgrenzung bei *Ophrys*

+ = sehr bedeutend (+) = weniger oder nur manchmal bedeutend (-) = kaum bedeutend oder oft fehlend - = fehlend ? = fraglich	Konstanz der Blüten- merk- male	Ver- schie- den- heit der Bestäuber	Bestäu- bungs- mecha- nismus	Selten- heit von Hybriden	Ver- brei- tungs- gebiet
Arten oder Gruppe					
<i>Ophrys insectifera</i>	+	+	-	(+)	(+)
<i>vernixia</i>	+	+	-	+	(-)
<i>fusca-lutea</i>	+	-	+	+	(-)
<i>apifera</i>	+	-	+	+	-
<i>bombyliflora</i>	+	?	-	-	(-)
Die übrigen „Arten“	(+)	(+)	-	(-)	(+)

Tabelle 2:

Bestäuber		Bestäubte Arten
Überfamilie	Gattungen	(außer Hybridisierung)
Sphecoidea	<i>Argogorytes</i>	nur <i>insectifera</i>
Scolioidea	<i>Campsoscolia</i>	nur <i>vernixia</i>
Apoidea	<i>Eucera</i>	<i>bombyliflora</i> , <i>holosericea</i> s. l., <i>umbilicata</i> , <i>tenthredinifera</i> , <i>(apifera)</i> , <i>sphegodes</i> s. l.
	<i>Andrena</i>	<i>fusca</i> s. l., <i>lutea</i> , <i>sphegodes</i> s. l.
	<i>Melecta</i>	<i>reinholdii</i>
	<i>Anthophora</i>	<i>fusca</i> s. l. *)
	<i>Tetralonia</i>	<i>sphegodes</i> s. l., <i>holosericea</i> s. l. <i>tenthredinifera</i> , <i>(apifera)</i>
	<i>Colletes</i>	<i>fusca</i> s. l., <i>sphegodes</i> s. l.
	<i>Osmia</i>	<i>sphegodes</i> s. l.
	<i>Chalicodoma</i>	<i>fusca (iricolor, atlantica)</i> , <i>ferrum-equinum</i> , <i>bertolonii</i> , <i>holosericea</i>

*) Eingeschlossen sind *O. omegaifera*, *O. iricolor*, *O. atlantica*.

Die *fusca-lutea*-Gruppe ist durch Abdominalbestäubung (vgl. die Abbildungen bei PAULUS & GACK, Farbtafel 2 u. 3), *Ophrys apifera* ist durch Selbstbestäubung gegen andere Arten weitgehend isoliert.

Schwierig ist eine Begründung für die morphologische Konstanz bei *Ophrys bombyliflora*. Sie wird von Angehörigen der Unterfamilie Apoidea (mehrere *Eucera*-Arten) mit dem Kopf bestäubt. Sie ist daher durch ihre Bestäuber vermutlich nicht vollständig isoliert. Daher treten auch häufiger Hybriden mit anderen *Ophrys*-Arten auf, aber ich kenne keine Übergangspopulationen. Sie ist die einzige Art der Gattung, die sich regelmäßig vegetativ vermehrt. Diese Fähigkeit reicht jedoch für eine Erklärung der vollständigen morphologischen Konsolidierung nicht aus.

Während also die Fälle 1–4 die Anwendung des biologischen Artbegriffes im Prinzip ermöglichen, bleibt dies beispielsweise für *Ophrys bombyliflora* zunächst fraglich. Die Mehrzahl der übrigen Taxa, vielleicht mit Ausnahme der bereits erwähnten *Ophrys tenthredinifera* und *Ophrys schulzei*, ist dagegen weder durch morphologische noch durch sexualbiologische oder genetische Kriterien eindeutig gegeneinander abgrenzbar.**)

In Tabelle 3 ist die systematisch-taxonomische Struktur der Gattung *Ophrys* zusammengestellt, so wie sie sich (mir) z. Z. darstellt. Wenngleich eine definitive morphologische Abgrenzung z. B. zwischen der *holosericea*- und der *sphegodes*-Gruppe nicht möglich ist, so existieren doch möglicherweise innerhalb dieser Gruppen biologische Arten (PAULUS & GACK, S. 48ff.).

Ophrys kotschyi ist auf Zypern morphologisch gegen andere Arten der Gattung gut abgegrenzt. Sie hat mit der auf Kreta vorkommenden *Ophrys doerfleri* einen gemeinsamen Bestäuber (PAULUS & GACK, S. 48ff.). Demzufolge sind beide Taxa zwei Subspezies einer biologischen Art.

**) vgl. dazu PAULUS & GACK, S. 48ff.

Tabelle 3: Taxonomische Struktur der Gattung *Ophrys*

-
1. *insectifera*

 2. *vernixia* (= *speculum*)

 3. *fusca-lutea*-Gruppe
 - fusca* s. l.
 - lutea*

 4. *apifera*

 5. *bombyliflora*

 6. *holosericea* (= *fuciflora*)-Gruppe
 - * *tenthredinifera*
 - holosericea* s. l.
(incl. *scolopax* und *bornmuelleri*)
 - umbilicata* (= *carmeli*)
 - * *schulzei*

 7. *sphogodes*-Gruppe
 - sphogodes* s. l.
(*lunulata*, *arachnitiformis* etc.)
 - ferrum-equinum*
 - bertolonii*

 8. *reinholdii*-Gruppe
 - reinholdii*
 - cilicica* (= *kurdica*)
 - argolica*

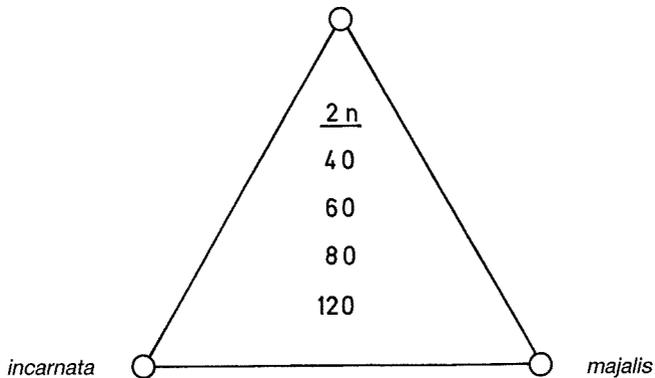
 - kotschyi* (incl. *doerfleri*)?

* = morphologisch gut abgesetzt

Die bezüglich der infragenerischen Abgrenzung schwierigste Gattung innerhalb der Orchideen Europas ist *Dactylorhiza*. Es gibt drei morphologisch eindeutig unterscheidbare Gruppen:

1. *Dactylorhiza iberica* ist durch Knollenform, Ausläufer und Blütenhelm von den übrigen Taxa deutlich abgehoben.
2. *Dactylorhiza sambucina* (ich verwende hier den herkömmlichen Namen) ist durch die kurz gespaltene Knolle, die Blütenfärbung gelb o d e r rot, die stets ungefleckten Blätter sowie durch Standortansprüche ausgewiesen. Übergangspopulationen zu den beiden anderen Gruppen sind nicht bekannt.
3. Die übrigen „Arten“ sind durch tief gespaltene Knollen ausgezeichnet, auch Blütenmerkmale und die oft gefleckten Blätter setzen diesen Komplex gegenüber den beiden zuvor genannten Arten ab. Es gibt drei „Eckpfeiler“: *maculata*, *incarnata* und *majalis*, die manchmal in typischer Form ausgeprägt, die aber ebenso durch zahlreiche Übergangspopulationen miteinander verbunden sind, die offensichtlich durch ständige Hybridisierung neu entstehen. Möglicherweise stellt dieser Komplex eine biologische Art dar, deren Untergliederung allerdings mit allen nur denkbaren Zweifeln belastet ist, wobei die völlig isolierte *D. foliosa* aus Madeira unberücksichtigt bleibt.

Tabelle 4:

Dactylorhiza maculata

Auf der 6. Wuppertaler Tagung sprach F. EHRENDORFER (1980) über „Hybridisierung, Polyploide und Evolution bei europäischen Orchideen“. Er unterzog dabei u. a. die Gattung *Dactylorhiza* und ihr Chromosomenspektrum einer näheren Betrachtung (Tabelle 4). Die durch Polyploidisierung entstandenen höheren Chromosomenzahlen erhöhen die morphologische Variabilität, und sie eröffnen die Möglichkeit zur Besetzung neuer ökologischer Nischen und damit vielleicht zur Entstehung neuer Arten.

Erstaunlicherweise entstehen aber offensichtlich durch die unterschiedlichen Chromosomenzahlen keine genetischen Schranken. Selbst Sippen mit $2n = 60$ weisen zwar (nach EHRENDORFER 1980) „eine gestörte Meiose und stark gesenkte Fertilität auf“, sie sind aber im Prinzip nicht unfruchtbar.

Innerhalb des „*maculata*-Komplexes“ lassen sich einige Sippen recht gut unterscheiden, z. B. die von NELSON (1976, 1976) wegen morphologischer Gemeinsamkeiten vereinigten Taxa *D. praetermissa* und *D. sphagnicola*. Bei gleicher Chromosomenzahl ($2n = 80$) handelt es sich wahrscheinlich um zwei definitiv verschiedene Ökotypen: die größere *D. praetermissa* ist an atlantisches Klima gebunden und besiedelt neutrale bis basische Flachmoore, die kleinere *D. sphagnicola* ist auf ausgesprochen saure *Sphagnum*-Moore beschränkt.

Die Beispiele der Gattungen *Ophrys* und *Dactylorhiza* zeigen, daß es nur wenige „fertige“ Arten gibt, auf die man den biologischen Artbegriff anwenden kann. Vieles ist noch „im Fluß“. Deshalb habe ich vor 10 Jahren vorgeschlagen, solche Taxa, die auf dem Wege einer *sympatrischen* Artbildung sind, als *Präspezies* zu bezeichnen, während der Begriff *Subspezies* – den Vorschlägen MAYRs entsprechend – für geographische Rassen angewendet werden sollte (SUNDERMANN 1975 a–b).

Grundsätzlich ist es durchaus möglich, auch bei der Einstufung von Pflanzen mit polytypischen Arten zu operieren und den biologischen Artbegriff anzuwenden. Ernst MAYR (1984) räumt zwar ein, daß es unter den Botanikern „angesichts der Vielfalt der Fortpflanzungssysteme“ besondere Widerstände gegen den biologischen Artbegriff gibt; er warnt aber davor, ihn aus „administrativer, museumstechnischer Bequemlichkeit“ abzulehnen.

Tabelle 5: Mögliche Kombinationen für die beiden „bornmuelleri“

Ophrys fuciflora (Schmidt) Moench ssp. *bornmuelleri* (Schulze) Willing [var. *bornmuelleri*]
Ophrys fuciflora (Schmidt) Moench ssp. *bornmuelleri* (Schulze) Willing var. *grandiflora*
 (Fleischm. et Sóo) Willing

Ophrys bornmuelleri Schulze ex Bornm. ssp. *bornmuelleri*
Ophrys bornmuelleri Schulze ex Bornm. ssp. *grandiflora* (Fleischm. et Sóo) Renz et Taubenh.

Ophrys holosericea (Burm. fil.) Greuter et Rechinger ssp. *bornmuelleri* (Schulze)
Ophrys holosericea (Burm. fil.) Greuter et Rechinger ssp. *grandiflora* (Fleischm. et Sóo)

Auch die Nomenklatur ist eine durchaus schwierige Teilwissenschaft, die konsequent ihre Wege gehen muß. Die Namen der Pflanzen – seien sie nun legitim oder illegitim (korrekt oder nicht korrekt) – können über die Stellung einer Art innerhalb einer Gattung keine Aussage machen. Dennoch sind eine korrekte Benennung und die Berücksichtigung der Nomenklaturregeln notwendig.

Wir alle wissen, daß ihre Anwendung den Botanikern und Pflanzenfreunden oft unangenehme Überraschungen bereitet, wenn z. B. ein seit langem gebräuchlicher Name, der zudem noch ein Artkriterium zum Ausdruck bringt, geändert werden muß.

Das beste Beispiel: *Ophrys speculum* vs. *Ophrys vernixia*. An einem Beispiel möchte ich aufzeigen, daß die Anwendung korrekter Epitheta durchaus nicht immer sinnvoll ist. Die „*Ophrys bornmuelleri*“ zeigt das deutlich. Ich möchte vorausschicken, daß ich die beiden unter diesem Artbegriff verborgenen Taxa als geographische Rassen – also Subspezies – *Ophrys holosericea* zurechne, weil sie sich morphologisch von der „Stammart“ nur unbedeutend unterscheiden. Ihre Bestäuber sind bisher nicht nachgewiesen.

WILLINGS haben 1975 erstmals nachgewiesen, daß es zwei *bornmuelleri*-Taxa gibt, die sich sowohl durch die Blütezeit als auch durch die Blütenform unterscheiden. Die beiden Photos von M. SCHMIDT (Abb. 1 und 2) im gleichen Maßstab zeigen, daß der Name „*grandiflora*“ nicht aussagekräftig ist. Die Einstufung als Varietät ist zu bescheiden, da es sich nicht um abweichende Einzelexemplare handelt. Es sind – zumindest auf Zypern – zwei nach der Blütezeit und morphologisch deutlich unterscheidbare Teilpopulationen.

Man muß also wenigstens den Rang einer Sub- oder Präspezies anwenden, wie es RENZ & TAUBENHEIM in der Flora of Turkey getan haben (1984). Damit ist der Name „*grandiflora*“ auf Subspeziesebene korrekt angewendet worden.

Ich selbst würde die Einstufung so vornehmen, wie im letzten Beispiel angegeben. Der Name „*grandiflora*“ bleibt nach den Nomenklaturregeln bestehen, obgleich die Unterart innerhalb des *holosericea*-Komplexes sehr kleine Blüten hat (Tabelle 5).

Man hat den Eindruck, daß die nomenklatorische Forschung in den letzten Jahren die systematischen Probleme verdrängt. So ist das aner kennenswerte Werk von BAUMANN & KÜNKELE (1982) sicher im Hinblick auf die Nomenklatur einwandfrei, taxonomische Fragen werden jedoch – mit Ausnahme des geographischen und morphologischen Aspektes – nicht behandelt. Die (absichtlich?) alphabetische Anordnung der Taxa bestätigt diesen Eindruck.

Fazit: Nomenklatur ist notwendig. Die systematische Forschung hat jedoch Vorrang, sie darf sich aber nicht auf morphologische oder geographische Fakten beschränken.

Die Beiträge von PAULUS & GACK (S. 48–86 in diesem Heft) greifen Fragen der sexualbiologischen Isolation auf. Diese Forschungsmethode ist sicher ein guter Weg, die biologische Art zu begründen. Ebenso bedarf es eines Nachweises der Sterilität oder Fertilität von Hybriden – beispielsweise bei der Gattung *Ophrys*.

Literaturverzeichnis

- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S.: Die wildwachsenden Orchideen Europas; Stuttgart; 1982.
- EHRENDORFER, F.: Hybridisierung, Polyploidie und Evolution bei europäisch-mediterranen Orchideen; Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal, **33**, 15–34, 1980.
- PAULUS, H. F. & GACK, C.: Neue Befunde zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Orchideengattung *Ophrys* – Untersuchungen in Kreta, Süditalien und Israel; Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal, **37**, 48–86, 1986.
- KULLENBERG, B.: Studies in *Ophrys* pollination; Zool. Bidr. (Uppsala) **34**, H. 1, 1961.
- KULLENBERG, B. & BERGSTRÖM, G.: Hymenoptera Aculeata Males as Pollinators of *Ophrys*-Orchids; Zool. Scripta, **5**, 13–23, 1976.
- KULLENBERG, B. und Mitarbeiter (BÜEL, TKALCŮ und WARNCKE) (1984): a) Übersicht von Beobachtungen über Besuche von *Eucera* und *Tetralonia*-Männchen auf *Ophrys*-Blüten; 27–40; b) Übersicht von Beobachtungen über Besuche von *Andrena* und *Colletes cunicularius*-Männchen auf *Ophrys*-Blüten; 41–55; beide Arbeiten in: B. KULLENBERG et al. (Hrsg.): The Ecological Station of Uppsala University on Öland 1963–1983; Acta Universitatis Upsalensis, Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsalensis Ser. V:C Vol. 3, Uppsala.
- MAYR, E.: Artbegriff und Evolution; Hamburg/Berlin; 1967.
- MAYR, E.: Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt; Berlin/Heidelberg/New York/Tokyo; 1984.
- NELSON, E.: Monographie und Ikonographie der Orchideengattung *Dactylorhiza*; Zürich; 1976.
- RENZ, J. & TAUBENHEIM, G.: Orchidaceae; in: Flora of Turkey and the East Aegean Islands (Hrsg. P. H. DAVIS) **8**, Gattung *Ophrys*: 476–502; 1984.
- SUNDERMANN, H.: Europäische und mediterrane Orchideen; 2. Aufl.; Hildesheim; 1975 (a).
- SUNDERMANN, H.: Zum Problem der Definition taxonomischer Kategorien (Spezies, Subspezies, Präspezies, Varietät) – dargestellt am Beispiel des Sippenkomplexes *Ophrys fuciflora* (Crantz) Moench – *Ophrys scolopax* Cav.; Taxon **24**, 615–627, 1975 (b).
- WILLING, B. & WILLING, E.: Diskussionsbeiträge zur Orchideenflora Zyperns I; Die Orchidee **26**, 74–79, 1975.

*Prof. Dr. H. Sundermann, Bergische Universität/Gesamthochschule, Fachbereich IX,
Gaußstraße, D-5600 Wuppertal*

Beiträge zur Taxonomie europäischer und mediterraner Orchideen (Teil 2)

Zusammenfassung: Im Anschluß an die 7. Wuppertaler Orchideentagung (1981) wird über die wesentlichen Ergebnisse der als Vorarbeiten des OPTIMA-Projektes „Kartierung der mediterranen Orchideen“ durchgeführten Überprüfung der taxonomischen Grundlagen der europäischen Orchideen berichtet. Im Sinne eines Vorberichts werden die voraussichtlichen Typusdaten der von LINNAEUS beschriebenen 45 europäischen Orchideen-Arten mitgeteilt.

Folgende kritischen Taxa wurden seither aufgeklärt:

- *Dactylorhiza latifolia* (L.) H. Baumann & Künkele; Syn.: *D. sambucina* (L.) Soó
- *Dactylorhiza fistulosa* (Moench) H. Baumann & Künkele; Syn.: *D. majalis* (Rchb.) P. F. Hunt & Summerh.
- *Ophrys crabronifera* Mauri; Syn.: *Ophrys exaltata* Ten. (s. l.)
- *Ophrys exaltata* Ten. (s. str.); Syn.: *Ophrys panormitana* (Tod.) Soó
- *Ophrys holosericea* (N. L. Burm.) W. Greuter (korrekt)

Folgende Taxa wurden seither neu beschrieben:

- *Dactylorhiza baumanniana* Hölzinger & Künkele
- *Dactylorhiza bithynica* H. Baumann
- *Dactylorhiza graeca* H. Baumann
- *Ophrys sphegodes* ssp. *cephalonica* B. & H. Baumann

Die umfangreiche Nomenklaturforschung soll bei den gesamteuropäischen Orchideen noch in diesem Jahrzehnt abgeschlossen werden. Sie wird als Beitrag zur Stabilisierung der Namen verstanden.

Summary: Contributions to the taxonomy of european and mediterranean orchids.

Following to the 7th orchid-meeting at Wuppertal (1981) a report is given about the essential results of the examination of the taxonomic basis of the European orchids. This is a preparatory work to the OPTIMA-project "mapping of the Mediterranean orchids". Within the meaning of a preliminary report the presumed typedates of 45 European orchid-species, which are described by LINNAEUS, are communicated.

The following critical taxas were explained since then:

- *Dactylorhiza latifolia* (L.) H. Baumann & Künkele; Syn.: *D. sambucina* (L.) Soó
- *Dactylorhiza fistulosa* (Moench) H. Baumann & Künkele; Syn.: *D. majalis* (Rchb.) P. F. Hunt & Summerh.
- *Ophrys crabronifera* Mauri; Syn.: *Ophrys exaltata* Ten. (s. l.)
- *Ophrys exaltata* Ten. (s. str.); Syn.: *Ophrys panormitana* (Tod.) Soó
- *Ophrys holosericea* (N. L. Burm.) W. Greuter (correct)

The following taxa were newly described since then:

- *Dactylorhiza baumanniana* Hölzinger & Künkele
- *Dactylorhiza bithynica* H. Baumann
- *Dactylorhiza graeca* H. Baumann
- *Ophrys sphegodes* ssp. *cephalonica* B. & H. Baumann

The extensive research of the nomenclature of all the European orchid-species has to be finished in this decade. It is understood as a contribution to stabilize the latin names.

I. Einleitung

1. Es entspricht bereits einer angenehmen Tradition, daß wir während der Wuppertaler Orchideentagungen über den Stand des OPTIMA-Projektes zur Kartierung der mediterranen Orchideen berichten.

Anläßlich der 6. Wuppertaler Orchideentagung am 21. und 22. Oktober 1978 war das Projekt erstmals der interessierten Fachwelt vorgestellt worden (BAUMANN & KÜNKELE 1979, 1980). Das zentrale Ziel dieses Projektes ist die Herausgabe eines Verbreitungsatlanen über die mediterranen Orchideen im 50-km-UTM-Raster. Das Projekt erstreckt sich damit auf die gesamte

Umrahmung des Mittelmeergebietes von Iran bis zu den Azoren und von Nordafrika bis über Mitteleuropa hinaus.

Anlässlich der 7. Wuppertaler Orchideentagung am 10. und 11. Oktober 1981 haben wir darauf hingewiesen, daß das Sekretariat des OPTIMA-Projektes nach dem Erscheinen von Band 5 der Flora Europaea (TUTIN et al. 1980) sich notgedrungen entschließen mußte, eine eigene Überprüfung der taxonomischen Grundlagen der europäischen Orchideen einzuleiten. Ziel dieser mehrjährigen Vorarbeiten ist eine formale und inhaltliche Überprüfung aller Namen von Arten und Bastarden der in Europa und seinen Randgebieten vorkommenden Orchideen.

Das OPTIMA-Projekt befaßt sich daher sowohl mit der Klärung der Verbreitung deutlich unterscheidbarer Taxa als auch mit der Klärung der korrekten Namen dieser Taxa, verknüpft also Fragen der Taxonomie, der Nomenklatur und der Chorologie miteinander. Es geht dabei auch um die Verbesserung der Grundlagen des internationalen Arten- und Biotopschutzes der europäischen Orchideen, der dringend einer gefestigten Nomenklatur bedarf.

An die Stelle der ursprünglich skeptischen bis ablehnenden Haltung gegenüber dieser grundlegenden Revision ist inzwischen weitgehend die Einsicht getreten, daß die babylonische Sprachverwirrung bei den Namen der europäischen Orchideen der Überwindung bedarf.

2. Auf der letzten Tagung haben wir eine Zusammenfassung der ersten Ergebnisse dieser Revision vorgelegt (BAUMANN & KÜNKELE 1983a). Nach Erscheinen von Band 8 der Flora of Turkey (RENZ & TAUBENHEIM in DAVIS 1984) ist festzustellen, daß unser Bemühen um Stabilisierung der Nomenklatur nicht nutzlos war. Von den damals behandelten Taxa ist inzwischen im wesentlichen nur noch die Frage umstritten, ob an die Stelle des illegitimen Namens *Ophrys speculum* Link (1800) *Ophrys vernixia* Brot. (1804) oder, wie von BUTTLER (1983) vorgeschlagen, *Ophrys ciliata* Biv.-Bern. (1806) treten muß. Bei BUTTLER steht die Auswahl des Lectotypus (1983: 44–45), einer Abbildung aus dem Jahre 1816 für einen Namen aus dem Jahre 1804, nicht im Einklang mit den Regeln. Es kann deshalb letzten Endes dahinstehen, ob diese Abbildung die iberische Randsippe („*lusitanica*“) darstellt, wie BUTTLER annimmt. Die spätere Beschreibung von BROTERO aus dem Jahre 1816 enthält nach unserer Auffassung nur ein einziges, diakritisch verwertbares Merkmal, nämlich die Angabe, daß die Lippenhaare dunkelrot sind. Dieses Merkmal spricht dafür, daß BROTEROs späterer Beschreibung eine Pflanze zugrunde lag, die inhaltlich der *Ophrys speculum* Link (1800) bzw. der *Ophrys ciliata* Biv.-Bern. (1806) entspricht. Maßgebend ist jedoch der Protolog von BROTERO aus dem Jahre 1804 (Fl. lusit. 1:24, 1804). Dieser läßt nach BUTTLER (1983:45) keine eindeutige Aussage zu, auf welche der beiden in Portugal um Coimbra vorkommenden Sippen er sich bezieht. Bei dieser Sachlage hätte es nahegelegen, *Ophrys vernixia* Brot. durch einen Neotypus im Sinne der *Ophrys speculum* Link zu fixieren.

3. Die nachfolgende Übersicht faßt die Bearbeitung seit der letzten Tagung zusammen. In ihrem Mittelpunkt steht eine vor ihrem Abschluß stehende umfangreiche Arbeit. Sie befaßt sich mit der Typisierung der von LINNAEUS beschriebenen europäischen Orchideennamen und dient damit der Klärung der ältesten ungelösten Probleme. Hierüber erfolgt ein Vorbericht. Außerdem fassen wir alle Taxa zusammen, die wir seit der letzten Tagung aufgeklärt oder neu beschrieben haben. Wir stellen uns damit vor diesem Forum bewußt auch einer kritischen und offenen Diskussion. Wir haben erst vor kurzem hervorgehoben (BAUMANN & KÜNKELE 1984: 599), daß die Nomenklatur der gesamteuropäischen Orchideen und die damit verbundenen, zum Teil uralten Probleme noch in diesem Jahrzehnt so weit wie möglich aufgeklärt und ausdiskutiert werden sollten, um nicht diese Probleme erneut an die nächste Generation ungeklärt weiterzugeben.

II. Typisierung linnaeischer Taxa, ein Vorbericht

1. Der Internationale Code der Botanischen Nomenklatur (ICBN) legt in Art. 13 fest, daß als Ausgangspunkt der gültigen Veröffentlichung von Namen bei den Samenpflanzen (Spermatophyta) das Werk von LINNAEUS, *Species Plantarum*, mit dem vereinheitlichten Datum seiner Veröffentlichung vom 1. Mai 1753 gilt. In diesem Werk sind 33 europäische Orchideenarten aufgeführt.

Zu Beginn seines Wirkens (1737/38) kannte LINNAEUS 13 europäische Orchideenarten, 1744 waren es 28 und am Ende seines Wirkens (1767/71) 45 Arten. Diese 45 linnaeischen Orchideennamen stellen etwa 20% der heute bekannten europäischen Orchideenarten dar. 12 davon bilden auch gegenwärtig noch unverändert den korrekten Namen. 31 Artnamen wurden seit LINNAEUS in eine andere Gattung überführt, wobei das linnaeische Artepitheton das Basionym der korrekten Kombination darstellt. Bei 2 Artnamen der Gegenwart ist das Basionym der korrekten Kombination eine linnaeische Varietät. 3 Artnamen von LINNAEUS sind im Licht der heutigen Regeln illegitim.

2. Nach Durchsicht umfangreicher Literatur konnten wir bei 10 der 45 linnaeischen Namen Typisierungen ermitteln. Davon steht allerdings nur eine einzige Typisierung mit den Regeln in Einklang. Stichproben in anderen Pflanzenfamilien haben gezeigt, daß dort die Verhältnisse nicht wesentlich anders gelagert sind. Hier wird deshalb ein Problem der taxonomischen Forschung von zentraler Bedeutung sichtbar, denn im Grunde genommen ist es auch nach fast 250 Jahren noch nicht gelungen, den Inhalt der linnaeischen Orchideennamen durch Typisierung objektiv festzulegen. Diese Aussage mag überraschen. Aber ohne eine sachgerechte Typisierung läßt sich immer nur vermuten, was die Namen in ihrem engen Sinne inhaltlich darstellen. Bei mehreren komplexen Artengruppen wie *Orchis mascula* L. oder *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó ist eine Typisierung Voraussetzung für eine weitere sachgemäße taxonomische Forschung.

3. Wesentlich klarer als der ICBN bringt Art. 61 der Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur die Beziehung des Typus zum Taxon zum Ausdruck. Hiernach ist der „Typus“ das Richtmaß, das die Anwendung eines wissenschaftlichen Namens festlegt. Der Typus ist als Kernpunkt und Namensträger eines Taxons objektiv und unveränderlich, während die Umgrenzung des Taxons subjektiv ist und verändert werden kann. Jedes Taxon hat, tatsächlich oder potentiell, einen Typus.

Gemeinsam für Botanik und Zoologie gilt gleichsam der eiserne Grundsatz, daß der Typus eines Artnamens ein Einzel Exemplar ist, sei es eine einzelne Pflanze, sei es ein einzelnes Tier. Mit diesem „Typusexemplar“ ist auf Dauer dessen Name verknüpft. Mit diesem eisernen Grundsatz läßt sich allerdings bei der Überprüfung der im Linnaean Herbarium noch erhaltenen Pflanzen nicht allzuviel bewirken. Wir haben im Anschluß an STEARN bereits darauf hingewiesen (BAUMANN & KÜNKELE 1983: 426), daß den Pflanzen im Linnaean Herbarium nicht gleichsam automatisch Typuseigenschaft beigemessen werden kann. LINNAEUS hatte den Pflanzen, die Grundlage seiner Artdiagnosen bildeten, nicht die Eigenschaft eines Typusexemplares im heutigen Sinn beigemessen, vielmehr später erhaltene oder gesammelte Pflanzen als gleichwertig betrachtet oder die Pflanzen, namentlich seiner frühen Beschreibungen, später weggegeben. Zudem entsprechen die Beschriftungen der Etiketten nicht den Anforderungen der modernen Taxonomie, enthalten insbesondere nur ausnahmsweise Hinweise auf die Herkunft der Pflanze, den Namen des Sammlers oder den Zeitpunkt der Aufsammlung.

Nach dem derzeitigen Stand unserer Überprüfung ist es immerhin in 7 (der 45) Fälle möglich, daß Herbarexemplaren des Linnaean Herbariums eindeutige oder ziemlich gesicherte Typuseigenschaft beigemessen werden kann.

4. In den restlichen 38 Fällen liefert allein eine Anwendung des Art. 9.3, 2. Alternative ICBN praktikierbare Ergebnisse. Hiernach kann eine Beschreibung oder Abbildung als Typus dienen, wenn ein Name einer Art oder eines infraspezifischen Taxons ohne (erhaltenes oder identifizierbares) Typusexemplar ist. Es muß deshalb mit dem potentiellen Typus gearbeitet werden, den eine Beschreibung oder Abbildung repräsentiert. Bei der entsprechenden Auswahl unter den im Protolog verankerten Elementen geben wir – als Beitrag zur Stabilisierung der Nomenklatur der europäischen Orchideenarten – demjenigen Element den Vorzug, das dem gewohnten Gebrauch des Namens entspricht und den eindeutigsten Hinweis auf die Typuslokalität (*terra typica*) liefert. Die Herkunft des Typus ist bei den europäischen Orchideenarten der wesentlichste Aspekt, um nach 250 Jahren eine objektiv fixierte Aussage über den Inhalt des Namens noch treffen zu können.

5. Unter Berücksichtigung dieser Leitlinien ergibt sich derzeit folgendes Zwischenergebnis:
- Es ist auch in den komplizierten Fällen bis auf eine Ausnahme möglich, die linnaeischen Namen im Sinn des gewohnten Gebrauchs dieser Namen zu typisieren. Diese Ausnahme betrifft *Orchis papilionacea* L. Ihr Typus ist nicht die großblütige westmediterrane Sippe, sondern die – *Orchis rubra* Jacq. genannte – italienische Sippe.
 - Es ist fast durchweg möglich, ziemlich eindeutige Typuslokalitäten zu ermitteln. Dabei entfällt mit 22 fast die Hälfte der Typuslokalitäten auf Schweden. Es folgen Frankreich mit 7 sowie Rußland, Italien und die DDR mit jeweils 3 Typuslokalitäten.
 - Die Synonymie-Forschung ist noch nicht abgeschlossen. Nach den bisherigen Ermittlungen sind die 45 linnaeischen Taxa von 565 Synonymen begleitet.

6. Die nachfolgende Zusammenstellung gibt einen Überblick über die voraussichtlichen Typusdaten. Die endgültige Auswahl und deren eingehende Begründung erfolgt an anderer Stelle (BAUMANN & KÜNKELE 1986).

1. ***Aceras anthropophora*** (L.) W. T. Aiton 1814

Basionym: *Ophrys anthropophora* L. 1753.

Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): Vaill., Bot. paris.: tab. 31, fig. 19, 20. 1727.

Terra typica: Frankreich, Paris: zwischen Samoy & Valvin, Kanal von Fontainebleau.

Literatur: NELSON 1968: 47; BAUMANN & KÜNKELE 1986.

2. ***Anacamptis pyramidalis*** (L.) Rich. 1817

Basionym: *Orchis pyramidalis* L. 1753.

Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): Ray, Syn. meth. stirp. brit.: tab. 18. 1724.

Terra typica: England (Oxford).

Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1986.

3. ***Calypto bulbosa*** (L.) Oakes 1842

Basionym: *Cypripedium bulbosum* L. 1753.

Holotypus: L., Fl. suec. ed. 1: 265. 1745.

Terra typica: Rußland (Leningrad).

Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1983: 430.

4. ***Cephalanthera longifolia*** (L.) Fritsch 1888

Basionym: *Serapias helleborine* var. *longifolia* L. 1753.

Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): L., Öländ. Gothl. Resa: 144. 1745.

Terra typica: Schweden, Öland: Boda, bei Torp.

Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1986.

5. ***Cephalanthera rubra*** (L.) Rich. 1817

Basionym: *Serapias rubra* L. 1767.

- Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): LINN. 1057. 5.
Terra typica: DDR: Jena.
Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1986.
6. ***Chamorchis alpina*** (L.) Rich. 1817
Basionym: *Ophrys alpina* L. 1753.
Lectotypus (L., Fl. suec. ed. 2: 317. 1755): L., Sp. pl. 2: 948. 1753.
Terra typica: Schweden, Lappland: Berge bei Lula.
Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1983: 430.
7. ***Coeloglossum viride*** (L.) Hartm. 1820
Basionym: *Satyrium viride* L. 1753.
Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): L., Fl. lapp.: 245–246. 1737.
Terra typica: Schweden, Lappland: Novaccolae.
Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1986.
8. ***Corallorrhiza trifida*** Chatelain 1760
Basionym: *Ophrys corallorrhiza* L. 1753.
Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): L., Acta Soc. Reg. Sci. Uppsal. 1740: 34. 1744.
Terra typica: Nordschweden.
Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1986.
9. ***Cypripedium calceolus*** L. 1753
Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): L., Fl. lapp.: 248. 1737.
Terra typica: Schweden, Lappland: Tornoe, zwischen Uloa & Kemi.
Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1986.
10. ***Dactylorhiza incarnata*** (L.) Soó 1962
Basionym: *Orchis incarnata* L. 1755.
Lectotypus (L., Sp. pl. ed. 2, 2: 1335. 1763): L., Fl. suec. ed. 2: 312. 1755.
Terra typica: Schweden (Uppsala).
Literatur: VERMEULEN 1947: 89, 101; NELSON 1976: 60; BAUMANN & KÜNKELE 1983: 431, 436–437.
11. ***Dactylorhiza latifolia*** (L.) H. BAUMANN & KÜNKELE 1983
Basionym: *Orchis latifolia* L. 1753.
Holotypus: L., Öländ. Gothl. Resa: 48. 1745.
Terra typica: Schweden, Öland: Rälla Gård bei Isgärde.
Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1983: 429, 431; 1984: 598–632.
12. ***Dactylorhiza maculata*** (L.) Soó 1962
Basionym: *Orchis maculata* L. 1753.
Holotypus: L., Öländ. Gothl. Resa: 48. 1745.
Terra typica: Schweden, Öland: Rälla Gård bei Isgärde.
Literatur: VERMEULEN 1947: 130; BAUMANN & KÜNKELE 1983: 431–432.
13. ***Epipactis helleborine*** (L.) Crantz 1769
Basionym: *Serapias helleborine* L. 1753.
Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): L., Öländ. Gothl. Resa: 225. 1745.
Terra typica: Schweden, Gotland: bei der Kirche von Gothum.
Literatur: VERMEULEN 1955: 239; BAUMANN & KÜNKELE 1986.
14. ***Epipactis palustris*** (L.) Crantz 1769
Basionym: *Serapias helleborine* var. *palustris* L. 1753.
Die Ermittlungen sind noch nicht abgeschlossen.
Literatur: VERMEULEN 1955: 239–240; BAUMANN & KÜNKELE 1986.

15. ***Epipogium aphyllum*** Sw. 1814
 Basionym: *Satyrium epipogium* L. 1753.
 Lectotypus (RENZ & TAUBENHEIM in Davis, Fl. Turkey 8: 470. 1984): J. G. Gmelin, Fl. sibir. 1: tab. 2, fig. II. 1747.
 Terra typica: Rußland, Sibirien: zwischen Witimum und dem Olecmam.
 Literatur: RENZ & TAUBENHEIM 1984: 470.
16. ***Goodyera repens*** (L.) R. Br. 1813
 Basionym: *Satyrium repens* L. 1753.
 Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): L., Fl. lapp.: 246. 1737.
 Terra typica: Schweden: Lappland.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1986.
17. ***Gymnadenia conopsea*** (L.) R. Br. 1813
 Basionym: *Orchis conopsea* L. 1753.
 Lectotypus (L., Fl. suec. ed. 2: 311. 1755): L., Öländ. Gothl. Resa: 46. 1745.
 Terra typica: Schweden, Öland: Björnhovda bei Färjestaden.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1983: 431.
18. ***Gymnadenia odoratissima*** (L.) Rich. 1817
 Basionym: *Orchis odoratissima* L. 1759.
 Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): C. Bauhin, Pinax ed. 1: 86. 1623.
 Terra typica: Frankreich: bei Michelfelden.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1986.
19. ***Hammarbya paludosa*** (L.) Kuntze 1891
 Basionym: *Ophrys paludosa* L. 1753.
 Lectotypus (L., Fl. suec. ed. 2: 316. 1755): L., Sp. pl. 2: 947. 1753.
 Terra typica: Schweden: bei Liunkilen.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1983: 431.
20. ***Herminium monorchis*** (L.) R. Br. 1813
 Basionym: *Ophrys monorchis* L. 1753.
 Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): Rupp., Fl. jen. ed. 2: tab. II. 1726.
 Terra typica: DDR: Jena.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1986.
21. ***Himantoglossum hircinum*** (L.) Sprengel 1826
 Basionym: *Satyrium hircinum* L. 1753.
 Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): Vaill., Bot. paris.: tab. 30, fig. 6. 1727.
 Terra typica: Frankreich, Paris: Bois de Boulogne.
 Literatur: NELSON 1968: 56; BAUMANN & KÜNKELE 1986.
22. ***Limodorum abortivum*** (L.) Sw. 1799
 Basionym: *Orchis abortiva* L. 1753.
 Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): L., Acta Soc. Reg. Sci. Uppsal. 1740: 17. 1744.
 Terra typica: Frankreich: Fontainebleau.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1986.
23. ***Liparis loeselii*** (L.) Rich. 1817
 Basionym: *Ophrys loeselii* L. 1753.
 Lectotypus (L., Fl. suec. ed. 2: 316. 1755): L., Sp. pl. 2: 947. 1753.
 Terra typica: Schweden, Roilagia: bei Hillebola.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1983: 430–431.

24. **Listera cordata** (L.) R. Br. 1813
 Basionym: *Ophrys cordata* L. 1753.
 Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): L., Fl. lapp.: 247. 1737.
 Terra typica: Schweden: Lappland.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1986.
25. **Listera ovata** (L.) R. Br. 1813
 Basionym: *Ophrys ovata* L. 1753.
 Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): Fuchs, Hist. stirp.: 565, fig. Ophris. 1542.
 Terra typica: BRD, Tübingen: am Österberg.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1986.
26. **Malaxis monophyllos** (L.) Sw. 1800
 Basionym: *Ophrys monophyllos* L. 1753.
 Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): LINN. 1056.17 (leg. D. GISLER, ca. 1750).
 Terra typica: Schweden: Medelpadia.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1986.
27. **Neottia nidus-avis** (L.) Rich. 1817
 Basionym: *Ophrys nidus-avis* L. 1753.
 Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): L., Acta Soc. Reg. Sci. Uppsal. 1740: 33. 1744.
 Terra typica: Schweden, Upland: bei Uppsala.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1986.
28. **Neottianthe cucullata** (L.) R. Schlechter 1919
 Basionym: *Orchis cucullata* L. 1753.
 Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): J. G. Gmelin, Fl. sibir. 1: tab. 3, fig. II. 1747.
 Terra typica: Rußland: Sibirien.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1986.
29. **Nigritella nigra** (L.) Rchb. fil. 1851
 Basionym: *Satyrium nigrum* L. 1753.
 Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): L., Acta Soc. Reg. Sci. Uppsal. 1740: 18. 1744.
 Terra typica: Schweiz: Alpen.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1986.
30. **Ophrys insectifera** L. 1753
 Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): L., Öland. Gothl. Resa: 44. 1745.
 Terra typica: Schweden, Öland: Björnhovda bei Färjestaden.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1986.
31. **Orchis coriophora** L. 1753
 Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): Vaill., Bot. paris.: tab. 31, fig. 32. 1727.
 Terra typica: Frankreich: Paris.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1986.
32. **Orchis mascula** L. 1753
 Holotypus: L., Öländ. Gothl. Resa: 171. 1745.
 Terra typica: Schweden, Gotland: Lummelunda bei Martebo.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1983: 432.
33. **Orchis militaris** L. 1753
 Holotypus: L., Öländ. Gothl. Resa: 45. 1745.
 Terra typica: Schweden, Öland: Björnhovda bei Färjestaden.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1983: 432.

34. ***Orchis morio*** L. 1753
 Lectotypus: (L., Fl. suec. ed. 2: 309. 1755): L., Öländ. Gothl. Resa: 46. 1745.
 Terra typica: Schweden, Öland: Björnhovda bei Färjestaden.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1983: 432.
35. ***Orchis pallens*** L. 1771
 Holotypus: Haller in Rupp., Fl. jenens. ed. 3: 297. 1745.
 Terra typica: DDR: Jena, im Rauhental.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1983: 432.
36. ***Orchis papilionacea*** L. 1759
 Lectotypus: (BAUMANN & KÜNKELE 1986): LINN. 1054. 30.
 Terra typica: (Italien).
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1986.
37. ***Orchis sancta*** L. 1759
 Holotypus: LINN. 1054. 12 (leg. F. HASSELQUIST, 04. 1751).
 Terra typica: Palästina.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1986.
38. ***Orchis ustulata*** L. 1753
 Holotypus: L., Öländ. Gothl. Resa: 45. 1745.
 Terra typica: Schweden, Öland: Björnhovda bei Färjestaden.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1983: 433.
39. ***Platanthera bifolia*** (L.) Rich. 1817
 Basionym: *Orchis bifolia* L. 1753.
 Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): Sequ., Pl. veron. 2: tab. 15, fig. 10. 1745.
 Terra typica: Italien: Campitello am Mte. Baldo.
 Literatur: LØJTANT, Feddes Repertorium 89: 14. 1978; BAUMANN & KÜNKELE 1986.
40. ***Platanthera hyperborea*** (L.) Lindl. 1835
 Basionym: *Orchis hyperborea* L. 1767.
 Holotypus: LINN. 1054. 42 (leg. J. KÖNIG).
 Terra typica: Island.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1986.
41. ***Pseudorchis albida*** (L.) A. & D. Löve 1969
 Basionym: *Satyrium albidum* L. 1753.
 Holotypus: L., Skånska Resa: 153. 1751.
 Terra typica: Schweden, Schonen: bei Tunbyholm.
 Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1983: 433.
42. ***Serapias cordigera*** L. 1763
 Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): LINN. 1057. 8 (leg. ALSTRÖMER, ca. 1760).
 Terra typica: (L., Sp. pl. ed. 2,2: 1345. 1763): Spanien.
 Literatur: NELSON 1968: 22; BAUMANN & KÜNKELE 1986.
43. ***Serapias lingua*** L. 1753
 Holotypus: Sauv., Meth. fol.: 24. 1751.
 Terra typica: Frankreich: Kloster Gramont bei Montpellier.
 Literatur: NELSON 1968: 32; BAUMANN & KÜNKELE 1983: 433.
44. ***Spiranthes spiralis*** (L.) Chev. 1827
 Basionym: *Ophrys spiralis* L. 1753.
 Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): P. Mich., Nov. pl. gen.: 30. 1729.

Terra typica: Italien: Florenz.
Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1986.

45. *Traunsteinera globosa* (L.) Rchb. 1842
Basionym: *Orchis globosa* L. 1759.
Lectotypus (BAUMANN & KÜNKELE 1986): LINN. 1054. 16.
Terra typica: (Schweiz).
Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1986.

III. Aufklärung korrekter Namen

1. Hand in Hand mit der fortschreitenden Geländearbeit konnten wir vor allem die Bearbeitung der balkanischen *Dactylorhiza*-Arten fortführen. Bei den folgenden 5 Taxa wirft die Nomenklatur keine Probleme auf:

- *Dactylorhiza cordigera* (Fries) Soó (1962)
- *Dactylorhiza iberica* (M.-Bieb. ex Willd.) Soó (1962)
- *Dactylorhiza kalopissii* E. Nelson (1976)
- *Dactylorhiza lagotis* (Rchb. fil.) H. Baumann (1983)
- *Dactylorhiza saccifera* (Brongn.) Soó (1962).

2. Bei mehreren Taxa ließen sich **Änderungen** an eingebürgerten Namen nicht vermeiden. Wir dürfen hierzu unsere Auffassungen knapp zusammenfassen:

a) *Dactylorhiza latifolia* (L.) H. Baumann & Künkele (1983)

Der Name *Orchis latifolia* L. (1753) ist auf eine Pflanze von der schwedischen Insel Öland gegründet (vermutlich LINN. 1054.35), die *Orchis sambucina* L. (1755) darstellt. *Orchis latifolia* L. muß daher aus Gründen der Priorität wieder aufgegriffen werden. *D. latifolia* (L.) H. Baumann & Künkele verdrängt den bisher geläufigen Namen *D. sambucina* (L.) Soó (BAUMANN & KÜNKELE 1983, 1984).

b) *Dactylorhiza fistulosa* (Moench) H. Baumann & Künkele (1983)

Der Name *Orchis fistulosa* Moench (1794) ist nicht illegitim, wie bisher angenommen wurde. Moench (Meth., Praef.: VIII. 1794) zitiert im Protolog *Orchis latifolia* Linn. in ihrem seit 1771 gewandelten Sinn. Somit bedeutet das Zitat entweder „*O. latifolia* L. pro parte“ oder „*O. latifolia* auct. non L.“ (vgl. Ex. 8 zu Art. 63.2 ICBN). *Orchis fistulosa* Moench (1794) ist daher legitim und muß aus Gründen der Priorität an Stelle von *Orchis majalis* Rchb. (1828) aufgegriffen werden. *D. fistulosa* (Moench) H. Baumann & Künkele verdrängt den bisher geläufigen Namen *D. majalis* (Rchb.) P. F. Hunt & Summerh. (1965).

c) *Ophrys crabronifera* Mauri (1820)

Wie bereits DEL PRETE (1982) zutreffend festgestellt hat, muß dieser Name für die derzeit „*Ophrys exaltata* Ten.“ genannten Pflanzen (vgl. BAUMANN & KÜNKELE 1984) aufgegriffen werden.

d) *Ophrys exaltata* Ten. (1819, s. str.).

Der Name ist auf Material aus den Nebroden auf Sizilien und aus dem Sila-Gebirge in Kalabrien gegründet. Er bezieht sich auf Pflanzen aus dem sizilianisch-südditalienischen *Ophrys sphegodes*-Komplex, für die kürzlich DEL PRETE den Namen *Ophrys trinacrica* Del Prete (1982) gebildet hat. Seit 1820 hat *Ophrys exaltata* Ten. ihren ursprünglichen Sinn verloren. Dies rechtfertigt jedoch keine Verwerfung dieses Namens. Er muß vielmehr in seinem ursprünglichen Sinne wieder aufgegriffen werden.

e) *Ophrys holosericea* (N. L. Burm.) W. Greuter (1967)

Der Gebrauch dieses korrekten Namens hat sich bisher nur teilweise durchgesetzt. GREUTER selbst hat bis zuletzt am Gebrauch dieses Namens und an der Schreibweise „*holosericea*“ festgehalten (1983: 75).

Zu den in jüngerer Zeit an dessen Stelle gebrauchten Namen ist zu bemerken:

- *Ophrys fuciflora* (Crantz) Moench:
Wie bereits GREUTER (1967: 186) dargelegt hat, existiert diese Kombination bei MOENCH (1802) nicht.
- *Ophrys fuciflora* (Crantz) Sw.:
Wie bereits GREUTER (l. c.) dargelegt hat, stellt *Ophrys fuciflora* Sw. (1800) ein nomen nudum dar.
- *Ophrys fuciflora* (F. W. Schmidt) Moench:
Wie bereits GREUTER (l. c.) dargelegt hat, beginnt die Prioritätsberechtigung dieses Namens erst 1793, während *Orchis holosericea* N. L. Burm. von 1770 datiert.
- *Ophrys holoserica* (N. L. Burm.) W. Greuter:
Das Basionym *Orchis holosericea* N. L. Burm. (1770) ist auf ein Polynom von HALLER (1760) gegründet. Beim Zitat dieses Polynoms ist JAUSSIN, einem Schüler von N. L. BURMAN, der die „Flora corsica“ (1770) nach Belegen von ALLIONI angefertigt hat, ein Schreibfehler unterlaufen: „holoserico“ statt „holosericeo“ wie bei HALLER. GREUTER (l. c.) hat diesen orthografischen Irrtum, der sich auf das Epitheton ausgewirkt hat, zu Recht korrigiert.

Bei der Auswahl des Lectotypus ist der Wahl durch RAUSCHERT (1982: 509) zu folgen. Dieser Lectotypus entspricht dem gewohnten Gebrauch des Namens und bezieht sich auf das mitteleuropäische Material (Schweiz).

WIRTH hatte die von ALLIONI auf Korsika gesammelte Pflanze als „Typusexemplar“ bezeichnet (1977: 286). Die korsische Pflanze hat aber keine Typuseigenschaft, denn der Protolog von 1770 enthält keine eigene Beschreibung dieser Pflanze durch BURMAN. Die von CRIBB & WOOD (1982: 28) als Lectotypus ausgewählte Abbildung von HALLER aus dem Jahre 1768 (Hist. stirp. Helv. 2: tab. 24. 1768) ist in BURMAN'S Protolog von 1770 nicht enthalten. Sie konnte deshalb für die Wahl als Lectotypus nicht in Erwägung gezogen werden.

f) *Nigritella nigra* (L.) Rchb. fil.

KIRSCHLEGER (Prodr. fl. Alsace: 159. 1836) gebraucht „*Nigritella* Richard“ nicht als Gattung, sondern als eine Gattungsunterabteilung. Die Kombination von *Satyrium nigrum* L. (1753) in der Gattung *Nigritella* Rich. (1817) ist daher weiterhin REICHENBACH fil. (1851) zuzuschreiben. Es ist aber nicht auszuschließen, daß zwischen 1817 und 1851 eine frühere Kombination existiert.

Orchis miniata Crantz (Stirp. austr. fasc. ed. 2,2: 487. 1769) schließt *Satyrium nigrum* L. (1753) ein. Dieses Epitheton war daher nomenklatorisch überflüssig. *Nigritella miniata* ist daher kein korrekter Name.

g) *Orchis mascula* L.

Über die Frage, ob dieser Name mit oder ohne „L.“ als Klammerautor zu zitieren ist, gibt es unterschiedliche Auffassungen. Das älteste Epitheton ist eine Varietät: *Orchis morio* (var.) δ *masculus* L., Sp. pl. 2: 941. 1753. Diese ist auf ein Polynom von C. BAUHIN gegründet und stellt eine Pflanze mit gefleckten Blättern dar.

Der Artnamen *Orchis mascula* L., Fl. suec. ed. 2: 310. 1755 ist auf die Beschreibung einer Pflanze von Gotland mit ungefleckten Blättern gegründet. Hierbei hat LINNAEUS seine frühere Varietät nicht zitiert. Das korrekte Zitat des Namens lautet daher *Orchis mascula* L., also ohne „L.“ als Klammerautor.

IV. Zusammenstellung der Synonyme

1. *Dactylorhiza cordigera* (Fries) Soó 1962

Basionym: *Orchis cordigera* Fries 1845

= *Orchis rivularis* Heuffel ex Schur 1866

= *Orchis monticola* Klinge 1898

= *Dactylorchis cordigera* (Fries) Verm. 1947

Literatur: BAUMANN 1983: 46, 49–59, 82, 89, 94, 96.

2. *Dactylorhiza fistulosa* (Moench) H. Baumann & Künkele 1983

Basionym: *Orchis fistulosa* Moench 1794

= *Orchis comosa* F. W. Schmidt 1791, nom. illeg. (non Scop. 1772)

= *Orchis majalis* Rchb. 1828

= *Orchis tharandina* Rchb. fil. 1850

= *Orchis schulzei* Hausskn. ex M. Schulze 1894 (pro hybr.)

= *Orchis uhlelae* Podpera 1932 (pro hybr.)

= *Dactylorchis majalis* Verm. 1947

= *Dactylorhiza majalis* P. F. Hunt & Summerh. 1965

= *Orchidactyla schulzei* Borsos & Soó 1966 (pro hybr.)

Literatur: BAUMANN & KÜNKELE 1983: 445–457.

3. *Dactylorhiza iberica* (M.-Bieb. ex Willd.) Soó 1962

Basionym: *Orchis iberica* M.-Bieb. ex Willd. 1805

= *Orchis angustifolia* M.-Bieb. 1808

= *Gymnadenia angustifolia* Spreng. 1826

= *Orchis leptophylla* K. Koch 1849

= *Orchis natalica* Fisch. & C. A. Mey. 1847

Literatur: BAUMANN 1983: 47, 61–64, 86, 91; HÖLZINGER & KÜNKELE 1983: 518, 526–527; RENZ & TAUBENHEIM 1984: 537–538.

4. *Dactylorhiza kalopissii* E. Nelson 1976

Literatur: BAUMANN 1983: 47, 69–71, 83, 90; HÖLZINGER & KÜNKELE 1983: 518, 521, 530–531.

5. *Dactylorhiza lagotis* (Rchb. fil.) H. Baumann 1983

Basionym: *Orchis lagotis* Rchb. fil. 1850

= *Orchis grisebachii* Pantočsek 1874

= *Orchis bosniaca* G. Beck 1887

= *Dactylorhiza bosniaca* (G. Beck) Aver. 1984

Literatur: BAUMANN 1983: 47, 50–59, 82–83, 89, 94, 98; HÖLZINGER & KÜNKELE 1983: 518–519, 532–533.

6. *Dactylorhiza latifolia* (L.) H. Baumann & Künkele 1983

Basionym: *Orchis latifolia* L. 1753

= *Orchis sambucina* L. 1755

= *Orchis palmata* Gouan 1765

= *Orchis latifolia* Haller ex Scop. 1772

= *Orchis mixta* Retz. 1779

= *Orchis angustifolia* Hornem. 1815

= *Orchis schleicheri* Sweet 1827

= *Orchis lutea* Dulac 1867

- = *Orchis zimmermannii* (A. Camus) Gsell 1936
- = *Dactylorhiza sambucina* Verm. 1947
- = *Dactylorhiza sambucina* Soó 1962
- = *Dactylorhiza latifolia* (L.) Rothm. 1963

Literatur: VERMEULEN 1976: 371–379; BAUMANN & KÜNKELE 1983: 420–445; 1984: 598–632; WIRTH 1975: 263–270; 1984: 4–8.

7. *Dactylorhiza saccifera* (Brongn.) Soó 1962

Basionym: *Orchis saccifera* Brongn. 1832

- = *Orchis tetragona* Heuffel 1833
- = *Orchis obtusifolia* Schur ex B. D. Jacks. 1895
- = *Orchis comosa* Schur ex B. D. Jacks. 1895, nom. nud.
- = *Dactylorhiza saccifera* (Brongn.) Verm. 1958

Literatur: BAUMANN 1983: 48, 64–68, 84, 93, 95, 108; HÖLZINGER & KÜNKELE 1983: 519, 538–539; RENZ & TAUBENHEIM 1984: 540.

8. *Ophrys crabronifera* Mauri 1820

- = *Ophrys exaltata* Ten. 1820–1831 (s. ampl.)

Literatur: DEL PRETE 1982: 60–62; BAUMANN & KÜNKELE 1984: 648.

9. *Ophrys exaltata* Ten. 1819 (s. str.)

- = *Ophrys panormitana* (Tod.) Soó 1973 (pro hybr.)
- = *Ophrys trinacrica* Del Prete 1982

Literatur: DEL PRETE 1982: 60–62; BAUMANN & KÜNKELE 1984: 633–648.

10. *Ophrys holocericea* (N. L. Burm.) W. Greuter 1967

Basionym: *Orchis holocericea* N. L. Burm. 1770 („holocerica“, corr. W. GREUTER 1967)

Lectotypus: RAUSCHERT, Feddes Repertorium 93: 12. 1982.

- = *Orchis fuciflora* Crantz 1769
- = *Orchis arachnites* Scop. 1772
- = *Ophrys arachnites* (Scop.) Reichard 1778
- = *Orchis fuciflora* Schrank 1789 (non Cr. 1769)
- = *Epipactis arachnites* (Scop.) F. W. Schmidt 1791
- = *Arachnites fuciflora* F. W. Schmidt 1793
- = *Ophrys fuciflora* (F. W. Schmidt) Moench 1802
- = *Ophrys arachnoides* Andr. 1807
- = *Ophrys apiculata* Rich. 1817
- = *Ophrys brachyotus* Rchb. 1830
- = *Ophrys arachnoides* Peterm. 1846–49
- = *Ophrys truncata* Dulac 1867
- = *Ophrys pulchra* E. G. Camus 1891 (pro hybr.)

Literatur: GREUTER 1967: 185; WIRTH 1977: 287; CRIBB & WOOD 1981: 28.

V. Neue Taxa

Seit der letzten Tagung wurden von uns in der Gattung *Dactylorhiza* drei neue Taxa und in der Gattung *Ophrys* ein neues Taxon beschrieben. Bei drei Taxa handelt es sich nach den derzeitigen Kenntnissen über die Verbreitung um neue griechische Endemiten. Beide Gattungen besitzen in Griechenland ihr absolutes Diversitätszentrum und ein Entfaltungszentrum von hoher Kontinuität (HÖLZINGER & KÜNKELE 1983, 1985). Besonders bemerkenswert ist der Endemitenreichtum an *Dactylorhiza*-Arten in den Feuchtgebieten der nordgriechischen Gebirge, ein Er-

gebnis, das im Verlauf des OPTIMA-Projektes innerhalb weniger Jahre herausgearbeitet werden konnte.

Zusammenstellung:

1. *Dactylorhiza baumanniana* Hölzinger & Künkele (1983)
Literatur: HÖLZINGER & KÜNKELE 1983: 510–517, 521–525.
2. *Dactylorhiza bithynica* H. Baumann (1983)
Literatur: BAUMANN 1983: 46, 68–69, 84, 93–94, 102–103.
3. *Dactylorhiza graeca* H. Baumann (1983)
Literatur: BAUMANN 1983: 47, 59–61, 83, 90, 94, 102–103; HÖLZINGER & KÜNKELE 1983: 517–518, 521, 540.
4. *Ophrys sphegodes* Mill. ssp. *cephalonica* B. & H. Baumann (1984)
Literatur: B. & H. BAUMANN 1984: 121–125.

Danksagung

Wesentliche Teile der Bearbeitungen beruhen auf der Benutzung folgender Bibliotheken: Botanisches Institut der Universität Wien (Leiter: Prof. Dr. E. EHRENDORFER), Naturhistorisches Museum in Wien, Abt. Botanik (Leiter: Univ.-Doz. Dr. RIEDL), Conservatoire botanique de Genève (Leiter: Prof. Dr. G. BOCQUET), Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Phanérogamie, Paris (Leiter: M. G. AYMONIN), The Herbarium and Library, Royal Botanic Gardens, Kew und der Universitätsbibliothek in Tübingen. Für die großzügige Unterstützung unserer Bemühungen danken wir diesen Herren und Einrichtungen in besonderem Maße. Herzlichen Dank schulden wir ferner den Herren Prof. Dr. NIKLFELD, Dr. GUTERMANN, Dr. KRENDL und Dr. POLATSCHKE (Wien), Prof. Dr. W. GREUTER (Berlin), Dr. SEBALD und Dr. SEYBOLD (Stuttgart) und Dr. J. RENZ (Basel).

Literaturverzeichnis:

- BAUMANN, H.: Die Balkanisch-Orientalischen *Dactylorhiza*-Arten – ein Vergleich. – Mitt.BI. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **15**: 43–108, 1983.
- BAUMANN, B. & BAUMANN, H.: Die Orchideenflora der Ionischen Inseln Ithaki und Kefallinia. – Mitt.BI. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **16**: 105–183, 1984.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S.: Das OPTIMA-Projekt zur Kartierung der mediterranen Orchideen. – Mitt.BI. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **11**: 12–53, 1979.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S.: Das OPTIMA-Projekt zur Kartierung der mediterranen Orchideen. – Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal **33**: 146–163, 1980.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S.: Die wildwachsenden Orchideen Europas; Stuttgart; 1982.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S.: Beiträge zur Taxonomie europäischer und orientalischer Orchideen. – Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal **36**: 12–16, 1983a.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S.: Über einige von LINNAEUS beschriebenen europäischen Orchideenarten mit besonderer Berücksichtigung der Gattung *Dactylorhiza* Necker ex Nevski. – Mitt.BI. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **15**: 417–478, 1983b.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S.: Nochmals: *Orchis latifolia* L. (1753). – Mitt.BI. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **16**: 598–632, 1984a.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S.: Über *Ophrys exaltata* Ten. und *Ophrys crabronifera* Mauri. – Mitt.BI. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **16**: 633–663, 1984b.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S.: Die Typusdaten der von LINNAEUS beschriebenen europäischen Orchideenarten. – 1986 (im Druck).
- BUTTLER, K. P.: Die *Ophrys-ciliata* (*speculum*)-Gruppe, eine Neubewertung (*Orchidaceae* : *Orchideae*). – Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal **36**: 37–57, 1983.
- CRIBB, P. J. & WOOD, J. J.: *Ophrys holoserica*, der korrekte Name der Hummel-Ragwurz. – Die Orchidee **32**: 27–28, 1981.
- DEL PRETE, C.: La section *Arachnitiiformis* Nelson dans le genre *Ophrys* L.: problèmes de nomenclature et de taxonomie. – Coll. Soc. Franc. D'Orchid. **5**: 57–63, 1982.

- GREUTER, W., PLEGER, R. & RAUS, T.: The vascular flora of the Karpathos island group (Dodekanesos, Greece). A preliminary checklist. – *Willdenowia* **13**: 43–78, 1983.
- GREUTER, W. & RECHINGER, K. H.: Flora der Insel Kythera. Gleichzeitig Beginn einer nomenklatorischen Überprüfung der griechischen Gefäßpflanzenarten. – *Boissiera* **13**, 1967.
- HÖLZINGER, J. & KÜNKELE, A. & KÜNKELE, S.: Die Verbreitung der Gattung *Ophrys* L. auf dem griechischen Festland. – *Mitt.Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **17**: 1–101, 1985.
- HÖLZINGER, J. & KÜNKELE, S.: Beiträge zur Verbreitung der *Dactylorhiza*-Arten in Griechenland. – *Mitt.Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **15**: 503–540, 1983.
- LØJTJANT, B.: Nomenclatural notes upon Scandinavian orchids. – *Feddes Repertorium* **89**: 13–18, 1978.
- NELSON, E.: Monographie und Ikonographie der Orchidaceen-Gattungen *Serapias*, *Aceras*, *Loroglossum*, *Barlia*; Zürich 1968.
- NELSON, E.: Monographie und Ikonographie der Orchidaceen-Gattung *Dactylorhiza*; Zürich 1976.
- RAUSCHERT, S.: Zur Nomenklatur der Farn- und Blütenpflanzen aus dem Gebiet der DDR und BRD (VII). – *Feddes Repertorium* **93**: 1–22, 1982.
- RENZ, J. & TAUBENHEIM, G.: Orchidaceae. – In: DAVIS, P. H.: *Flora of Turkey* **8**: 450–552, 1984.
- TUTIN, T. G. et al.: *Flora Europaea*, vol. **5**; London; 1980.
- VERMEULEN, P.: *Studies on Dactylorchids*. Utrecht; 1947.
- VERMEULEN, P.: *Epipactis helleborine*, a problem of nomenclature. – *Acta Bot. Neerl.* **4**: 226–241, 1955.
- VERMEULEN, P.: Was ist *Orchis latifolia* L.? – *Acta Bot. Neerl.* **25**: 371–379, 1976.
- WIRTH, W.: Zur Nomenklatur von *Orchis/Dactylorhiza latifolia*. – *Die Orchidee* **26**: 263–270, 1975.
- WIRTH, W.: Zur Nomenklatur von *Ophrys fuciflora*. – *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* **23**: 285–293, 1977.
- WIRTH, W.: Zur Nomenklatur von *Orchis/Dactylorhiza sambucina*. – *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch. Hanau* **1**: 4–8, 1984.

Hinweis:

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

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

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

Statistische Untersuchungen an alpinen und skandinavischen Orchideen

Zusammenfassung: Mit populationsstatistischen Methoden werden die verwandtschaftlichen Zusammenhänge zwischen alpinen *Nigritella*-Sippen analysiert, ebenso zwischen verschiedenen skandinavischen und alpinen *Dactylorhiza*-Arten. *Nigritella nigra*, *rubra*, *corneliana* und *lithopolitanica* erweisen sich als Kleinarten auf gleicher taxonomischer Stufe; *Nigritella nigra* ssp. *corneliana* wird daher in den Artrang erhoben. Im Zentrum der Untersuchungen an *Dactylorhiza* steht *D. lapponica*, die als selbständige Sippe im Artrang betrachtet wird. Eine Aufgliederung in zwei Komponenten (*D. lapponica* und *D. pseudocordigera*) ist unmöglich. *Dactylorhiza lapponica* wird auch für den Alpenraum nachgewiesen.

Summary: Statistical investigations with alpine and scandinavian orchids.

By means of population statistical methods the relationship between the different Alpine *Nigritella* taxa is tested, as well as between Scandinavian and Alpine *Dactylorhiza* species. *Nigritella nigra*, *rubra*, *corneliana* and *lithopolitanica* turn out to have the same taxonomical rank; therefore *Nigritella nigra* ssp. *corneliana* is raised to the rank of a species. Within the genus *Dactylorhiza* the main question concerns *D. lapponica*, which is considered to be an own taxon in the rank of a species. A division in two components (*D. lapponica* and *D. pseudocordigera*) is not possible. *D. lapponica* is also proved to be found in the Alpine region.

I. Statistische Grundlagen

Da wir über die von uns seit vielen Jahren angewandten statistischen Methoden schon vielfach mündlich und schriftlich berichtet haben, können wir uns hier auf eine zusammenfassende Übersicht über die wichtigsten Verfahren, Kenngrößen und deren Interpretation beschränken (vgl. z. B. GÖLZ und REINHARD 1975).

Wo es um Kriterien für eine Sippendiskriminanz, d. h. eine Sippentrennung geht, spielt die Sippendifferenz eine zentrale Rolle. Diese Sippendifferenz ist eine Meßzahl, die sich aus denjenigen quantitativen Merkmalen ergibt, die beim Vergleich zweier Sippen hochsignifikant verschieden sind. Vereinfachend kann die ermittelte Sippendifferenz etwa folgendermaßen ausgelegt werden:

Je größer die Sippendifferenz zwischen zwei verglichenen Sippen ist, desto kleiner ist die Wahrscheinlichkeit ihrer nahen Verwandtschaft.

Unabhängig und gleichrangig machen wir ebenfalls Untersuchungen über die hochsignifikanten Merkmalsunterschiede bei den qualitativen Merkmalen, solchen Merkmalen also, die sich nicht (oder besser: nicht „feldtauglich“) quantifizieren lassen. Auch hierzu die vereinfachende Interpretation:

Je mehr hochsignifikant verschiedene qualitative Merkmale zwei Sippen aufweisen, desto kleiner ist die Wahrscheinlichkeit ihrer nahen Verwandtschaft.

Wenn es schließlich darum geht, eine Hypothese über die hybride Abstammung einer Sippe zu testen, so bekommt die Stellung der Merkmale dieser Sippe in bezug auf die Merkmale der vermuteten Parentsippen eine wichtige Bedeutung. Zusammenfassend und vereinfachend interpretiert:

Je mehr Merkmale einer Sippe intermediär zu denjenigen der präsumptiven Elternsippen liegen, desto höher ist die Wahrscheinlichkeit ihrer hybriden Abstammung.

II. Über die Gattung *Nigritella* im Alpengebiet

1. Einleitung

Wir haben im Lauf der letzten Jahre vier *Nigritella*-Sippen einer eingehenden Untersuchung unterzogen, miteinander verglichen und damit den taxonomischen Stellenwert aller vier Sippen zu klären versucht, nämlich *Nigritella nigra* (L.) Rchb. fil., *N. rubra* (Wettst.) K. Richter, *N. corneliana* (Beauverd) Gözl & Reinhard comb. nov. (= *N. nigra* ssp. *corneliana* Beauverd) und *N. lithopolitana* Ravnik (vgl. Farbtafel 1/Abb. 1 und 2).

Die vier Sippen unterscheiden sich am augenfälligsten in der Qualität der Blütenfarbe und in ihren Arealen. Ob darüber hinaus noch weitere signifikante Merkmalsunterschiede zu konstatieren sind und sich daraus eine eindeutige Sippendiskriminanz herauslesen läßt, war die von uns untersuchte Hauptfrage.

Die berühmte „bunte“ Seiser-Alm-Sippe wird am Schluß einer separaten Analyse unterworfen. Über die Herkunftsorte unserer repräsentativen Stichproben informiert die Übersichtskarte Abb. 1.

2. Ergebnisse

2.1. Die qualitativen Merkmalsunterschiede

Ausnahmsweise und entgegen unseren Gepflogenheiten kommen wir zuerst auf die qualitativen Merkmale zu sprechen, bevor wir uns dem Vergleich der Sippendifferenzen zuwenden. Dies deshalb, weil diese Merkmale zur Diagnose hinreichen und auch sehr augenfällig sind. Am einfachsten und zweckmäßigsten erfolgt dieser Vergleich mittels nachfolgender tabellarischer Gegenüberstellung:

Tabelle 1: Merkmale der *Nigritella*-Sippen

Merkmal	<i>nigra</i>	<i>rubra</i>	<i>corneliana</i>	<i>lithopolitana</i>
Areal	gesamtes Alpengebiet (und darüber hinaus)	östliches Alpengebiet (östl. Lukmanierpaß)	franz. und ital. Westalpen	Karawanken Steiner Alpen Lavanttaler Alpen
Biotopansprüche	meist auf Kalk oder Dolomit, etwas weniger häufig auf Urgestein	nur auf Kalk oder Dolomit	nur auf Kalk, höher als <i>nigra</i> steigend	nur auf Kalk; in Biotopen mit <i>lithopolitana</i> ist <i>nigra</i> selten
Blütezeit		2 Wochen vor <i>nigra</i>	deutlich vor <i>nigra</i>	deutlich vor <i>nigra</i>
Blütenfarbe	± dunkel schwarzpurpurn	leuchtend karminrot	rötlichweiß bis leuchtend tiefrot, gegen Zinnober tendierend	von unten nach oben aus Weiß in ein helles Rot mit deutlichem Blauanteil übergehend
Blütenstand	meist klein, kugelig	meist länglich, eiförmig bis walzlich	kugelig bis verlängert walzlich	kugelig (wie bei <i>nigra</i>)
Lippenform (Abb. 3)	± flach ausgebreitet	immer eingesattelt und tütenförmig eingerollt	meist eingesattelt und ± eingeschnürt und eingerollt	Ränder an der Basis oft bis zur Berührung zusammengezogen

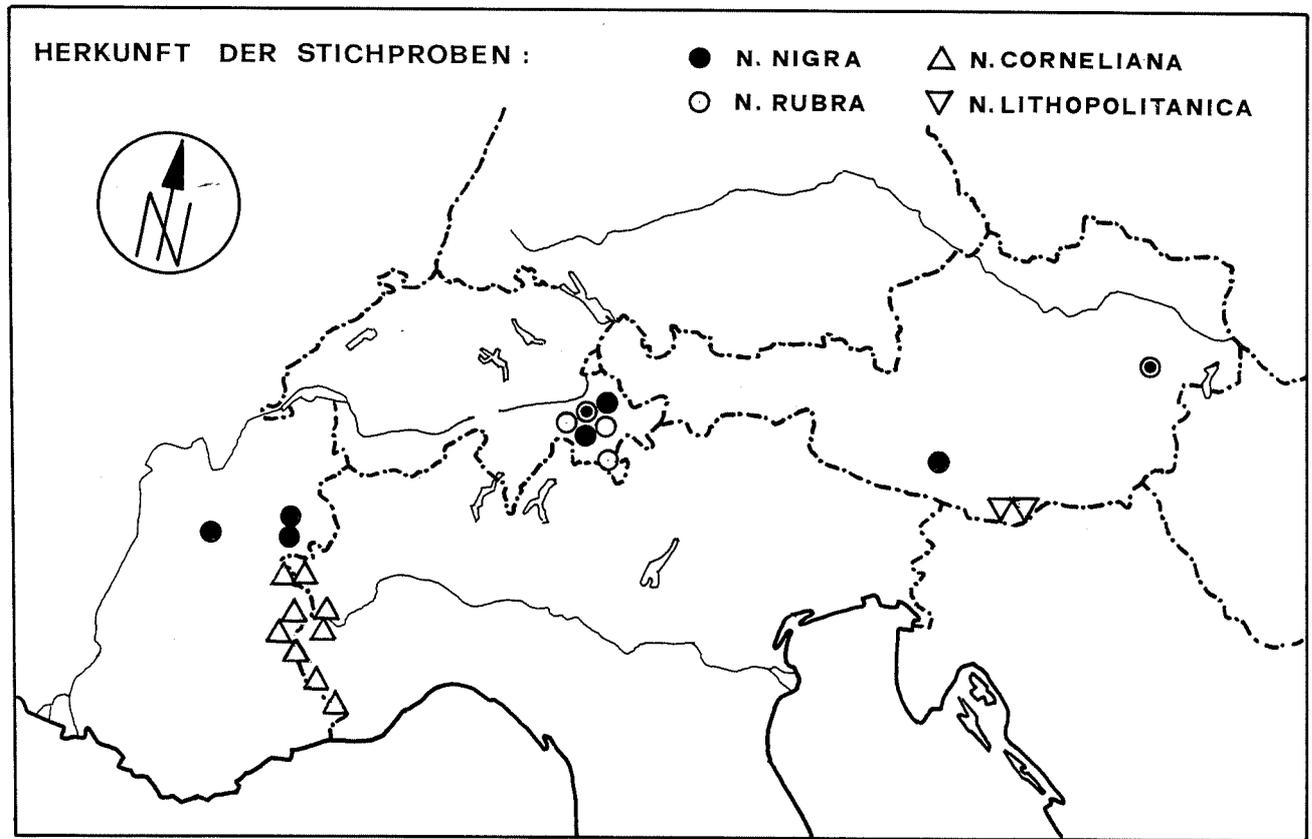


Abb. 1: Herkunft der *Nigritella*-Stichproben

Dieser Vergleich qualitativer Merkmale zeigt eindeutig, daß es sich bei diesen vier Sippen um sehr deutlich voneinander verschiedene Taxa handelt; die Hauptunterschiede liegen im qualitativen Bereich.

2.2. Die Sippendifferenzen (hierzu Tabelle 1 und Abb. 2)

Auf zwei Tatsachen sei zunächst hingewiesen: Die kleinste Sippendifferenz innerhalb der Gattung besteht zwischen *N. nigra* und *N. lithopolitana*; sie beträgt lediglich 12, was heißt, daß die quantitativen Unterschiede zwischen *N. nigra* und *N. lithopolitana* kaum wahrnehmbar sind.

Tabelle 2: Sippendifferenzen innerhalb der Gattung *Nigritella*

	<i>rubra</i>			<i>corneliana</i>			<i>lithopolitana</i>		
<i>nigra</i>	13	5	18	27	9	36	8	4	12
<i>rubra</i>				31	16	47	11	9	20
<i>corneliana</i>							24	7	31

(Die erste Zahl bedeutet jeweils die Maß-, die zweite die Verhältnis- und die dritte die Gesamtdifferenz).

Am deutlichsten aus der Vierergruppe hebt sich *N. corneliana* ab mit Sippendifferenzen zwischen 30 und fast 50; *N. corneliana* ist in allen vegetativen und fast allen generativen Teilen die größte Art. Allein schon durch diese Sippendifferenzen wird eine gelegentlich geäußerte Vermutung widerlegt, nämlich *N. corneliana* sei eigentlich lediglich eine westalpine *rubra*-Form.

In der die Sippendifferenzen veranschaulichenden Graphik (Abb. 2) wird im weiteren deutlich, daß sich die vier Sippen mit ihren Sippendifferenzen maßstabgerecht nicht in einer Ebene unterbringen lassen. Keine der Sippen spielt eine dominierende Rolle, eine verwandtschaftliche Hierarchie ist nicht ersichtlich, und es ergeben sich keinerlei statistisch begründbare Anhaltspunkte, daß eine von ihnen als evolutive Ausgangssippe für die anderen infrage käme. Wir halten deshalb dafür, alle vier als selbständige, gleichberechtigte Kleinarten zu taxieren. Die deshalb notwendige Umkombination wird am Schluß dieses Abschnitts vorgenommen werden.

In Abb. 3 sind die sich aus den Stichproben ergebenden mittleren Lippenformen konstruiert und dargestellt. Aus dieser Darstellung gehen nochmals deutlich bereits früher angesprochene qualitative Unterschiede hervor sowie die Tatsache, daß *N. corneliana* auch in bezug auf die Lippendimensionen die größte Vertreterin der Gattung ist; einzig der Sporn ist interessanterweise am kürzesten! Die absoluten Dimensionen der Lippen der drei übrigen Arten unterscheiden sich nur wenig; die Unterschiede, die sich in den Sippendifferenzen manifestieren, liegen mehr in den Proportionen.

Belläufig erwähnt seien noch die Chromosomenzahlen, nämlich $2n = 40$ für die alpine *N. nigra*, sowie *N. corneliana* und *N. lithopolitana*, und $2n = 80$ für *N. rubra* (TEPPNER & KLEIN 1985).

Es bleibt zum Schluß noch die Konsequenz nachzutragen, die sich aus den ermittelten Befunden und den gemachten Feststellungen ergibt. Da wir alle vier Sippen für gleichberechtigte Kleinarten halten, ist eine Umkombination vorzunehmen:

Nigritella corneliana (Beauverd) Gözl & Reinhard, **comb. nov.**

Basionym: *N. nigra* (L.) Rchb. fil. ssp. *corneliana* Beauverd, Bull. Soc. Bot. Genève 17: 336, 1926.

Synonyme: *N. rubra* (Wettst.) Richter var. *corneliana* (Beauverd) Soó, Repert. Spec. Nov. Regni veget., Sonderbeihft A2: 268 (1933).

N. lithopolitana Ravnik ssp. *corneliana* (Beauverd) Teppner & Klein, Phytion (Austria) 25 (1): 158, (28. 2.) 1985.

Areal: Westalpen (Abb. 4).

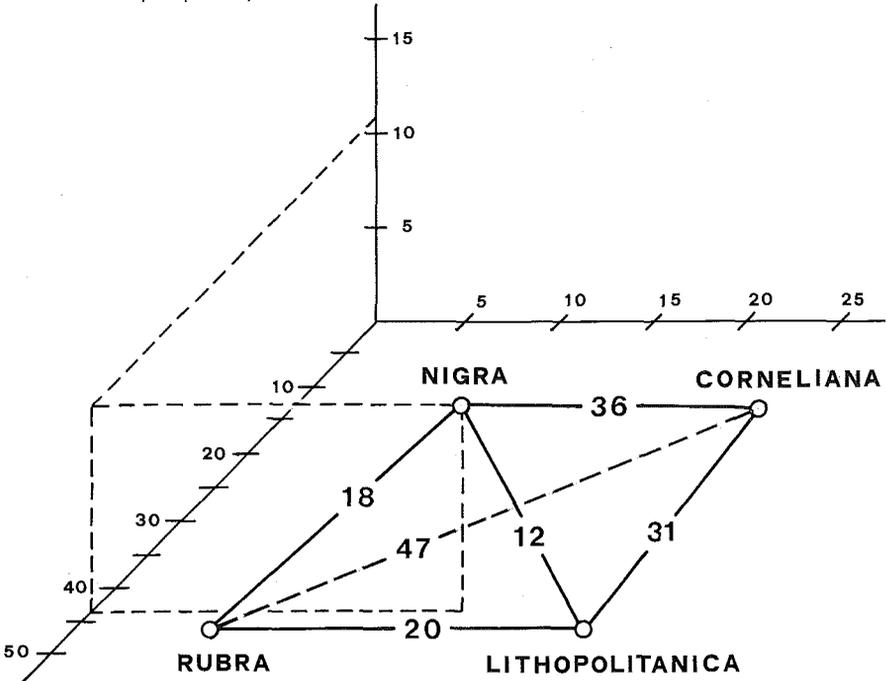


Abb. 2: Maßstabgerechte Darstellung der Sippendifferenzen (Gesamtdifferenzen) zwischen *N. nigra*, *N. rubra*, *N. corneliana* und *N. lithopolitana*

2.3. Die *Nigritella*-Sippe vom Pufplatsch (Seiser Alm)

Diese weithin bekannte, ja geradezu berühmte Population fasziniert durch ihre unglaubliche und überwältigende Farbenvielfalt und -variabilität. Man fragt sich unwillkürlich, wie diese bunte Vielfalt zu interpretieren sei und zu welcher der vier Arten sie zu rechnen wäre. Die Genese dieser Population ist strittig. Es ist schon die Vermutung geäußert worden, daß es sich um eine Bastardsippe zwischen *N. nigra* und *N. rubra* handeln könnte.

Wir haben diese Hypothese getestet und kommen auf Grund unserer Untersuchungen zu einem anderen Befund. Allein schon die Sippendifferenzen (Abb. 5) zeigen, daß die Pufplatsch-Sippe nur minimale Unterschiede zu *N. nigra*, erheblich größere zu *N. rubra* (und zu den übrigen) aufweist, was kaum an eine hybride Abstammung denken läßt.

Das Leiterdiagramm (Abb. 6) zeigt dies noch deutlicher: Die meisten Merkmale liegen keineswegs intermediär (die linke Vertikale markiert die Mittelwerte von *N. nigra*, die rechte diejenigen von *N. rubra*, während die Punkte diejenigen der Pufplatsch-Sippe darstellen). Diese „Pufplatschpunkte“ liegen völlig auf der Seite von *N. nigra*, z. T. ein wenig links, z. T. ein wenig rechts davon, wie dies für andere *nigra*-Stichproben durchaus auch zu erwarten wäre.

Tabelle 3: Sippendifferenzen zur Pufflatsch-Sippe

	<i>N. nigra</i>			<i>N. rubra</i>			<i>N. corneliana</i>			<i>N. lithopolitana</i>		
Pufflatsch-Sippe	2	2	4	12	4	16	29	13	42	9	9	18

Fazit: Die farblich spektakuläre Pufflatsch-Sippe ist

- kein eigenes Taxon und
- kein Hybridderivat von *N. nigra* und *N. rubra*, sondern einfach eine besonders bunte *N. nigra*-Population, die hier aus irgend einem Grund einen aufsehenerregenden Exploit erfährt, während anderswo *N. nigra*-Farbvarianten (*rosea*, *fulva*, *flava* und wie sie alle heißen mögen) große Ausnahmereischeinungen sind.

III. Skandinavische und alpine *Dactylorhiza*-Arten

Im Mitteilungsblatt des AHO Baden-Württemberg 17 (1985) ist eine ausführliche Fassung unserer Arbeit über skandinavische und alpine *Dactylorhiza*-Arten erschienen. Wir können uns deshalb hier auf eine Zusammenfassung der wesentlichen Ergebnisse dieser Untersuchungen beschränken.

1. *D. cruenta* (O. F. Müller) Soó und *D. incarnata* (L.) Soó

D. incarnata und *D. cruenta* sind im Alpenraum einwandfrei zu unterscheiden. Sie besitzen ± getrennte Areale, die zwar eng ineinander verzahnt sind, sich aber nur gelegentlich überschnei-

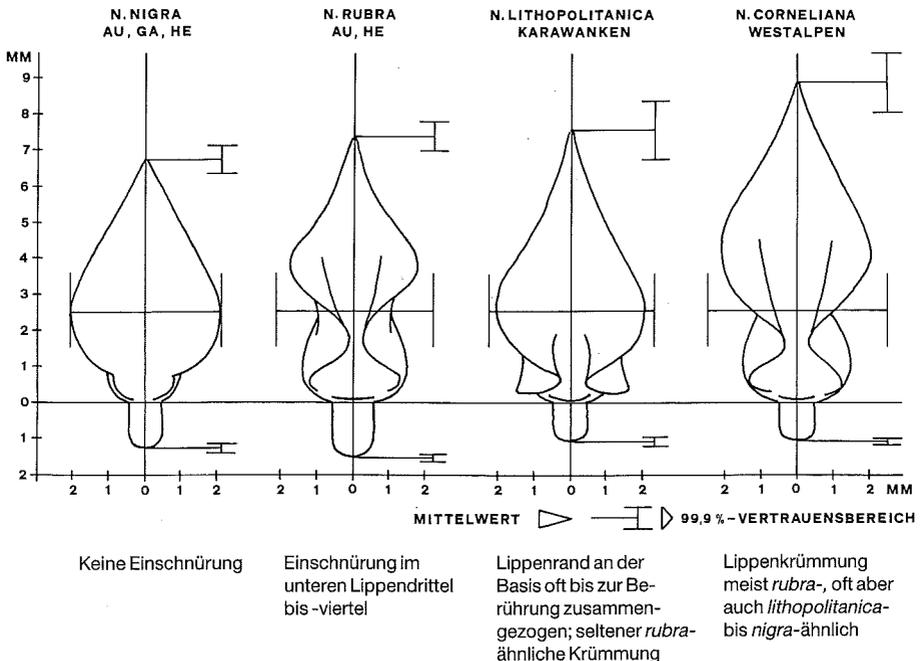


Abb. 3: Lippenformen, konstruiert aus den Stichproben-Mittelwerten

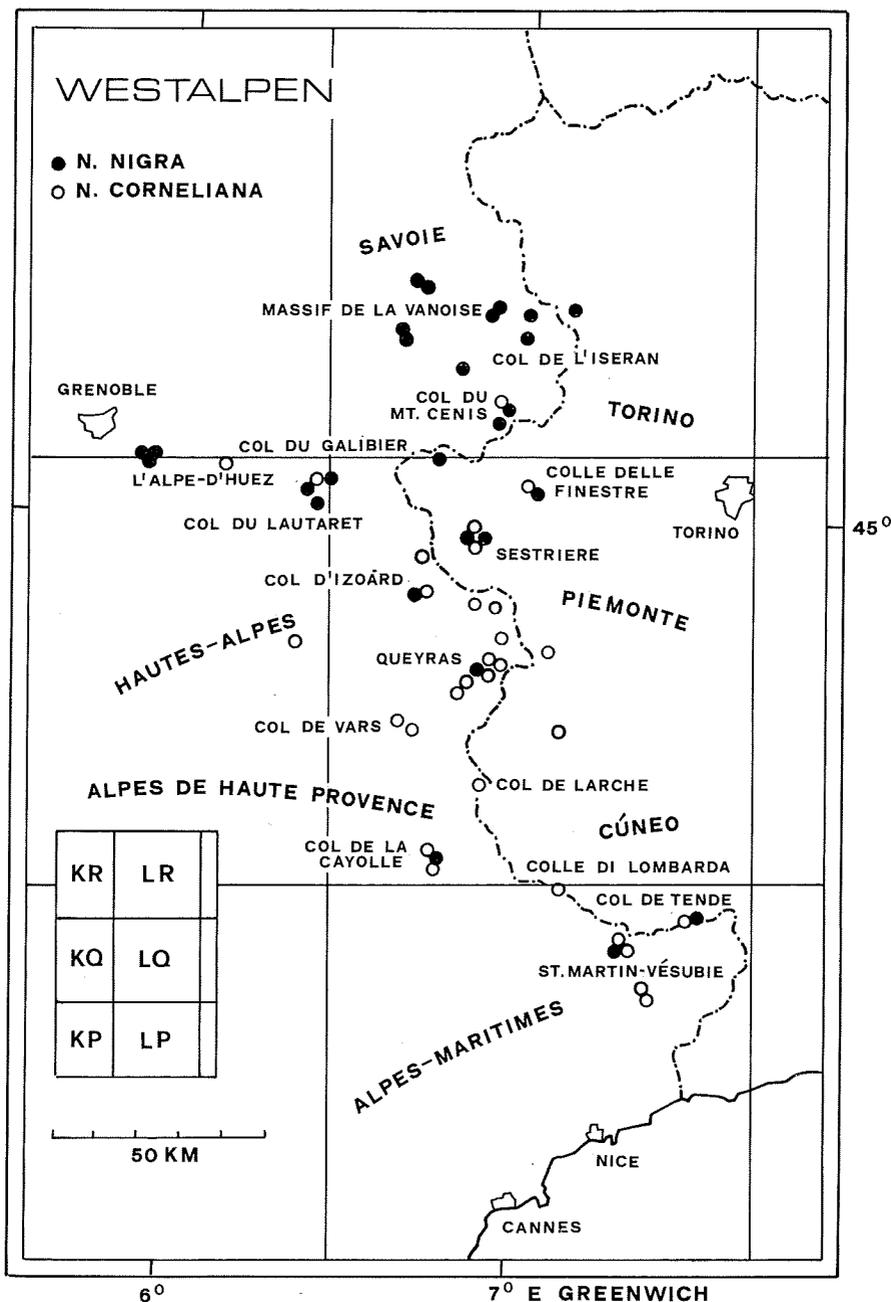


Abb. 4: Fundorte von *N. corneliana* und *N. nigra* in den Westalpen

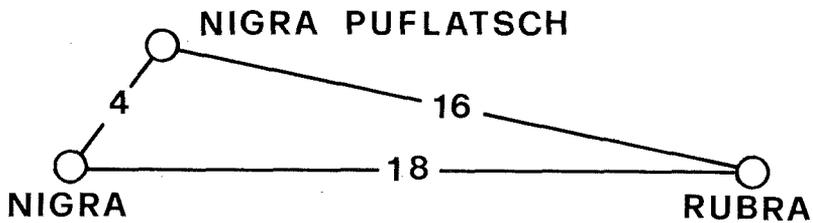


Abb. 5: Maßstabgerechte Darstellung der Sippendifferenzen (Gesamtdifferenzen) zwischen der *Nigritella*-Population des Puflatsch (Bozen), *N. nigra* und *N. rubra*

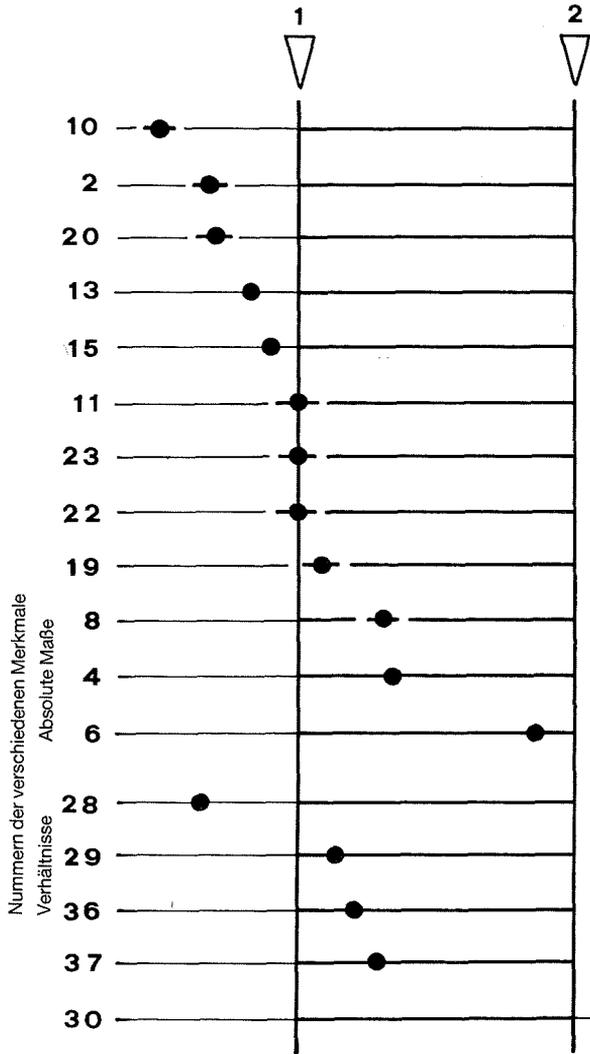


Abb. 6: Leiterdiagramm mit normierten Mittelwert-Differenzen zur Überprüfung der Hypothese von der hybridogenen Natur der *Nigritella*-Population des Puflatsch

Merkmal-Mittelwerte:
 1 = *N. nigra* Au, Ga, He; 2 = *N. rubra*;
 ● = *N. nigra* Farbvarianten (Puflatsch)
 Signifikante Merkmalsunterschiede (über 99 %) zwischen ◆ = *N. nigra* und Puflatsch-Farbvarianten;
 ● = *N. rubra* und Puflatsch-Farbvarianten

den. Als ausgesprochene Gebirgspflanze tritt *D. cruenta* in der Regel erst oberhalb 1700 m Meereshöhe auf und ist an Kalk oder Dolomit gebunden.

In Schweden und Norwegen weist *D. cruenta* eine bedeutend größere Standortamplitude auf, sie besiedelt beweidete Grasmoore, Heide-, Torfmoos- und Waldmoore und steigt hinunter bis auf Meereshöhe. Sie ist oft mit *D. incarnata* vergesellschaftet; hybride Zwischenformen, die sich durch einen schlankeren Wuchs und etwas schmalere Blätter kennzeichnen, sind darum recht häufig. Das schlägt auch auf die Sippendifferenz durch: Die skandinavische *cruenta* steht der *incarnata* etwas näher als die alpine (Tabelle 4).

Tabelle 4: Sippendifferenzen bei *Dactylorhiza*

Verglichene Sippen	Maß-Differenz	Verhältnis-Differenz	Gesamt-Differenz
skandinavische <i>D. cruenta</i> – alpine <i>D. cruenta</i>	5	8	13
– <i>D. incarnata</i>	10	7	17
alpine <i>D. cruenta</i> – <i>D. incarnata</i>	14	10	24
<i>D. fuchsii</i> – <i>D. maculata</i>	23	22	45
<i>D. russowii</i> – <i>D. traunsteineri</i>	15	8	23
schwedische <i>D. lapponica</i> – norwegische <i>D. lapponica</i>	10	12	22
– alpine <i>D. lapponica</i>	19	6	25
– <i>D. maculata</i>	22	15	37
– <i>D. majalis</i>	43	16	59
– <i>D. russowii</i>	11	11	22
norwegische <i>D. lapponica</i> – alpine <i>D. lapponica</i>	17	8	25
– <i>D. cruenta</i>	25	12	37
– <i>D. maculata</i>	31	27	58
– <i>D. majalis</i>	51	14	65
– <i>D. russowii</i>	21	25	46

2. *D. fuchsii* (Druce) Soó und *D. maculata* (L.) Soó

Im Gegensatz zum Alpenraum ist in Skandinavien eine Unterscheidung der beiden Taxa sehr wohl möglich. Auf Kalk, auf trockenen bis mäßig feuchten Böden und in Wäldern finden wir typische *D. fuchsii* mit zungenförmigen unteren Laubblättern, tief gespaltener Lippe mit dem an der Basis breiten, ± vorgezogenen Mittellappen; im nassen, sauren Substrat, in Heide- und Torfmoosmooren aber einwandfreie *D. maculata* mit schmalen, linealischen unteren Laubblättern und schwach gelappter Lippe mit dem kleinen, kurzen, gegenüber den Seitenlappen oft zurückversetzten Mittellappen. In Zwischenbiotopen treten hybridogene Formen häufig auf.

Im Alpengebiet hingegen scheint *D. maculata* in charakteristischer Ausprägung und populationsbildend zu fehlen.

Die Sippendifferenz zwischen *D. fuchsii* und skandinavischer *D. maculata* ist so respektabel, daß für beide Taxa der Artrang gerechtfertigt ist (Tabelle 4), besonders auch im Hinblick auf die ebenfalls deutlichen qualitativen Unterschiede.

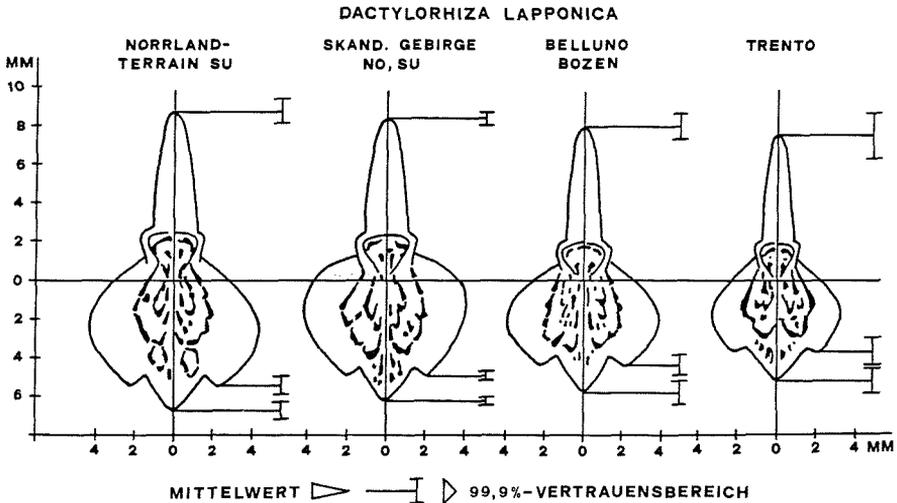


Abb. 7: Lippen- und Spornformen bei *D. laponica*, konstruiert aus den Stichproben-Mittelwerten; Lippenzeichnungen nach Blütenanalysen. (No: Norwegen, Su: Schweden)

3. *D. traunsteineri*-Aggregat: *D. russowii* (Klinge) J. Holub (incl. var. *curvifolia* [NYL.] Norrlin)

In den küstennahen Mooren zwischen Gävle und Sundsvall in Schweden gibt es individuenreiche *Dactylorhiza*-Populationen, die der *D. traunsteineri* vom locus classicus bei Kitzbühel in den österreichischen Alpen sehr nahe kommen. Die Unterschiede liegen vor allem im qualitativen Bereich: Die gefleckten oder ungefleckten Blätter stehen vom dickeren Stengel ab und sind oft sichelförmig abwärtsgebogen, der Blütenstand ist ausgesprochen kegelförmig und dichtblütig, und die Blütenfarbe spielt ins Rot: Alles Merkmale, die für *D. russowii* und deren Varietät *curvifolia* sprechen. Die geringfügige Sippendifferenz zwischen *D. russowii* und *D. traunsteineri* belegt die nahe Verwandtschaft (Tabelle 4).

4. *D. laponica* (Laest. ex Rchb. fil.) Soó*) und *D. pseudocordigera* (Neuman) Soó

D. laponica wird als grazile Pflanze mit schmalen Blättern, mit kleinen Blüten, breiter Lippe mit kurzem Mittellappen beschrieben; ihr Vorkommen soll sich auf Nordskandinavien beschränken. *D. pseudocordigera* gilt als robustere Pflanze mit breiten Blättern, größeren Blüten, schmaler Lippe mit langem, vorgezogenem Mittellappen; als Areal wird die Region des skandinavischen Gebirges in Mittelschweden und Norwegen bezeichnet (LID 1979, LANDWEHR 1977) (vgl. Farbtabelle 1/Abb. 3 und 4).

Umfangreiches Stichprobenmaterial, das sowohl aus dem genannten *D. laponica*- als auch dem *D. pseudocordigera*-Areal stammt, wurde im Hinblick auf eine Sippendiskriminanz analysiert. Ferner wurden Vergleiche mit weiteren, auch kritischen *Dactylorhiza*-Arten aus Skandinavien und den Alpen angestellt (Abb. 7).

*) Über die korrekte Bezeichnung „*D. laponica* (Laest. ex Rchb. fil.) Soó oder *D. laponica* (Laest. ex Hartman) Soó“ gehen die Meinungen auseinander.

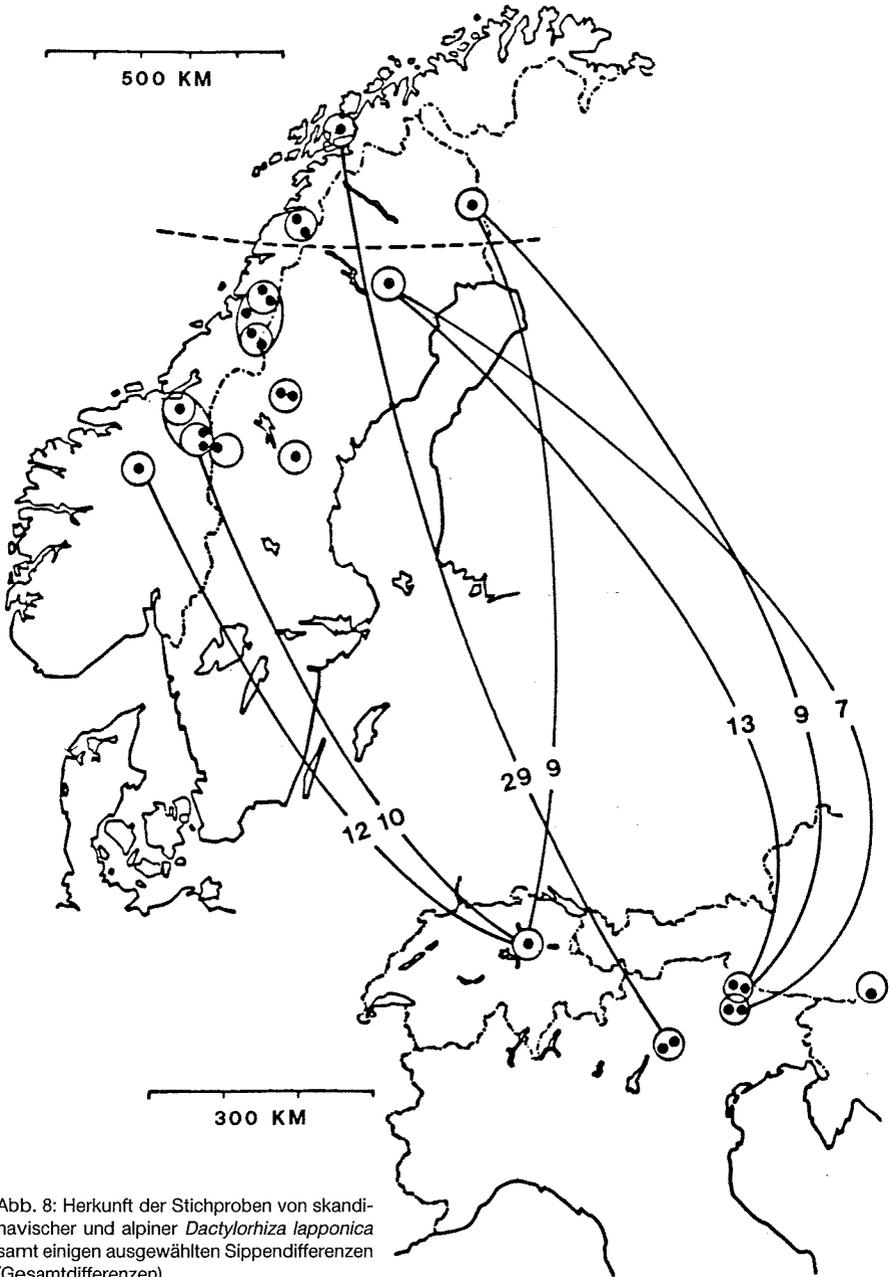


Abb. 8: Herkunft der Stichproben von skandinavischer und alpiner *Dactylospiza lapponica* samt einigen ausgewählten Sippendifferenzen (Gesamtdifferenzen)

Tabelle 5: Arttypischer Merkmalskomplex von *Dactylorhiza lapponica*

-
- Vorkommen vorzugsweise in nährstoffreichen Mooren mit einem pH-Wert von 6–7, in den Alpen auch auf konkurrenzarmen Kalk- oder Dolomit-Schotterhängen.
 - Laubblätter 2–5 (in der Regel 3), schmal-breitlanzettlich, stark gefleckt, vom Stengel abstehend.
 - Alle Internodien relativ lang.
 - Stengel verhältnismäßig dick, im oberen Bereich oft violett überlaufen.
 - Blütenstand zylindrisch, ± locker- und armlütig.
 - Blüten dunkelviolett, seltener heller rotviolett, mittelgroß bis klein.
 - Lippen dreilappig bis ganzrandig-herzförmig.
-

Die Ergebnisse:

1. Die als wesentliche Unterscheidungskriterien angeführten *D. lapponica*- und *D. pseudocordigera*-Merkmale sind annähernd normal verteilt. Weder können die beiden Taxa innerhalb lokaler Populationen auseinandergehalten werden, noch ist es möglich, einzelne Populationen dem einen oder anderen Taxon zuzuordnen. Alle untersuchten skandinavischen Pflanzen gehören demnach zu ein und derselben Art, für welche das Epitheton *lapponica* zu verwenden ist, da dieses auf jeder Rangstufe die Priorität besitzt.
2. Die schwedischen Populationen im Norrland-Terrain zwischen der bottnischen Küstenregion und dem skandinavischen Gebirge scheinen von *D. russowii* und z. T. von *D. maculata* beeinflusst zu sein.
3. Gewisse, bislang übersehene oder nicht richtig interpretierte *Dactylorhiza*-Populationen aus den Dolomiten, den Karawanken und den schweizerischen Voralpen sind eindeutig *D. lapponica* zuzuordnen. Die Sippendifferenzen zwischen skandinavischen und alpinen *D. lapponica*-Stichproben sind z. T. außerordentlich klein (Abb. 8); die qualitativen Unterschiede sind unbedeutend.
4. Trotz der enormen Variabilität weist *D. lapponica* einen charakteristischen Merkmalskomplex auf, wie er keiner anderen Art eigen ist (Tabelle 5). Darum und auch in Anbetracht der z. T. erheblichen Sippendifferenzen zu anderen *Dactylorhiza*-Arten (Tabelle 4) sind wir der Meinung, daß der Artrang gerechtfertigt ist.

Literaturverzeichnis:

- BEAUVERD, G.: Le polymorphisme du *Nigritella nigra* (L.) Rchb. – Bull. Soc. Bot. Genève **17**: 335–338 (1925), erschienen 1926.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertoloniiiformis* O. & E. DANESCH. – Ber. Schweiz. Bot. Ges. **85** (1): 31–56, 1975.
- LANDWEHR, J.: Wilde Orchideeën van Europa. – Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland. 's-Graveland; 1977.
- LID, J.: Norsk og Svensk Flora. – Det Norske Samlaget; Oslo; 1979.
- REINHARD, H. R.: Skandinavische und alpine *Dactylorhiza*-Arten (Orchidaceae). – Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **17** (3): 321–496, 1985.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E.: Karyologie und Fortpflanzungsmodus von *Nigritella* (Orchidaceae – Orchideae), inkl. *N. archiducis-joannis* spec. nov. und zweier Neukombinationen. – Phytion (Austria) **25** (1): 147–176, 1985.

Peter Gözl, Burgstraße 140, CH-8408 Winterthur
 Hans R. Reinhard, Probsteistraße 77, CH-8051 Zürich

Neue Befunde zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Orchideengattung *Ophrys* – Untersuchungen in Kreta, Süditalien und Israel

Zusammenfassung: Mit Hilfe von Freilandbeobachtungen wurde in Kreta, Israel und Süditalien in den Jahren 1982–1985 die Spezifität der Bestäuberanlockung bei der Orchideengattung *Ophrys* untersucht. Die wichtigsten Ergebnisse sind in Tabelle 1 zusammengefaßt. Um die Spezifität zu testen, wurden einer Bienenart im Experiment zwei oder mehrere nah verwandte *Ophrys*-Arten zur Wahl präsentiert. Nur Bienen, welche ausschließlich eine *Ophrys*-Art wählten und bestäubten, wurden in Tabelle 1 aufgenommen.

Wegen der hohen Spezifität der *Ophrys*-Bestäuber-Beziehung fungieren *Ophrys*-Bestäuber als prägame Isolationsmechanismen zwischen den *Ophrys*-Arten. Dies bedeutet, daß *Ophrys*-Taxa mit syntoper Verbreitung und verschiedener Bestäuberanlockung klar definierbare Biospezies darstellen.

Folgende *Ophrys*-Artengruppen wurden untersucht und nach diesem Gesichtspunkt betrachtet:

1. *Ophrys fusca* aggr. (s. str.) ist wahrscheinlich ein Komplex aus 3 Arten, die wir vorläufig als *O. fusca* sehr klein, *O. fusca* klein und *O. fusca* groß(-blütig) bezeichnen. Zumindest in Süditalien kommen alle 3 syntop vor. *O. fusca* sehr klein blüht später als die anderen.
2. *Ophrys omegaifera* (Kreta) und *Ophrys dyris* (Südspanien) haben beide *Anthophora atroalba* als Bestäuber, doch handelt es sich um verschiedene Subspezies (ssp. *typica* und ssp. *agamoides*). Daher betrachten wir beide *Ophrys*-Taxa als nur eine Spezies.
3. *Ophrys lutea* ssp. *lutea* und *Ophrys lutea* ssp. *minor* haben in ihren Verbreitungsarealen stets verschiedene Bestäuber und sind daher verschiedene Biospezies. *O. lutea* wird von *Andrena*-Arten der Subgenus *Chlorandrena*, *O. minor* (stat. nov.) von *Chrysandrena*, gelegentlich auch von *Euandrena* bestäubt.
4. *Ophrys mammosa* und *Ophrys transhyrcana* (sensu BAUMANN & KÜNKELE 1981) haben denselben Bestäuber (*Andrena fuscosa*). Wir betrachten sie wegen allopatrischer bzw. parapatriischer Verbreitung als geographische Rassen einer Art: *O. mammosa* ssp. *mammosa* und *O. mammosa* ssp. *transhyrcana* (comb. nov.).
5. *Ophrys bertolonii* und *Ophrys bertolonii*formis (Süditalien) haben verschiedene Bestäuber und sind daher getrennte Biospezies, wie dies von DANESCH & DANESCH (1972) gefordert wird.
6. *Ophrys*-Spezies *O. heldreichii* (Kreta), *O. maxima* (Kreta) und *O. apulica* (Süditalien) werden alle von *Tetralonia berlandi* bestäubt. Für die beiden kretischen Arten muß deshalb ein postgamer Isolationsmechanismus gefordert werden.
7. Die beiden syntop vorkommenden *O. maxima* und *O. holosericea* (typ.) werden auf Kreta von verschiedenen *Tetralonia*-Arten bestäubt: *O. holosericea* von *T. cressa* und *O. maxima* von *T. berlandi*.
8. Die große Ähnlichkeit zwischen *O. heldreichii* und *O. apulica* stellt wegen identischer Selektion durch denselben Bestäuber eine Konvergenz, die zwischen *O. maxima* und *O. apulica* einen Parallelismus dar. Ein ähnlicher Fall von Konvergenz liegt auch für *O. atlantica* (Südspanien), *O. bertolonii* (Süditalien) und *O. ferrum-equinum* (Griechenland) vor, die alle in Allopatrie von *Chalicodoma parietina* bestäubt werden.
9. Vermutlich liegt auch eine Konvergenz der Blüten bei *O. cretica* (Kreta) und *O. kotschyii* (Cypern) vor, die beide von *Melecta tuberculata* bestäubt werden.

Summary: The specificity of pollinator attraction in *Ophrys* has been investigated in field experiments in Crete, Israel and southern Italy between 1982–1985. The main results concerning the relationship of *Ophrys* and its pollinator are displayed in Table 1. To test the specificity the supposed bee pollinator was offered a choice of closely related *Ophrys* species. Only data from those bee species which choose significantly were included in Table 1.

Pollinators of *Ophrys* function as a good pregame isolating mechanism among the different *Ophrys* species. This means that *Ophrys* taxa with different pollinators are separate bio-species provided that they are syntopically distributed. Some of this findings are:

*) Mit dankenswerter Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (Pa 163/7).

Herrn Prof. Dr. F. SCHALLER (Wien) zum 65. Geburtstag und Herrn Prof. Dr. G. ÖSCHE (Freiburg) zum 60. Geburtstag gewidmet.

1. *Ophrys fusca* aggr. (s. str.) is a complex of 3 species which we previously referred to as *O. fusca* very small, *O. fusca* small and *O. fusca* large flowered. At least in southern Italy all these 3 species occur syntopically. But the very small *fusca* is blooming later than the others.
2. *Ophrys omegaifera* (Crete) and *Ophrys dyris* (southern Spain) are pollinated by the same bee *Anthophora atroalba* but by different subspecies: *O. omegaifera* by *A. atroalba agamoides*, *O. dyris* by *A. atroalba atroalba*. This indicates that these *Ophrys* are conspecifics.
3. *Ophrys lutea* ssp. *lutea* and *Ophrys lutea* ssp. *minor* have a wide range of distribution and as yet tested always show separate pollinators. They are thus well isolated biospecies. *O. lutea* is pollinated by various species depending on its locality by *Andrena* subgenus *Chlorandrena*; *O. minor* (nov. stat.) by bees of the subgenus *Chrysandrena* and in some cases of *Euandrena*.
4. *Ophrys mammosa* and *Ophrys transhyrcana* (sensu BAUMANN & KÜNKELE 1981) are pollinated by the same species: *Andrena fuscosa*. Due to the great similarity between these plants and their allopatric distribution with an overlapping area and because they lack an isolating mechanism we consider these two taxa as conspecifics but as different geographical subspecies: *O. mammosa* ssp. *mammosa* and *O. mammosa* ssp. *transhyrcana* (comb. nov.).
5. *Ophrys bertolonii* and *Ophrys bertoloniiiformis* from southern Italy have two different *Chalicodoma* species as pollinators which verifies the hypothesis of DANESCH & DANESCH (1972) that these are different species.
6. The *Ophrys* species *O. heldreichii* (Crete), *O. maxima* (nov. stat.) (Crete) and *O. apulica* (southern Italy) all have the same pollinator: *Tetralonia berlandi*. A postgamic isolation mechanism is postulated for *O. heldreichii* and *O. maxima*.
7. The two syntopic species *Ophrys holosericea* and *Ophrys maxima* in Crete are pollinated by different *Tetralonia* species: *O. holosericea* by *T. cressa*, *O. maxima* by *T. berlandi*.
8. The overall similarity between *O. heldreichii* and *O. apulica* is a case of convergence; that of *O. maxima* and *O. apulica* a case of parallelism resulting from identical selection pressures by the same pollinator species. A similar case of convergence is found among *O. atlantica* (southern Spain), *O. bertolonii* (southern Italy) and *O. ferrum-equinum* (Greece) which are all pollinated by *Chalicodoma parietina*.
9. A similar case of convergence can be found in *Ophrys cretica* (Crete) and *Ophrys kotschyi* (Cyprus) which are pollinated by *Melecta tuberculata*.

I. Einleitung

Das Ungewöhnliche an der Beziehung zwischen Vertretern der Orchideengattung *Ophrys* und ihren Bestäubern ist, daß die Blüten Weibchen bestimmter Hymenopterenarten im Duft, in der Färbung und in der Form imitieren, damit die Männchen anlocken und sie zur Landung sowie zu Kopulationsbewegungen veranlassen. Dabei werden den Bestäubern die Pollinien am Kopf bzw. am Abdomen befestigt oder – wenn das Insekt bereits Pollinien trägt – Teile der Pollinienköpfe auf der Narbe abgesetzt. Die Anlockung der Männchen erfolgt spezifisch, d. h. eine *Ophrys*-Art wird in der Regel von Männchen einer oder mehrerer nah verwandter Bienenarten

Systematik der Bestäuber aus der Überfamilie Apoidea

Gattung	Unterfamilie	Familie
<i>Colletes</i>	<i>Colletinae</i>	<i>Colletidae</i>
<i>Andrena</i>	<i>Andreninae</i>	<i>Andrenidae</i>
<i>Eucera</i>	<i>Eucerinae</i>	<i>Anthophoridae</i>
<i>Tetralonia</i>	<i>Eucerinae</i>	<i>Anthophoridae</i>
<i>Anthophora</i>	<i>Anthophorinae</i>	<i>Anthophoridae</i>
<i>Melecta</i>	<i>Melectinae</i>	<i>Anthophoridae</i>
<i>Eupavlovskia</i>	<i>Melectinae</i>	<i>Anthophoridae</i>
<i>Chalicodoma</i>	<i>Megachilinae</i>	<i>Megachilidae</i>

Liste der in dieser Arbeit behandelten Bestäuber

Ophrys-Art	Bestäuber	Fundort
I <i>Ophrys fusca</i> sect.		
1. <i>O. omegaifera</i>	<i>Anthophora atroalba</i> ssp. <i>agamoides</i> Strand	Kreta
2. <i>O. dyris</i>	<i>Anthophora atroalba</i> Lep. ssp. <i>atroalba</i> Lep. <i>Anthophora balearica</i> Friese	S-Spanien Mallorca (KULLENBERG 1973)
3. <i>O. iricolor</i>	<i>Andrena (Melandrena) morio</i> Br.	Kreta, Griechenland, Rhodos
4. <i>O. atlantica</i>	<i>Chalicodoma parietina</i> (Geoffroy)	S-Spanien
5. <i>O. fusca</i> (kleinblütig)	<i>Andrena (Zonandrena) flavipes</i> Panzer <i>Andrena (Zonandrena) creberrima</i> Perez	S-Spanien, NO-Spanien, S-Frankreich, S-Italien, Peloponnes S-Italien, Kreta?
6. <i>O. fusca</i> (großblütig)	<i>Colletes cunicularius infuscatus</i> Nosek <i>Andrena (Melandrena) nigroaenea</i> (K.)	S-Spanien NO-Spanien, S-Frankreich, S-Italien; Griechenland (ssp. <i>candiae</i> Strand)
7. <i>O. fleischmannii</i> (?)	<i>Andrena (Zonandrena) flavipes</i> Panzer	Zypern, N-Israel
8. <i>O. lutea</i> (großblütig)	<i>Andrena (Chlorandrena) cinerea</i> Br. <i>Andrena (Chlorandrena) senecionis</i> Perez <i>Andrena (Chlorandrena) humilis</i> Imhoff <i>Andrena (Chlorandrena) nigroolivacea</i> Dours <i>Andrena (Chlorandrena) cinereophila</i> Warncke	S-Spanien, S-Frankreich S-Spanien S-Italien S-Italien (WARNCKE & KULLENBERG 1984) Algerien (GODFERY 1925) Kreta
9. <i>O. minor</i> (kleinblütig)	<i>Andrena (Chrysandrena) hesperia</i> Smith <i>Andrena (Chrysandrena) merula</i> Warncke <i>Andrena (Euandrena) bicolor</i> F. <i>Andrena (Euandrena) vulpecula</i> Kriechbaumer <i>Andrena (Lepiandrena) dorsalis</i> Br.	Ägina, Libanon, Kreta, S-Italien N-Israel S-Italien S-Italien S-Italien
II <i>Ophrys sphegodes</i> aggr.		
1. <i>O. sphegodes</i> (s. str.)	<i>Colletes cunicularius infuscatus</i> Nosek <i>Andrena</i> spec. <i>Andrena (Melandrena) nigroaenea</i> (K.) <i>Andrena (Zonandrena) vachali cretica</i> Strd.	S-Frankreich SW-Deutschland S-Frankreich, S-Italien Kreta

2. <i>O. mammosa mammosa</i> <i>O. mammosa transhyrcana</i>	<i>Andrena (Melanapis) fuscosa</i> Erichs. <i>Andrena (Melanapis) fuscosa ssp. rutila</i> Spinola	Kreta Israel
3. <i>O. garganica</i>	<i>Andrena (Melandrena) carbonaria</i> (L.)	NO-Spanien, S-Italien
4. <i>O. atrata</i>	<i>Andrena (Melandrena) morio</i> Br. ? <i>Melecta albifrons albovaria</i> Erichs.	S-Italien S-Frankreich (KULLENBERG in LIEFTINCK 1980)
III <i>Ophrys bertolonii</i> aggr.		
1. <i>O. bertolonii</i>	<i>Chalicodoma parietina</i> (Geoffroy) <i>Chalicodoma pyrenaica</i> Lep.	M- und S-Italien M- und S-Italien (BUEL 1978)
2. <i>O. bertolonii</i> formis (s. str.)	<i>Chalicodoma benoisti</i> Tkalcû	S-Italien (Mt. Gargano)
3. <i>O. ferrum-equinum</i>	<i>Chalicodoma parietina</i> (Geoffroy)	Griechenland (BUEL, VÖTH 1984)
IV <i>Ophrys scolopax-oestriifera</i> aggr.		
1. <i>O. scolopax</i>	<i>Eucera barbiventris</i> Perez <i>Eucera nigrescens continensis</i> Tkalcû <i>Eucera interrupta</i> Baer	S-Spanien S-Frankreich (KULLENBERG 1973) NO-Spanien (ARNOLD, in KULLENBERG et al. 1984)
2. <i>O. heldreichii</i>	<i>Tetralonia berlandi</i> Dusmet	Kreta
3. <i>O. kotschy</i>	<i>Melecta tuberculata</i> Lieftinck	Zypern (LIEFTINCK 1980)
V <i>Ophrys holosericea</i> aggr.		
1. <i>O. holosericea</i>	<i>Eucera nigrescens continensis</i> Tkalcû (= <i>tuberculata</i> auct.) <i>Tetralonia cressa</i> Tkalcû	SW-Deutschland Kreta
2. <i>O. maxima</i>	<i>Tetralonia berlandi</i> Dusmet	Kreta
3. <i>O. apulica</i>	<i>Tetralonia berlandi</i> Dusmet	S-Italien
VI <i>Ophrys cretica</i>		
	<i>Melecta albifrons albovaria</i> Erichson <i>Melecta tuberculata</i> Lieftinck	Kreta, S-Griechenland Kreta, Rhodos (LIEFTINCK 1980)
VII <i>Ophrys reinholdii</i>		
	<i>Eupavlovskia obscura</i> (Friese)	Rhodos (BAUMANN & HALX 1972)

besucht (KULLENBERG 1961; PAULUS & GACK 1980). Dies schließt nicht aus, daß bei weit verbreiteten *Ophrys*-Arten in verschiedenen Teilarealen verschiedene Bestäuber auftreten.

Die Beziehung *Ophrys*blüte – Bestäuber ist nicht, wie die meisten anderen Blüten-Bestäuber-Beziehungen, mutualistischer Natur. Nicht beide Partner ziehen aus der Verbindung einen Nutzen, sondern allein die Blüte. Diese hat sich mit ihrer Weibchenmimikry an das Sexualverhalten des Insekts „angehängt“. In diesem Fall hat die Blüte in ihrer Evolution Anpassungen entwickelt, während das Insekt keinerlei Adaptationen an den Blütenbesuch zeigt. Reagieren auf Sexuallockstoffe oder ihnen ähnliche Substanzen, optisches Erkennen des Weibchens und Verhalten während der Paarung wurden im Funktionskreis der Fortpflanzung des Insekts entwickelt, nicht als Anpassung an den Besuch von *Ophrys*-Blüten.

In vorliegender Arbeit sind die Ergebnisse unserer *Ophrys*reisen der Jahre 1982, 1984 und 1985 zusammengefaßt und in vielen Fällen zusammen mit früheren Erkenntnissen und Annahmen diskutiert. Ziel unserer Untersuchungen ist es zum einen, neue, noch nicht bekannte *Ophrys*-Bestäuber zu finden (auch lokale Unterschiede), zum anderen zu versuchen, aus der Kenntnis der Bestäuber heraus Aussagen über die Verwandtschaft und die Genese von *Ophrys*-Arten machen zu können.

An folgenden Stellen haben wir beobachtet:

1. Kreta: Wir besuchten vom 26. 3. bis 9. 4. 1982, 19. 3. bis 12. 4. 1984 und 18. 3. bis 2. 4. 1985 die Insel. Dabei hielten wir uns bevorzugt im Osten (Umgebung Gournia, Neapolis) und im zentralen Teil (Archanae) auf. 1984 besuchten wir auch den Westen. Die Insel ist bekanntermaßen sehr reich an Orchideen, und man kann insbesondere im zentralen und östlichen Teil fast überall nahezu alle *Ophrys*-Arten finden. Wir haben in den drei Jahren alle für Kreta gemeldeten *Ophrys*-Arten gefunden, die in dieser Jahreszeit zu erwarten sind (Ausnahme: *O. argolica*). Nur sehr lokal haben wir *Ophrys spruneri* (bei Goniae und Marathos, Zentral-Kreta) und *Ophrys candida* (Umgebung Kastelli) angetroffen. Für *Ophrys fleischmannii* (nur ein Fund bei Kalamafka, 1985) waren wir wohl stets zu spät.

2. Peloponnes, Südgriechenland: Hier machten wir stets nur auf der Durchreise kurze Beobachtungen (13. 4. bis 15. 4. 1984 und 3. bis 4. 4. 1985). Wir hielten uns besonders bei Megara und auf dem nordöstlichen Peloponnes bei Moulki und Nemea auf.

3. Süditalien: Vom 16. 4. bis 22. 4. 1984 und vom 4. 4. bis 24. 4. 1985 waren wir in Apulien und suchten *Ophrys* und Bestäuber im Raum von Ostuni und im Mt. Garganogebiet.

4. Israel: Wir hielten uns vom 4. 3. bis 15. 3. 1984 in Haifa auf. Von dort aus besuchten wir vor allem das Carmelgebirge und fuhren einmal zum Mt. Meron weiter im Norden.

Zur Prüfung der Bestäuberattraktivität haben wir in einigen Fällen Versetzungsexperimente gemacht. Dazu haben wir eingetopfte Pflanzen von Kreta nach Süditalien und umgekehrt transferiert. Wir haben dabei stets den Blüten die Pollinien entnommen, um Fehlbestäubungen und Introgression ortsfremden genetischen Materials auszuschließen.

Für die Bestimmung der Bestäuber danken wir Herrn GRÜN WALDT (München), Herrn TKALCŮ (Prag) und Herrn Dr. WARNCKE (Dachau). Für seine Einladung und Gastfreundschaft danken wir Herrn Dr. A. DAFNI (Haifa) ganz besonders herzlich.

Die Autoren der Bienenarten sind jeweils in der Liste auf den Seiten 50 und 51 angegeben.

II. Neue Befunde zur Bestäuberspezifität in der *Ophrys fusca* aggr.

Die *Ophrys fusca*-Artengruppe besteht aus den relativ klar abgrenzbaren Taxa *O. omegaifera*, *dyris*, *atlantica*, *fleischmannii*, *iricolor*, *pallida* sowie dem groß- und kleinblütigen *O. fusca*, s. str.-Formenkreis (BAUMANN & DAFNI 1981, PAULUS & GACK 1981). Daß einige dieser Taxa als

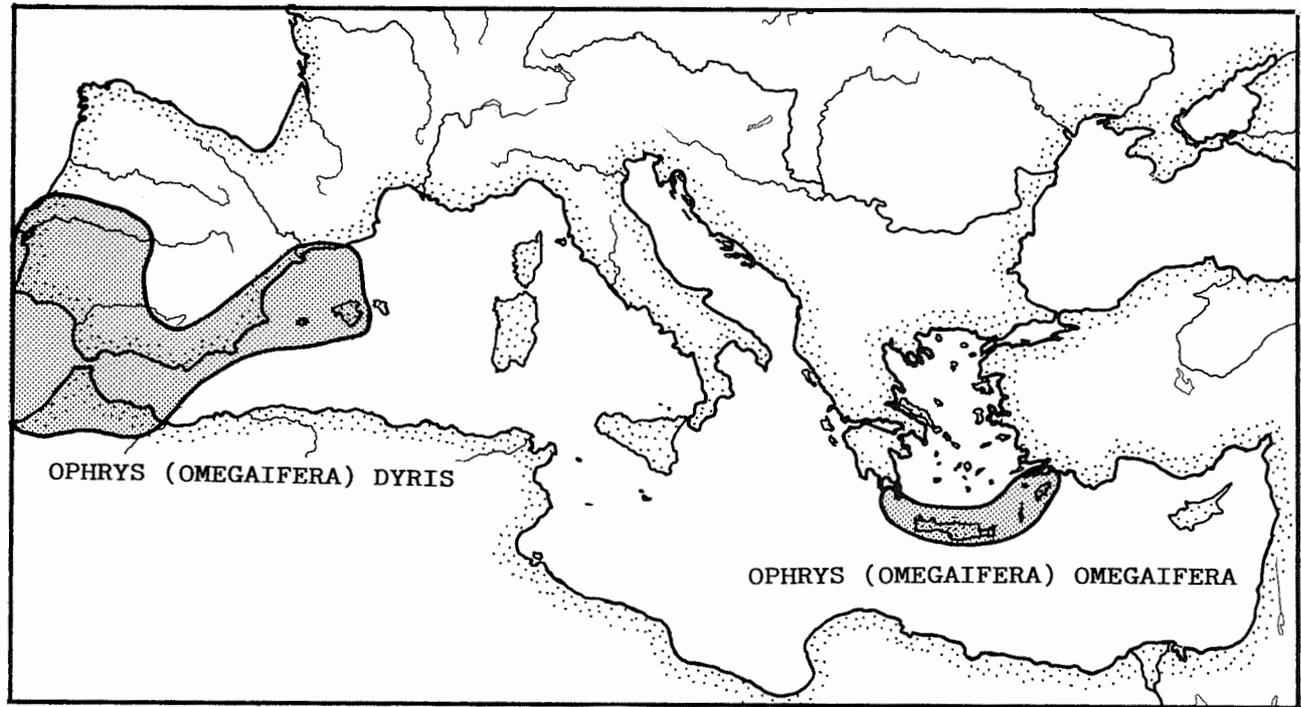


Abb. 1: Verbreitung von *Ophrys dyris* und *Ophrys omegaifera* (nach BAUMANN & DAFNI 1981, ergänzt nach ARNOLD 1981)

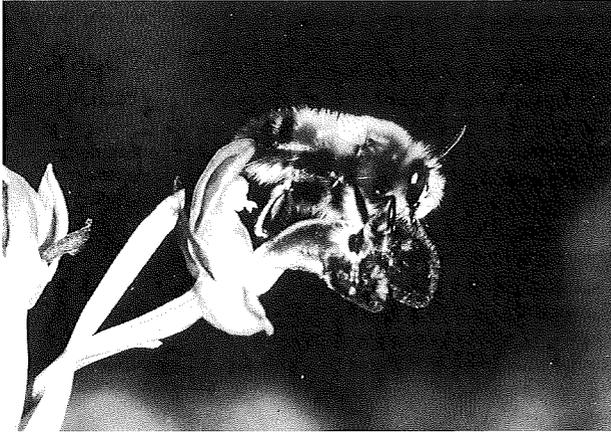


Abb. 2: Pseudokopulation von *Anthophora atroalba* ssp. *agamoides* auf *Ophrys omegaifera*, Kreta 1982

selbständige Arten im Sinne von reproductiv isolierten Biospezies zu betrachten sind, haben wir bereits früher besprochen (PAULUS & GACK 1981, 1983b). Durch neue Daten ergänzt, soll hier dieses Problem erneut betrachtet und diskutiert werden.

1. *Ophrys omegaifera/dyris*

Die beiden unter dem früheren Namen *O. omegaifera* zusammengefaßten Sippen treten in zwei disjunkten Arealen auf: *O. omegaifera* in der südlichen Ägäis, *O. dyris* in Mallorca (BAUMANN & DAFNI 1981), Südspanien, NW-Spanien (ARNOLD 1981) und Nordafrika (Abb. 1). BAUMANN & DAFNI (1981) betrachten beide Sippen als getrennte Arten. In der Tat bestehen zwischen ihnen blütenmorphologische Differenzen, die für sich allein aber noch keinen objektiven Schluß über den Artstatus zulassen. Wir konnten für Südspanien auf *O. dyris* als legitimen Bestäuber die Pelzbiene *Anthophora atroalba atroalba* nachweisen (PAULUS & GACK 1983b). Einen weiteren, indirekten Bestäubernachweis gibt KULLENBERG (1973a): Er fing in Mallorca *Anthophora balearica* (nah verwandt mit der weitverbreiteten *A. pilipes*) mit Pollinien. Diese sollten – nach dem jetzigen Kenntnisstand von *O. dyris* (früher *omegaifera*) stammen, nicht wie KULLENBERG vermutet von *O. fusca*, da bisher nichts für eine Anlockung der Gattung *Anthophora* durch *O. fusca* spricht. Andere Bestäubernachweise für *O. dyris* sind aus dem westmediterranen Raum nicht bekannt.

In den Jahren 1982, 1984, 1985 haben wir auf Kreta viele Pseudokopulationen von *Anthophora atroalba agamoides* auf *O. omegaifera* gesehen und fotografiert (Abb. 2). Wir haben daneben in verschiedenen Teilen Kretas zahlreiche *Anthophora* ♂♂ mit abdominal befestigten Pollinien gefangen. Die Determination ist durch TKALKŮ (Prag) sichergestellt. VOGEL (1977) gibt für Kreta noch *Anthophora pilipes* und *A. sicheli* als Arten mit abdominalen Pollinien an, die er gefangen, jedoch nie auf einer *Ophrys*-Blüte gesehen hat. In Kreta fliegenden *Anthophora pilipes* haben wir *Ophrys omegaifera* angeboten. Sie haben sich niemals für diese Blüten interessiert. *Anthophora atroalba* ist eine im gesamten Mittelmeergebiet verbreitete Pelzbieneart. Beide *Ophrys*-Sippen haben also als legitimen Bestäuber die Art *Anthophora atroalba*, allerdings verschiedene geographische Rassen. Nach bisheriger Kenntnis sind dies auch die einzigen *Ophrys*-Arten, welche Arten dieser Gattung anlocken*). Es erhebt sich die Frage, inwieweit die

*) 1985 konnten wir am Mt. Gargano *Anthophora retusa* als legitimen Bestäuber von *O. biscutella* feststellen!

morphologische Ähnlichkeit der Blüten und die Gattung *Anthophora* als Bestäuber eine Homologie oder eine Konvergenz darstellt. Im Fall einer Homologie (Ähnlichkeit aufgrund gemeinsamer genetischer Information) würden *O. dyris* und *O. omegaifera* von einer nur ihnen gemeinsamen letzten Stammart abstammen, die bereits *Anthophora* als Bestäuber gehabt haben müßte. Die Ähnlichkeit beider Sippen wäre dann als Ausdruck nächster Verwandtschaft zu verstehen. Im Fall einer Konvergenz müßten sich beide Sippen unabhängig voneinander Vertreter der Gattung *Anthophora* als Bestäuber erschlossen haben. Ausgang der Evolution beider Sippen müßten dann 2 Arten (oder Individuen) gewesen sein, die nicht von *Anthophora* bestäubt wurden. Die Ähnlichkeit beider Sippen wäre dann das Ergebnis einer unabhängigen Anpassung an nahverwandte Bestäuber (es ist anzunehmen, daß *Anthophora*-Rassen entsprechende „♀-Erwartungen“ haben), die sich konvergent ähnliche Blütentypen selektiert haben. Die Frage, ob in unserem Fall Homologie oder Konvergenz vorliegt, ist derzeit nicht schlüssig beantwortbar. Da jedoch biogeographische Befunde dafür sprechen, daß die beiden heute eine Ost-West-Disjunktion zeigenden Areale (Abb. 1) glazial bedingt sind und früher Verbindung hatten, ist Homologie die wahrscheinlichere Lösung. Möglicherweise bestand die Bindung an *A. atroalba* sogar bereits vor der Separierung in die beiden Pelzbienerassen.

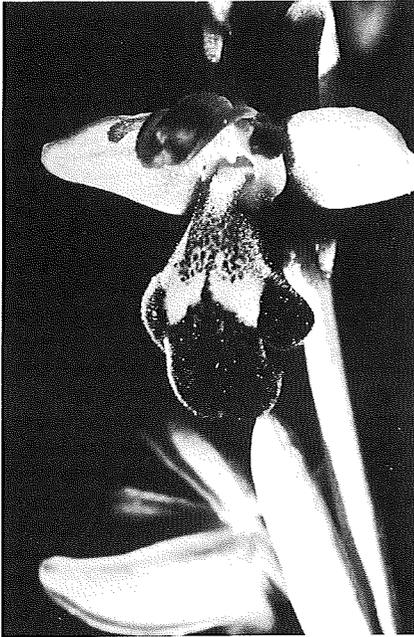
Zusammenfassend betrachten wir *O. omegaifera* und *O. dyris* derzeit als Vertreter nur einer Biospezies, die nächst verwandte geographische Rassen umfaßt und nicht das Produkt einer konvergenten Entwicklung sind.

2. *Ophrys fleischmannii*

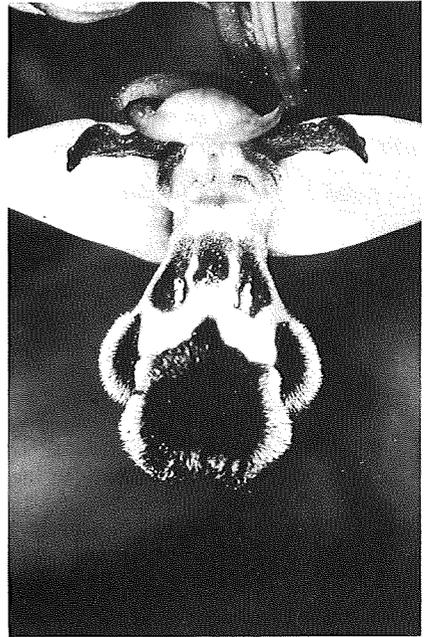
O. fleischmannii wurde erst vor wenigen Jahren von BAUMANN & DAFNI als eigenständiges Taxon erkannt. Wir hatten im März 1984 in N-Israel Gelegenheit, Pflanzen, und vor allem die Bestäubung, zu studieren. Diese Sippe ist nach BAUMANN & DAFNI (1981) ausschließlich in der S-Ägäis (Kreta, Naxos, Syros, Attiki) sowie in der S-Türkei, Zypern, Libanon und N-Israel verbreitet. Sie blüht bereits sehr früh im Jahr, nach BAUMANN & DAFNI (1981) auf Kreta im Februar/Anfang März. In Israel war Anfang März die Hauptblühzeit bereits deutlich überschritten. Sowohl am Mt. Carmel (Haifa) als auch Mt. Meron weiter im Norden fehlten vielen Blüten die Pollinien. Als Bestäuber konnten wir in zahlreichen Tests und Freianflügen *Andrena flavipes* feststellen (Farbtafel 2/Abb. 6). BAUMANN & HALX (1972) konnten schon früher diese Bienenart auf Zypern als Pollinator von *O. fleischmannii* fotografieren (in dieser Arbeit als *Ophrys fusca*-Bestäubung bezeichnet).

Diese Befunde sind in mehrfacher Hinsicht überraschend und interessant. Bei zwei weit auseinanderliegenden Populationen wurde dieselbe Bienenart als Pollinator festgestellt, was den Schluß zuläßt, daß dies wohl für das gesamte Verbreitungsgebiet von *O. fleischmannii* gilt, falls diese Art in ihrem Gesamtareal überall identisch ist (s. unten). Der erste Eindruck von dieser *Ophrys*-Art im Gelände läßt eine grobe habituelle Ähnlichkeit mit *O. omegaifera* vermuten. Doch bei der Betrachtung weiterer Pflanzen ist der deutliche „Einschlag“ von *O. fusca* s. str. nicht zu übersehen. In der Tat wirkt die Blüte wie ein Hybridisierungsprodukt aus *O. fusca* s. str. und *O. omegaifera* (Abb. 3a). Ein klares *omegaifera/dyris*-Merkmal ist das Fehlen der basalen Medianlängskerbe auf der Lippe.

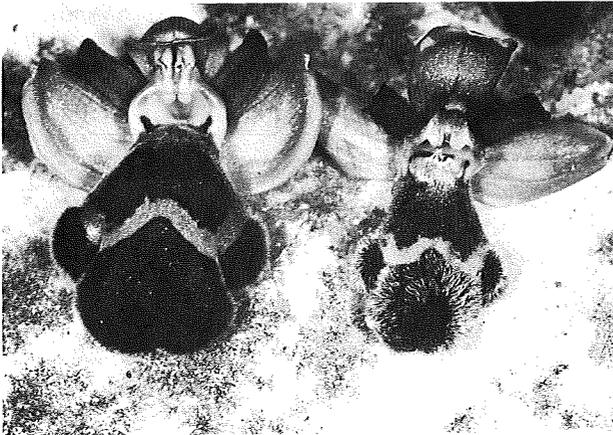
In Israel fehlen sowohl *O. fusca* als auch *O. omegaifera*. Doch auf Kreta kommen alle 3 Arten vor. *O. fleischmannii* blüht hier ab Ende Februar/Anfang März, *O. fusca* und *O. omegaifera* später, etwa ab Anfang März. Das bedeutet, daß alle 3 Arten auch 3 verschiedene Bestäuber haben sollten. *O. omegaifera* wird von *Anthophora atroalba* ssp. *agamoides* bestäubt. Für *O. fusca* (kleinblütig) ist im westlichen Mittelmeergebiet *Andrena flavipes* Bestäuber. Im östlichen Mittelmeergebiet gibt es derzeit noch keinen sicheren Bestäubernachweis für die kleinblütige *O. fusca* (s. Kap. II 4c). In N-Israel (Mt. Carmel) haben wir *O. fleischmannii* auch den dort fliegenden



a



b



c

Abb. 3:

- a) *Ophrys fleischmannii*, Carmel-Gebirge Israel 1984
- b) *Ophrys dyris*, Alhaurin S-Spanien, 1983
- c) links *Ophrys omegaifera*, rechts *Ophrys fleischmannii*, Kreta 1985

Anthophora-Arten (*A. cf. retusa*, *A. cf. atroalba*) angeboten, sie zeigten jedoch kein Interesse. Ebenso prüften wir Blüten verschiedenster Größe auf Bestäuberattraktivität. Sowohl kleine, als auch relativ große Blüten wurden in gleicher Weise von *Andrena flavipes* ♂♂ befliegen.

Nach unserer bisher allerdings spärlichen Erfahrung mit *O. fleischmannii* auf Kreta möchten wir vermuten, daß die kretischen Pflanzen mit den uns sehr gut bekannten israelischen *O. fleisch-*

mannii (Abb. 3a) nicht identisch sind. Während bei den *O. fleischmannii* aus Israel zwar eine Ähnlichkeit mit *O. omegaifera* unverkennbar, der *O. fusca*-„Einschlag“ jedoch nicht zu übersehen ist, kann bei kretischen Pflanzen (Abb. 3c) davon keine Rede sein. Hier ist die Sachlage eher so, daß die Blüte massiv an *O. dyris* (Abb. 3b) aus dem Westareal dieser Verwandtschaftsgruppe erinnert. Die Blüte sieht wie eine zu klein geratene *O. omegaifera* aus, jedoch mit den Farbmerkmalen von *O. dyris*. BAUMANN & DAFNI (1981) scheinen kretische Pflanzen nicht selbst gesehen zu haben. Das Foto (von Herrn VÖTH, in: BAUMANN & DAFNI 1981) scheint uns eher *O. omegaifera* zu sein. Die Abbildung in LANDWEHR (1977) dagegen entspricht genau unserem Fund. Vorausgesetzt, hier handelt es sich tatsächlich um dieselben Blüten, die von BAUMANN & DAFNI (1981) aus Kreta für *O. fleischmannii* gehalten wurden, dann vermuten wir, daß diese mit den israelischen nichts zu tun haben. *O. fleischmannii* wurde allerdings von HAYEK 1926 aus W-Kreta beschrieben. Wenn israelische und kretische *O. fleischmannii* nicht identisch sind, ist die taxonomische Seite insofern wieder offen, als die zyprisch/israelischen Pflanzen keinen Namen haben. Unser Verdacht ist, daß zumindest die israelischen, zyprischen und sicher auch die südtürkischen Pflanzen zu einer eigenen, dann noch unbeschriebenen Spezies gehören. Ein weiteres, allerdings noch nicht gut abgesichertes Argument gegen die Artzusammengehörigkeit von kretischer und zyprisch/israelischer *O. fleischmannii* ist die Kenntnis der Bestäuber. Da auf Kreta *O. fleischmannii* und *O. fusca* (klein) zusammen vorkommen, beide nach derzeitigem Kenntnisstand denselben Bestäuber, nämlich *Andrena flavipes*, haben, spricht dies gegen Artgleichheit. Damit ist es wahrscheinlich, daß die kretische, und damit taxonomisch korrekte, *O. fleischmannii* nicht von dieser Biene, sondern vielleicht von einer kleinen *Anthophora* bestäubt wird. Es wäre in dieser Hinsicht von Interesse festzustellen, welche *O. fusca*-Form auf Zypern verbreitet ist. Es dürfte dann nicht *O. fusca* (kleinblütig) sein.

3. *Ophrys iricolor*

Diese sehr großblütige Sippe aus der *O. fusca* aggr. ist nach BAUMANN & KÜNKELE (1982) ausschließlich im östlichen Mittelmeerraum verbreitet. Sie ist an dem leuchtend blauen Mal und der in aller Regel purpurroten Labellumunterseite leicht zu erkennen. Angaben aus Italien (Mt. Argentario), S-Frankreich oder Spanien beziehen sich sicherlich auf großblütige *O. fusca*. Auf Kreta beobachteten wir 1982 ein *Chalicodoma sicula*-♂ bei der Pseudokopula. Es verweilte mit heftigen Kopulationsbewegungen und Flügelschwirren ungewöhnlich lange auf der Lippe. Da

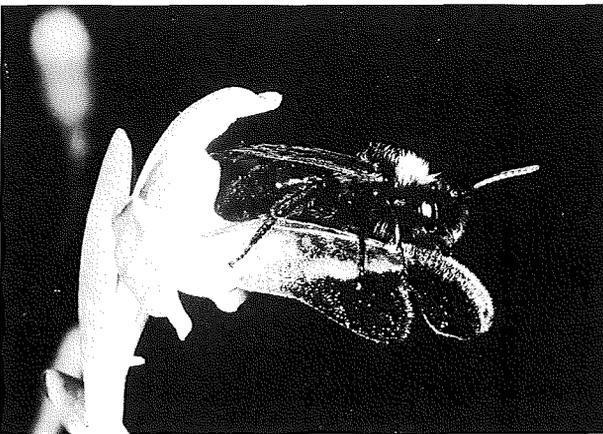


Abb. 4: Pseudokopulation von *Andrena morio* auf *Ophrys iricolor*; die Pflanze wurde nach Südapulien transferiert

die Blüte eine sehr starke Attraktivität auf das ♂ hatte – selbst massive Störungen mit dem Finger änderten nichts am Pseudokopulationsverhalten –, vermuteten wir in dieser Art einen legitimen Bestäuber (PAULUS & GACK 1983c). 1984 konnten wir jedoch weder in N-Israël noch auf Kreta eine Anlockung von *Chalicodoma* ♂♂ (*sicula* und *parietina*) durch *O. iricolor* reproduzieren. Statt dessen erbrachten weitere Beobachtungen, daß auf Kreta die große schwarze *Andrena morio* der legitime Bestäuber ist (Abb. 4). VOGEL (1977) hat auf Kreta diese Biene mit abdominal befestigten Pollinien bereits gefangen und vermutet in dieser Art den Pollinator von *O. omegaifera* oder *O. iricolor*. VÖTH (1984) publizierte ebenfalls Beobachtungen der Pseudokopulation von *Andrena morio* auf *O. iricolor* (aus Ägina). In der Sammlung GRÜN WALDT (München) fanden sich 3 Exemplare *Andrena morio* mit abdominalen Pollinien aus Griechenland (Petrachora, 9. 4. 73). In der Liste von WARNCKE & KULLENBERG (1984) wird eine Beobachtung von Rhodos durch NILSSON angegeben, die sich nur auf *O. iricolor* beziehen kann. Alle diese Daten sprechen dafür, daß *Andrena morio* der legitime Bestäuber von *O. iricolor* wohl im gesamten Verbreitungsgebiet der Art ist. Zu erwähnen ist noch, daß auch nach S-Italien transferierte *O. iricolor*-Pflanzen aus Kreta süditalienische *Andrena morio* zu Pseudokopulationen veranlaßten.

4. *Ophrys fusca* (s. str.)-aggr.

Wir haben für S-Spanien gezeigt, daß dort zwei reproduktiv isolierte *O. fusca* s. str.-Arten syntop vorkommen: *Andrena flavipes* ist Bestäuber der kleinblütigen, *Colletes cunicularius* der großblütigen *O. fusca* (PAULUS & GACK 1981, 1983b). Nach wie vor ungeklärt ist, wie die beiden Arten zu benennen sind. Nur eine der beiden darf in Zukunft den Namen *O. fusca* weiterführen. Vermutlich ist der Name *O. pectus* Mutel für die kleinblütige *O. fusca* des westlichen Mittelmeerraums verfügbar (BAUMANN, mündl. Mitt. 1985).

Wir haben in den vergangenen Jahren unser Augenmerk an verschiedenen Stellen des Mittelmeergebiets weiterhin auf das Problem „groß-kleinblütige *fusca*“ gerichtet. Fast an allen von uns besuchten Lokalitäten fanden wir mindestens 2 Größenvarianten zusammen blühend.

a) Untersuchungen in S-Frankreich und im weiteren westlichen Mittelmeergebiet

Ende März/Anfang April 1983 untersuchten wir die Bestäubung der *O. fusca*-Populationen in der Umgebung von Salses. Beide *fusca*-Typen sind dort sehr häufig (Abb. 5). Während die großblütige Sippe ihr Blühmaximum schon weit überschritten hatte, war die kleinblütige am Beginn

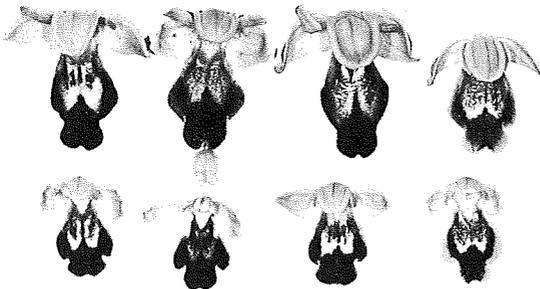
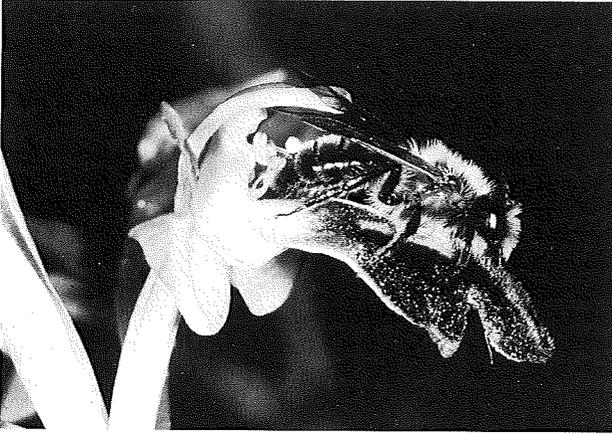
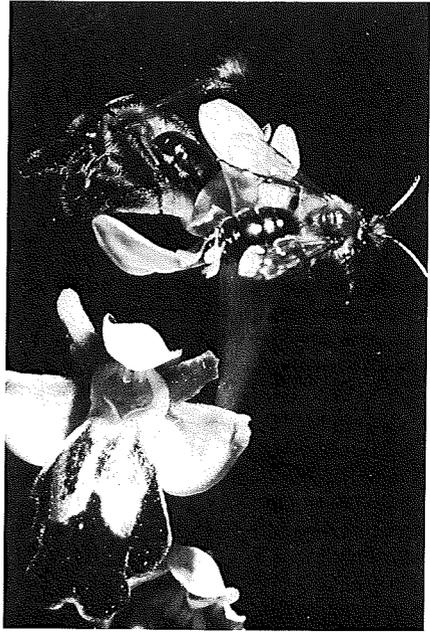


Abb. 5: *Ophrys fusca*-Blüten aus Südfrankreich (Umgebung Salses, 1983); obere Reihe *O. fusca* großblütig (Bestäuber *Andrena nigroaenea*), untere Reihe *O. fusca* kleinblütig (Bestäuber *Andrena flavipes*)



a

Abb. 6: a, b) Pseudokopulation von *Andrena nigroaenea* auf *Ophrys fusca* (großblütig), Südfrankreich (Umgebung Salses, Anf. April 1983)



b

ihrer Blütezeit. Ähnlich wie in S-Spanien sind die Blütezeitmaxima beider „Formen“ also phänologisch getrennt, es tritt aber eine breite Überlappung auf. Anders als in S-Spanien zeigte die großblütige *fusca* hier eine stärkere Variabilität sowohl in der Lippenfärbung als auch in der Größe. Neben relativ kleinblütiger „großer“ *fusca* fanden sich auch ungewöhnlich großblütige Individuen, die in Lippenform und Malausprägung sehr an *O. iricolor* erinnerten. Allerdings fehlten stets die für *O. iricolor* charakteristischen Merkmale, leuchtend blaues Mal und purpurrote

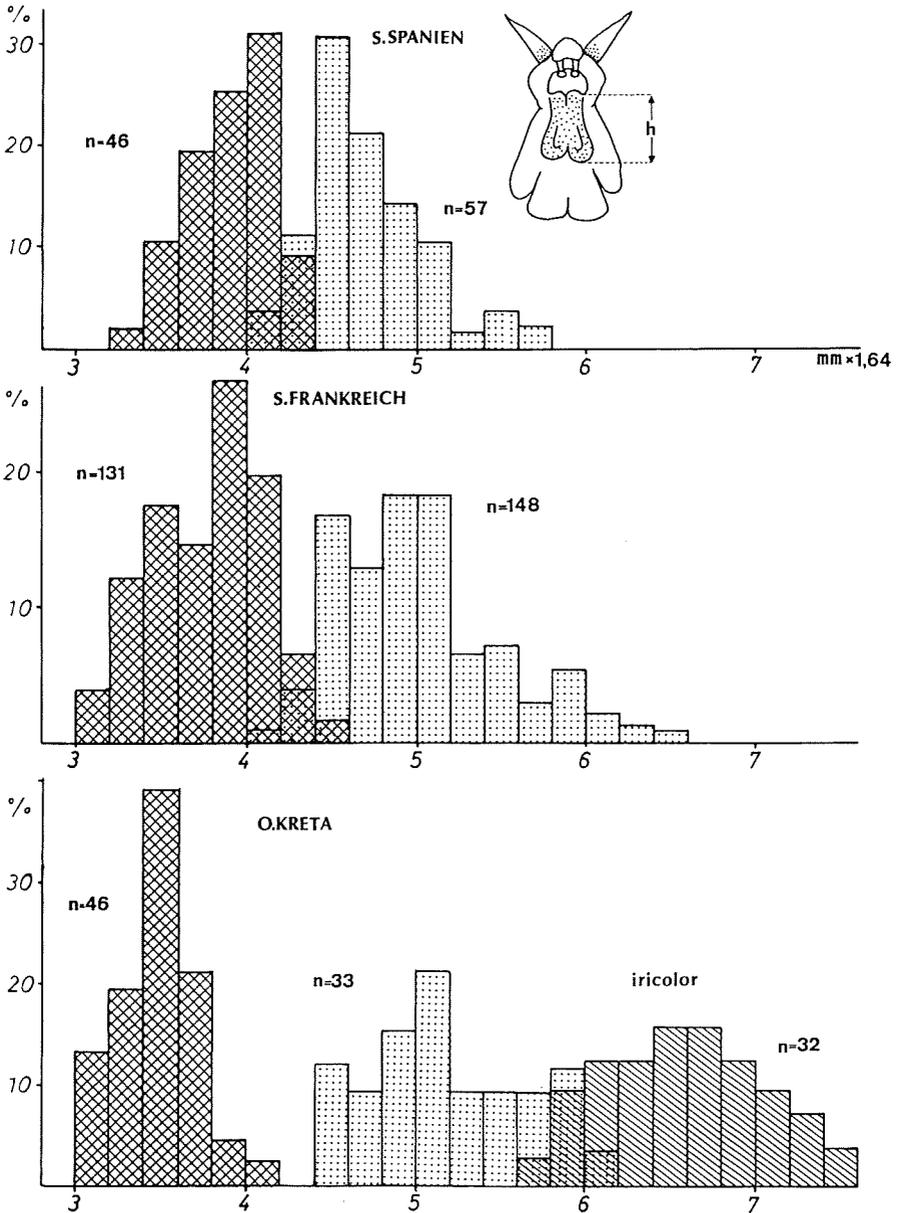


Abb. 7: Häufigkeitsverteilung der Mallängen von *Ophrys fusca*-Populationen aus S-Spanien, S-Frankreich und O-Kreta. Hierbei ist zu beachten, daß dieses Maß nicht immer mit der Lippenlänge direkt korreliert ist.

Unterseite. Die kleinblütige Art dagegen zeigte deutlich geringere Farb- und Zeichnungsvariabilität. Sie trug auch im Schnitt nur 1–3 Blüten pro Pflanze gegenüber 3–5 bei der großen *fusca*. Im Gegensatz zu den Verhältnissen in S-Spanien hatten wir bei der Zuordnung der Individuen zu „groß“ oder „klein“ häufiger Schwierigkeiten. Wir konnten die Bestäuber beider *fusca*-Arten finden und ihre Selektivität zwischen beiden Größen testen. Kleinblütige *O. fusca* wird wie in S-Spanien von *Andrena flavipes* befliegen und erfolgreich bestäubt. Zusätzlich landete oft auch eine viel kleinere *Andrena*-Art auf den Blüten und führte heftige Pseudokopulationen vor. Es handelte sich dabei um *Andrena ovatula*, die wir auch in S-Spanien gelegentlich als Besucher festgestellt haben. Doch diese Art ist zu klein, um regelmäßig dabei die Pollinien aus den Fächern zu ziehen. Große *O. fusca* dagegen wurde im Freiland von einer anderen Biene (*Andrena nigroaenea*) besucht (Abb. 6, a, b).

Zusätzlich zu freien Anflügen im Gelände konnten wir die Selektivität im Labor testen. Jedem ♂ wurde zunächst eine für ihn „falsche“, dann die „richtige“ und darauf wieder die „falsche“ Blüte geboten. Ein Test wurde als positiv bewertet, wenn das ♂ nur auf der für ihn „richtigen“ *Ophrys* pseudokopulierte. Auf diese Weise testeten wir 6 ♂♂ *Andrena nigroaenea* und 13 ♂♂ *Andrena flavipes* an mehreren Tagen mehrfach hintereinander. Beide Bienenarten zeigten stets eindeutige Wahlen. In diesen Test bezogen wir *Colletes cunicularius* mit ein. Diese Art, die in S-Spanien Bestäuber der großblütigen *O. fusca* ist, zeigte keine Pseudokopulation auf südfranzösischer großblütiger *O. fusca*! Im Freiland wie auch im Labortest konnten wir dagegen Pseudokopulationen dieser Art auf *O. sphegodes* beobachten und bestätigen damit die Angaben von KULLENBERG (1979).

Wichtig und interessant war, solche *O. fusca*-Pflanzenindividuen zu testen, deren Blüten von uns nicht zu großblütiger oder kleinblütiger *fusca* zuzuordnen waren. Die Bienen entschieden sich auch hier stets eindeutig. In den meisten Fällen handelte es sich um großblütige *O. fusca* mit besonders kleinen Blüten. In der Grafik der Häufigkeitsverteilung der Mallänge (Abb. 7) wurden solche Zweifelsfälle aufgrund der Bestäuberentscheidung zugeordnet. Wie Abb. 7 zeigt, findet sich auch in S-Frankreich in bezug auf dieses Maß eine deutlich zweigipflige Verteilung von *fusca* (groß) und *fusca* (klein). Diese beruht lediglich auf der Längenmessung des blauen Mals der Lippe. Die Überschneidung der Werte ist etwas größer als bei südspanischen *O. fusca*. Kretische kleine und große *fusca* zeigen keine Überschneidung. Das Minimum liegt auffallenderweise bei allen 3 Populationen an derselben Stelle. Die Überschneidung zeigt, daß allein dieses Längenmaß uns lediglich für den jeweils größten Teil der Population eine Zuordnung erlaubt. Innerhalb der Überschneidung müssen andere Merkmale weiterhelfen. Offensichtlich eindeutig ist hierbei eine klare Trennung in den als Pseudopheromon wirkenden Duftkomponenten, da sie von den Bienen deutlich alternativ wahrgenommen werden. Die Bienen ♂♂ sind also – anders als wir – in der Lage, beide *O. fusca*-Arten sicher zu unterscheiden. Dies schließt nicht aus, daß gelegentlich Zwischenformen existieren, die das Produkt einer Hybridisierung sein könn(t)en.

Wir sind jedoch momentan noch nicht in der Lage, echte Hybriden von scheinbaren Zwischenformen zu unterscheiden. Das ändert aber nichts daran, daß wie in S-Spanien auch in S-Frankreich eindeutig 2 *O. fusca*-Spezies existieren, die über verschiedene Bestäuber reproduktiv isoliert sind.

Bereits GODFERY (1925, 1930) gibt für SO-Frankreich *Andrena nigroaenea* und *Andrena flavipes* als Bestäuber von *O. fusca* an. Entsprechendes beobachtete ARNOLD (1981): Bestäuber von *O. fusca* in der Provinz Barcelona sind *Andrena nigroaenea* und *Andrena flavipes*. Auch KULLENBERG hat in Mallorca *Andrena nigroaenea* und *Andrena flavipes* auf *O. fusca* festgestellt (WARNCKE & KULLENBERG 1984). Nach heutiger Kenntnis dürften alle Autoren beide *O. fusca*-Arten vor sich gehabt, sie jedoch nicht getrennt haben.

b) Erste Ergebnisse aus Untersuchungen in Italien

Bestäuberangaben aus Italien liegen bislang nur von BUEL (zit. in WARNCKE & KULLENBERG 1984) vor. Er gibt für *O. fusca* ohne weitere Differenzierung *Andrena flavipes*, aber auch *Andrena willkella* und *Andrena labialis* für M- und S-Italien an.

Wie wir auf 2 Reisen (1984, 1985) nach S-Italien feststellen konnten, gibt es auch dort mindestens 2 *O. fusca*-Formen. In S-Italien (Mt. Gargano und Umgebung Lecce) blüht etwa ab Anfang April bis Ende April/Anfang Mai eine *O. fusca*-Form, die wir nach unserer bisherigen Erfahrung für große *fusca* halten würden. Die Blüten sind im Schnitt jedoch etwas kleiner als in S-Frankreich. Daneben fanden wir in den Mti. die Badessa bei Ostuni (S-Apulien) am 17. April 1985 ungewöhnlich großblütige *fusca*-Pflanzen. Beide Typen konnten wir auf Bestäuberattraktivität testen. Der erste Typ war im südlichen Apulien (Frigole, Ostuni) attraktiv für *Andrena (Zonandrena) creberrima* (Abb. 8), diejenigen am Mt. Gargano für *Andrena (Zonandrena) flavipes* und gelegentlich für *Andrena ocreata* (Christ. 1791) (Freilandanflüge im natürlichen Biotop). Den sehr großblütigen Typ verfrachteten wir zum Mt. Gargano und fanden hohe Attraktivität für *Andrena nigroaenea*. Demnach existieren auch S-Italien 2 *O. fusca*-Arten. Der Unterschied zu Frankreich/Spainien besteht allerdings darin, daß die von *Andrena flavipes* besuchte *O. fusca*-Art in unseren Augen in den Lippendimensionen hier eher der großblütigen Art in S-Frankreich entspricht. Das zweite Problem liegt darin, daß im Mt. Gargano-Gebiet etwa ab Ende April eine dritte *O. fusca*, nämlich eine deutlich kleinblütigere Form zu blühen beginnt. Diese haben wir auf Attraktivität für *Andrena flavipes* und *Andrena creberrima* getestet. Sie wurde bis auf eine einzige Ausnahme nicht beachtet. Im Testgebiet flogen etwa 10-12 ♂♂, die alle Gelegenheit hatten, auf diese „sehr kleine“ *fusca* zu reagieren. Wir konnten bislang keinen legitimen Bestäuber finden. In jedem Fall hat sich nun das Problem der *O. fusca* s. str. aggr. eher kompliziert als geklärt. Es sieht für uns im Augenblick so aus, daß wir zumindest in S-Italien sogar 3 *O. fusca*-Formen finden, die wir zunächst als „sehr kleine“, „kleine“ und „große“ *fusca* bezeichnen möchten. Während wir aufgrund der Bestäuberattraktivität und der damit notwendigerweise verknüpften chemischen Anpassung in den Duftstoffbouquets wieder die uns schon bekannten „große“ und „kleine“ *fusca* vor uns haben, ist es fraglich, was die „sehr kleine“ *fusca* darstellt. Über die weitere Verbreitung dieser Sippe in Italien ist uns nichts bekannt. Diese „sehr kleine“ *fusca* erinnert in ihrem Blütenhabitus etwas an Blüten aus Griechenland. Auch aus biogeographischen Gründen wäre eine Beziehung zu Balkanelementen denkbar. Dabei sind nach unseren bisherigen Be-

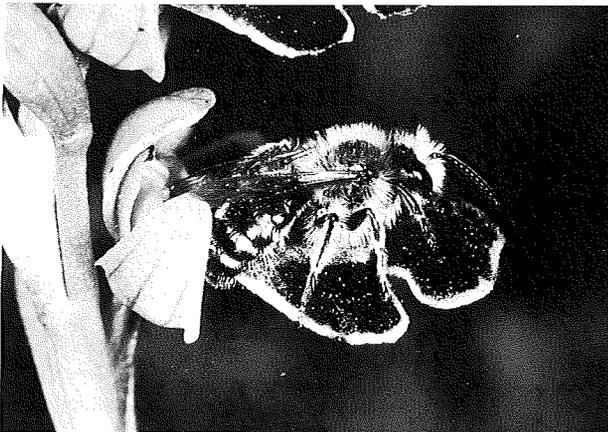


Abb. 8: Pseudokopulation von *Andrena creberrima* auf *Ophrys fusca* „klein“, S-Apulien 1985

Abb. 9: *Ophrys iricolor* (links), *Ophrys fusca* (Mitte; da diese von *Andrena flavipes* besucht wurde, ist sie nach unserer Zuordnung *O. fusca*, klein!) und *Ophrys fusca* sehr klein (rechts), Kreta 1982



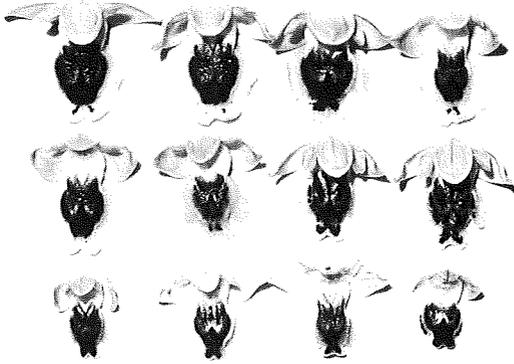
nennungsweisen im folgenden mindestens 3 *O. fusca*-Arten zu unterscheiden: 1) *O. fusca* (groß), 2) *O. fusca* (klein) und 3) *O. fusca* (sehr klein). Letztere kommt nach jetziger Kenntnis nur in S-Italien und in Griechenland (Kreta) vor. Sobald die Bestäuber, sowohl der italienischen als auch der griechischen bzw. kretischen „sehr kleinen“ *fusca* bekannt sind, wird diese Frage vielleicht klärbar sein.

c) Bemerkungen zur *O. fusca*-Bestäubung im östlichen Mittelmeerraum

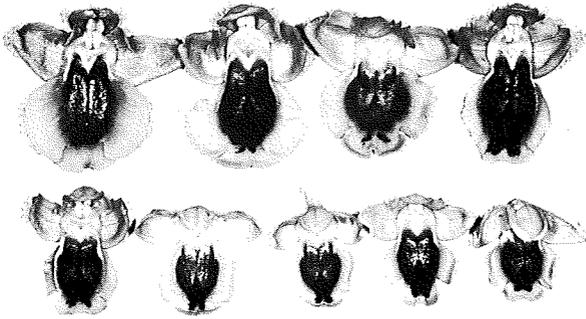
Angaben zur Pseudokopulation auf *O. fusca*-Formen im östlichen Mittelmeergebiet existieren bisher kaum. *Andrena flavipes* auf *O. fusca* in Zypern (BAUMANN & HALX 1972) bezieht sich auf *O. fleischmannii* bzw., falls unsere Annahme über die Artverschiedenheit zyprisch-israelischer und kretischer *O. fleischmannii* zutreffend ist, auf die östliche noch unbenannte Sippe (BAUMANN mündl. Mitteilung). WARNCKE & KULLENBERG 1984 geben für Attika *Andrena panurgimorpha* Mavr. als Bestäuber für eine „ungewöhnlich kleine *fusca* mit deutlich gelbem Saum“ an. Vielleicht handelt es sich hier um *O. fusca* (sehr klein), wenn nicht um einen weiteren Typ. Wir selbst haben in all den Jahren auf Kreta keinen Bestäuber finden können. Dort finden sich Mitte März bis Mitte April 2 deutlich getrennte *O. fusca*-Formen (Abb. 9): eine früh blühende *fusca* (Blühzeit von Anfang März bis Ende März) und eine ab Mitte/Ende März blühende *fusca* (sehr klein). Erste hat in der Regel nur 1–3, letztere 3–12 Blüten. Zumindest auf Kreta ist bei dieser sehr kleinen *fusca* die Lippe häufig stark gekrümmt und erinnert darin schon fast an *O. pallida*. Auf dem nördlichen Peloponnes beginnt eine der „kleinen“ *fusca* von Kreta vergleichbare Form gegen Ende März zu blühen, die etwa Mitte April ihr Blühmaximum erreicht hat. Später erscheint (VÖTH, WILLING mündl. Mitt.) eine noch großblütigere *fusca*-Form, die wir aus eigener Anschauung nicht kennen. Es scheinen demnach hier ähnliche Verhältnisse vorzuliegen wie in S-Italien: 3 *fusca*-Formen, eine sehr kleine, eine kleine und eine große *O. fusca*. In diesem Sinn sind die Ende März hier blühenden *fusca* kleine *O. fusca* (also von *A. flavipes* bestäubt!). Anfang April fingen wir auf dem nordöstlichen Peloponnes *Andrena flavipes* mit abdominalen Pollinien in einem Gebiet, in dem zu dieser Zeit nur die „kleine“ *fusca* blühte. Zum anderen haben wir sowohl kretische *fusca* (klein) als auch solche vom N-Peloponnes nach S-Italien transferiert und dort im Test Attraktivität für *Andrena flavipes* gefunden. Es scheint demnach diese kretische und nordpeloponnesische, relativ großblütige „kleine“ *fusca* eine entsprechend hohe Attraktivität für *Andrena flavipes* zu haben wie die sehr ähnlich aussehenden süditalienischen Pflanzen.

Abb. 10:

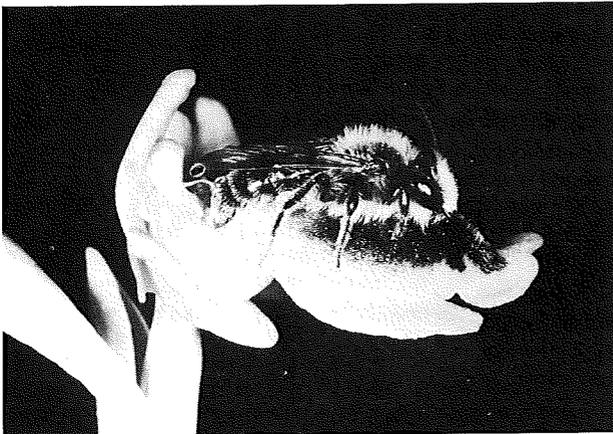
a) *Ophrys lutea* (oberen beiden Reihen) und *Ophrys minor* (untere Reihe), Kreta 1984



b) *Ophrys lutea* (obere Reihe) und *Ophrys minor* (untere Reihe), Mt. Gargano 1984



c) Pseudokopulation von *Andrena cinereophila* auf *Ophrys lutea*, Kreta 1984



Wer die wirklich „große“ *fusca* in Griechenland bestäubt, ist nicht sicher bekannt. In der Sammlung GRÜN WALDT (München) fanden sich jedoch *Andrena nigroaenea* mit abdominalen Pollinien, die bei *Perachora* gesammelt worden sind. Es ist sehr wahrscheinlich, daß sie diese von Pseudokopulationen auf *O. fusca* (groß) haben.

Wenn dies zutrifft, könnten auch im östlichen Mittelmeerraum 3 *O. fusca*-Arten existieren. Unsere Hypothese, daß die „sehr kleine“ *fusca* S-Italiens mit den entsprechenden Populationen Griechenlands und Kretas in Verbindung stand, findet damit eine indirekte Stütze. Ähnliche Verbindungen sind bereits bei anderen Orchideen bekannt: *Ophrys oestrifera*, *Orchis quadripunctata*, eventuell auch *Ophrys biscutella* aus der *Ophrys argolica*-Verwandtschaft. Weitere (zoologische) transadriatische Relikte sind bei WITTE (1965) zusammengestellt.

III. Untersuchungen zur Bestäubung in der *Ophrys lutea* aggr.

Ähnlich wie *O. fusca* werden auch die Vertreter der *O. lutea* aggr. von *Andrena*-Arten durch Abdomenpollination bestäubt (KULLENBERG 1961). Auch bei *O. lutea* findet sich im größten Teil ihres Verbreitungsareals ein Lippengrößendimorphismus, der schon früh auch seinen taxonomischen Niederschlag gefunden hat. Der derzeitige Stand ist, daß (von den nordafrikanischen Formen abgesehen, die einer weiteren Klärung bedürfen, BAUMANN 1975) im westlichen Mittelmeergebiet, Italien (Abb. 10b), Griechenland und Kreta (Abb. 10a) zwei *lutea*-Formen existieren, die als *O. lutea* ssp. *lutea* (großblütig) und *O. lutea* ssp. *minor* (kleinblütig) bezeichnet werden. Im südlichen Griechenland, Peloponnes und in S-Italien (Mt. Gargano, Umgebung Lecce u. a.) tritt als dritte Form eine zu starker Braunfärbung des gelben Lippensaums neigende *O. lutea* ssp. *melena* auf. Nach der bisherigen Kenntnis der Konvergenz von Blütenmorphologie und Bestäuberspezifität ist auch hier zu erwarten, daß alle drei „Formen“ verschiedene Bestäuber haben und sich damit als 3 Biospezies erweisen. In den vergangenen Jahren haben wir versucht, die Bestäuber der *lutea*-Formen zu finden. Im folgenden sind unsere Befunde sowie Daten aus der Literatur zusammengestellt.

Für *O. lutea* ssp. *lutea* wurden im westlichen Mittelmeergebiet bisher vor allem 3 nächstverwandte *Andrena*-Arten des Subgenus *Chlorandrena* Per. als Bestäuber gemeldet: *Andrena cinerea*, *Andrena senecionis* und *Andrena nigroolivacea* (GODFERY 1925, KULLENBERG 1961, 1973, PAULUS & GACK 1980). In S-Italien (Foggia) konnte BUEL (zit. in WARNCKE & KULLENBERG 1984) *Andrena nigroolivacea* mit Pollinien fangen, ohne eine Pseudokopula zu beobachten. In S-Italien konnten wir auch keine Pseudokopulation auf *O. lutea* ssp. *lutea* sehen, haben aber vor allem im Mt. Gargano-Gebiet oft *Andrena humilis* mit abdominalen Pollinien gefunden. Aufgrund der Untergattungszugehörigkeit halten wir sie für einen Bestäuber der großblütigen *O. lutea*. Im östlichen Mittelmeergebiet scheint *O. lutea* ssp. *lutea* etwas kleinblütiger zu sein und findet sich nicht selten in Griechenland und Kreta. Die Verbreitung weiter östlich ist zumindest ungeklärt (eventuell fehlt die Art dort). Angaben über Bestäuber sind uns nicht bekannt. Herr GRÜN WALDT schickte uns allerdings 9 Exemplare *Andrena cinerea* mit abdominalen Pollinien, die bei Olympia (Griechenland) zwischen dem 22. und 30. 3. gefangen wurden. Auf Kreta (östlicher Teil) fanden wir als Bestäuber von *O. lutea* ssp. *lutea* die ebenfalls zum Subgenus *Chlorandrena* gehörende *Andrena cinereophila* (Abb. 10c). Im Wahltest (*O. lutea* ssp. *lutea*/*O. lutea* ssp. *minor*) konnten wir klar die hohe Spezifität dieses Bestäubers zeigen.

Über die Bestäuber von *O. lutea* ssp. *minor* liegen bislang Angaben von KULLENBERG (1961) aus dem Libanon und VÖTH (1984) von Ägina vor. Beide nennen die kleine *Andrena hesperia* Am. als Pollinator. KULLENBERG (1961) erwähnt aus der Umgebung Beiruts noch *Andrena taraxaci orientata* Warncke als Besucher. Für Kreta konnten wir 1984 und 1985 *Andrena hesperia* (Farbtafel 3/Abb. 5), für Israel die nächstverwandte *Andrena (Chrysandrena) merula* als Bestäu-

ber nachweisen.*) Während in Israel nur *O. lutea* ssp. *minor* (dort gelegentlich als *O. galiläa* bezeichnet) vorkommt, haben wir in Kreta an vielen Stellen *O. minor* und *O. lutea* ssp. *lutea* nebeneinander gefunden. Im Wahltest wählte *Andrena hesperia* stets *O. lutea* ssp. *minor*. *Andrena hesperia* ist auch in S-Italien (Mt. Gargano, Umgebung von Lecce und Ostuni) der Bestäuber von *O. lutea* ssp. *minor*. Daneben finden wir *Andrena bicolor*, *Andrena vulpecula* und *Andrena dorsalis* (alle drei Vertreter des Subgenus *Euandrena*) mit Pollinarien. Damit ist nach unserer Konzeption klar, daß auch die beiden *lutea*-Formen zwei gut getrennte Spezies darstellen. Die großblütige *O. lutea* behält ihren Namen. Dagegen muß *O. lutea* ssp. *minor* umgruppiert und in den Rang einer eigenen Art erhoben werden: *Ophrys minor* Todaro 1842, PAULUS & GACK stat. nov. = *O. lutea* Cav. ssp. *minor* (Tod.) O. & E. DANESCH (1975) = *Arachnites lutea* var. *minor* Tod. (1842) (Orch. Sic. 1842, p. 97, tab. 2, F. 9, 10) (zur Berechtigung des Namens *O. minor* Tod. 1842 s. DANESCH & DANESCH 1972 und GÖLZ & REINHARDT 1978).

Nach unserer Meinung gehört auch *Ophrys galilaea* Fleischm. & Born. (1923) (= *O. lutea* ssp. *galilaea* [Fleischm. et Bornm.] Soó) in diese Verwandtschaft. Da sie von typischen *O. minor* aus S-Italien etwas abweicht, sie jedoch offensichtlich denselben Bestäuber hat, betrachten wir sie als geographische Rasse von *O. minor*: *Ophrys minor* Tod. ssp. *galilaea* (Fleischm. & Bornm.) Paulus & Gack **comb. nov.**; = *O. lutea* Cav. ssp. *galilaea* (Fleischm. & Bornm.) Soó; Basionym: *O. galilaea* Fleischm. & Bornm. in Ann. Mus. Wien 36: 12–13, 1923 (in BAUMANN & DAFNI 1979). Hierher gehören vielleicht auch die kretischen *O. minor*.

*) Eine weitere Beobachtung aus dem ostmediterranen Raum verdanken wir Prof. Dr. P. SAUER, Bielefeld, der auf Rhodos ebenfalls *Andrena hesperia* auf *O. minor* als Bestäuber gesehen und sie gefangen hat. Herr A. MICHEL, Bern, fotografierte am 28. 3. 1975 bei Olympia (Griechenland) eine *Andrena* auf *O. minor*, die höchstwahrscheinlich ebenfalls *Andrena hesperia* ist.

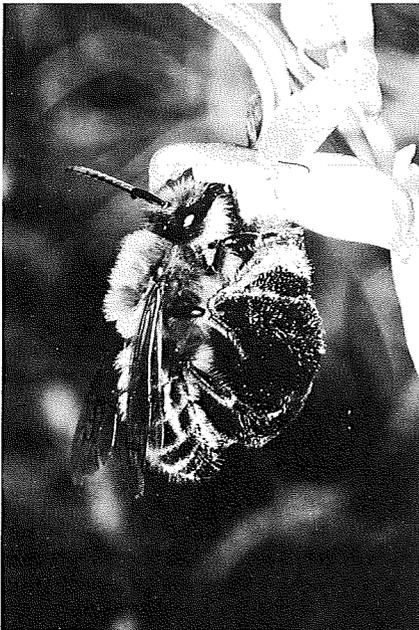


Abb. 11: Pseudokopulation von *Colletes cunicularius infuscatus* auf *Ophrys sphegodes*, S-Frankreich 1983

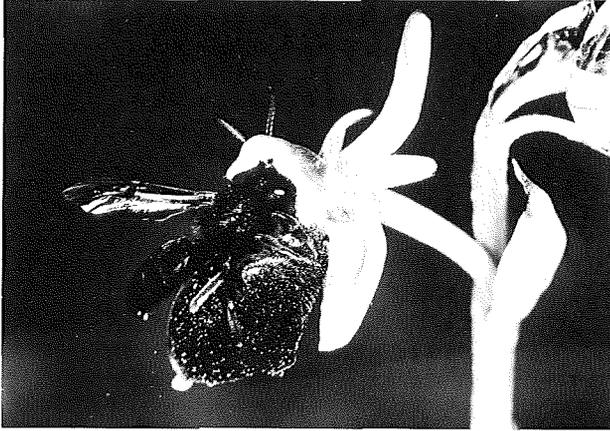
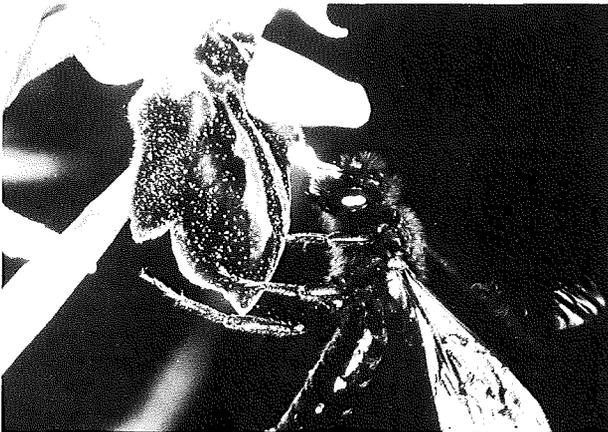


Abb. 12:
a) Pseudokopulation von *Andrena fuscosa* auf *Ophrys mammosa*, Kreta 1982



b) Pseudokopulation von *Andrena fuscosa* auf *Ophrys transhyrcana*, Mt. Carmel, Israel 1984

IV. Die Bestäubung einiger Vertreter der *Ophrys sphegodes* aggr.

In dieser Gruppe sind eine ganze Reihe von Sippen zusammengefaßt, die teils als Subspezies, teils als Formen, aber auch als eigene Spezies aufgefaßt werden. Die Kenntnis der Bestäuber ist hier noch besonders mangelhaft. Eine Zusammenstellung bekannter Angaben findet sich bei WARNCKE & KULLENBERG (1984).

1. *Ophrys sphegodes* s. str.

Diese Sippe ist in Europa weit verbreitet und recht vielgestaltig. Angaben zur Bestäubung sind besonders für das östliche Mediterranengebiet selten. Wir konnten in SW-Deutschland (Tauber-geießen) mehrfach eine *Andrena* spec. bei der Pseudokopula beobachten. Die Artbestimmung ist bis heute nicht möglich gewesen. Andere Angaben aus dem mitteleuropäischen Areal sind uns nicht bekannt.

In S-Frankreich hat KULLENBERG (1973a) auf den meist als ssp. *provincialis* bezeichneten Blüten *Colletes cunicularius infuscatus* als Bestäuber festgestellt. Er hat bei dieser Biene keine Differenzierung in ihrer Wahl zwischen „normalen“ und „arachnitiformen“ Blütentypen feststellen können. Dies bestätigt die Untersuchung von GÖLZ & REINHARD (1980) über den *O. arachnitiformis*-Komplex. Nach den Feststellungen dieser Autoren gibt es in SO-Frankreich neben einer typischen *O. arachnitiformis-sphegodes*, die sie als eigene Art *O. splendida* Gölz & Reinhard 1980 zu Recht abtrennen, vor allem eine in der Sepalen/Petalen-Färbung variable *O. sphegodes*, die aber ein und dieselbe Sippe darstellt. Wir können dies auch für die Populationen im westlichen S-Frankreich (Umgebung Perpignan, Salses, Sète) voll bestätigen. Auch hier ist der legitime Bestäuber *Colletes cunicularius infuscatus* (Abb. 11). Die Artberechtigung von *O. splendida* wird auch durch einen eigenen Bestäuber, *Andrena squalida* Per. (KULLENBERG 1979, WARNCKE & KULLENBERG 1984) bestätigt. Daneben existieren für *O. „arachnitiformis“* noch die alten Angaben von POULTON (1931): *Andrena nigroaenea* und von GODFERY (1922): *Andrena trimmerana* (K.).

Für S-Italien können wir vom Mt. Gargano (Mattinata) *Andrena nigroaenea* als Bestäuber der dortigen typischen *O. sphegodes* nennen. Auf Kreta, wo neben der häufigeren sehr kleinblütigen *O. araneola* auch typische *O. sphegodes* vorkommt, konnten wir *Andrena (Zonandrena) vachali creticola* als Bestäuber ausfindig machen. *Andrena nigroaenea* besucht demnach in Italien und Frankreich zwei verschiedene *Ophrys*-Arten: *O. fusca* (groß) per Abdomen-, *O. sphegodes* per Koppollination.

2. *Ophrys mammosa/transhyrcana*

Ophrys mammosa ist in Griechenland und auf den Ägäisinseln weit verbreitet und meist nicht selten. Die Blühzeit beginnt auf dem nördlichen Peloponnes und auf Kreta Mitte/Ende März und erstreckt sich dann offensichtlich mit mehreren Blühwellen bis in den Mai. Über die Bestäubung war bisher nichts bekannt. Wir konnten 1982, 1984 und 1985 mehrfach in O-Kreta die pechschwarze *Andrena fuscata* (Abb. 12a*) bei der Pseudokopula sehen und fotografieren.

Im nord- und südöstlichen Kleinasien, Libanon und Nordisrael findet sich stellvertretend die der *O. mammosa* sehr ähnliche *O. transhyrcana* (= *sintensisii* Fleischm. & Bornm.) (BAUMANN & KÜNKELE 1982). Wir hatten in N-Isreal (Mt. Carmel) Anfang März 1984 Gelegenheit, die Bestäubung zu studieren. Die Mehrzahl der israelischen Pflanzen sind typische *O. transhyrcana* mit der zipfelartigen Verlängerung der Pollinienfächer (Abb. 13 a, b). Doch nicht wenige Pflanzen tendieren zur typischen *O. mammosa*. Es war daher nicht überraschend, daß auch am Mt. Carmel die schwarze *Andrena fuscata* der Bestäuber ist (Abb. 12b). Damit halten wir *O. transhyrcana* lediglich für eine geographische Rasse von *O. mammosa*: *Ophrys mammosa* Desf. ssp. *transhyrcana* (Czernjakowska 1923) Paulus & Gack **comb. nov.** = *O. araneifera* Jessen ssp. *transhyrcana* (Czern.) Soó 1932 = *sphegodes* ssp. *sintensisii* (Fleischm. & Born. 1923) Nelson; Basionym: *O. transhyrcana* Czern. Notulae syst. ex Herb. Horti Petropol., IV, fasc. 1, 1923.

3. *Ophrys atrata*

O. atrata löst vom Verbreitungsareal von *O. mammosa* ausgehend, diese nach Westen hin ab. Über die Bestäubung war trotz der Häufigkeit dieser eindeutig von *O. sphegodes* verschiedenen Art nichts bekannt. Im Mt. Gargano-Gebiet konnten wir 1984 und 1985 mehrfach die schwarze *Andrena morio* als Bestäuber feststellen. Im Labortest hat diese der *Andrena fuscata* sehr ähnliche Biene in der Wahl zwischen *O. garganica* und *O. atrata* stets letztere für Pseudokopulationen gewählt. *Andrena morio* als Bestäuber von *O. atrata* zumindest in S-Italien ist deshalb be-

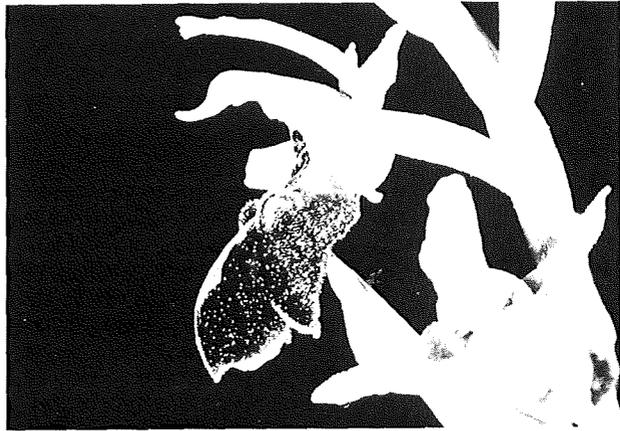
*) Wir hatten diese Biene zunächst irrtümlich für *Andrena carbonaria* gehalten (PAULUS & GACK 1983c).

Abb. 13:

a) *Ophrys mammosa*,
Kreta 1985



b) *Ophrys transhyrcana*,
Mt. Carmel, Israel 1984



merkenswert, weil dieselbe Bienenart im östlichen Mittelmeergebiet Pollinator von *O. iricolor* ist. KULLENBERG (zit. in LIEFTINCK 1980) konnte Anfang Mai 1979 in S-Frankreich (Languedoc, Montbazin) ein ♂ *Melecta albifrons albovaria* auf *O. atrata* bei der Pseudokopula beobachten. Auch wir konnten in S-Italien (Umgebung Ostuni, Apulien) ein ♂ dieser *Melecta* mit *Ophrys*-Pollinium am Kopf finden. Doch gelang es uns nicht, dieses und auch andere *Melecta* ♂♂ zur Landung auf *O. atrata* zu bewegen, so daß wir eher an zufällige Stimulation denken möchten, falls dieses Pollinium überhaupt von *O. atrata* stammte.

4. *Ophrys garganica*

Diese markante Art ist nach BAUMANN & KÜNKELE (1982) vor allem in S-Italien (Apulien, S-Kalabrien, Sizilien), am Mt. Argentario und wiederum isoliert in Katalonien (NW-Spanien, genauere Verbreitung s. ARNOLD 1981) verbreitet. In Apulien blüht sie etwa ab Ende März und hat ihr Blühmaximum etwa Mitte April, deutlich später als *O. sphegodes* und etwa gleichzeitig mit

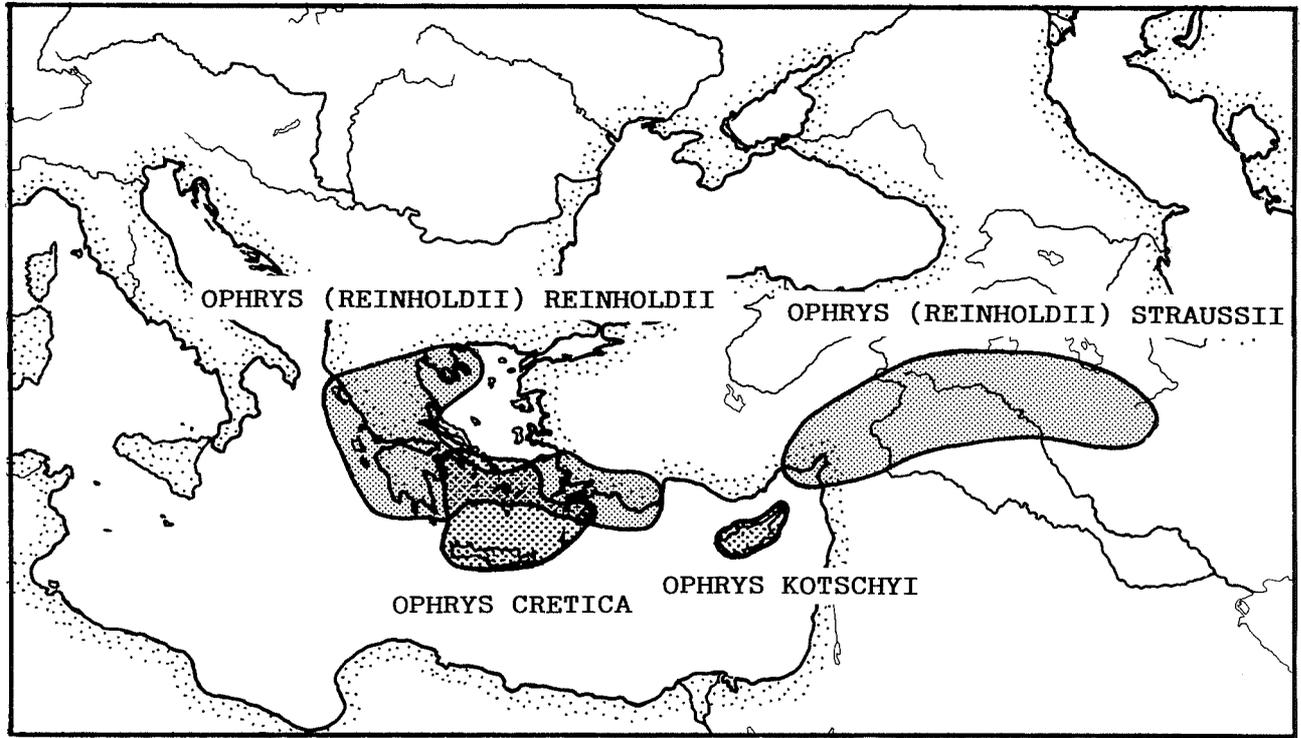


Abb. 14: Verbreitung von *Ophrys reinholdii/straussii* und *Ophrys cretica/kotschyi* (nach BAUMANN & KÜNKELE 1982)

O. atrata, *O. garganica* und *O. atrata* sind dort die häufigsten und verbreitetsten *Ophrys*-Arten, die offensichtlich wenig spezifische Ansprüche an ihre Standorte stellen. Selbst an Straßenrändern sind sie häufig und überall zu finden. Für Katalonien gibt ARNOLD (1981) eine Pseudokopulationsbeobachtung von *Andrena carbonaria* an. Diese schwarze *Andrena* ist den Arten *Andrena morio* und *Andrena fuscosa* recht ähnlich. Sie fliegt in S-Italien sogar häufig mit *Andrena morio* zusammen in denselben Biotopen und beide besuchen gerne gelbblühende Brassicaceen (Raps u. a.). NELSON (1962) nahm für die beiden getrennten Areale von *O. garganica* polytope Artentstehung durch Hybridisation von *O. atrata* mit *O. sphegodes* an. Es war besonders interessant, daß auch in S-Italien dieselbe Bienenart Bestäuber ist. Wir konnten am Mt. Gargano 1984 und 1985 mehrfach *Andrena carbonaria* bei der Pseudokopulation auf *O. garganica* sehen (Farbtafel 1/Abb. 2). Im Wahltest zwischen *O. atrata*, *O. sphegodes* und *O. garganica* pseudokopulierte *Andrena carbonaria* stets auf *O. garganica*. Im Gegensatz zu NELSON nehmen wir jedoch keine konvergente Entstehung von *O. garganica* an, sondern halten die rezente disjunkte Verbreitung für eine Folge der letzten Eiszeit. In diesem Zusammenhang mag es interessant sein, daß KULLENBERG (1979) auf Pflanzen in S-Frankreich (Provence, Montmajour), die er als arachnitiforme *O. sphegodes* bezeichnet, *Andrena carbonaria* bei der Pseudokopulation gesehen hat. NELSON (1962) erwähnt aus SO-Frankreich *garganica*-ähnliche *O. sphegodes*. Vielleicht handelt es sich tatsächlich um weitere Reliktvorkommen von *O. garganica*?

V. *Melectini* als Bestäuber von *Ophrys cretica/kotschyi/reinholdii*

Der erste Nachweis der Beteiligung von Arten der Tribus *Melectini* der *Anthophoridae* am *Ophrys*-Bestäubungsgeschehen erfolgte durch BAUMANN & HALX (1972). Sie nannten *Melecta spec.* als Bestäuber von *Ophrys reinholdii* auf Rhodos. Eine Revision der *Melectini* durch LIEFTINCK (1969, 1972) erbrachte, daß es sich um *Eupavlovskia obscura* (Friese) ssp. *simulatrix* Liefertinck (1969) handelt. Eine weitere Beobachtung einer nicht identifizierten *Melectini* auf *O. reinholdii* ist uns durch WASSERTHAL (mündl. Mitt.) aus der SW-Türkei bekannt geworden. Nach LIEFTINCK (1969) fehlt die Gattung *Eupavlovskia* sowohl auf Kreta als auch auf Zypern. Dies mag das Fehlen von *O. reinholdii* auf diesen Inseln erklären. Die Südgrenze der Verbreitung dieser Bienengattung im Vorderen und Mittleren Orient deckt sich übrigens auch mit der von *Ophrys straussii*.

Wir selbst konnten auf Kreta 1982 und 1985 die Pseudokopulation von *Melecta albifrons* ssp. *albovarica* auf *Ophrys cretica* mehrfach beobachten und fotografieren (Farbtafel 2/Abb. 1). Wir bevorzugen den Namen *O. cretica* gegenüber *O. doerfleri*, da die Frage der Priorität keineswegs geklärt ist (s. CAMPBELL 1982). Auf Bestäuber haben wir bisher nur die zentralkretischen getestet, nicht die aus dem äußersten Osten, die in ihrem Blütenhabitus von ersteren etwas abweichen. VÖTH (briefl. Mitt. 1985) konnte auf Ägina ein *Melecta albifrons* ♂ mit Pollinien fangen, die wahrscheinlich von *O. cretica* sind. LIEFTINCK (1980) hat für seine Revision der Gattung *Melecta* auch *Melecta tuberculata*-Material aus O- und Zentralkreta sowie von Rhodos mit am Kopf befestigten *Ophrys*-Pollinien bearbeitet. Diese können nur von *O. cretica* stammen. Dieselbe Art (*Melecta tuberculata*) lag LIEFTINCK mit Pollinien auch von Zypern vor. Da *O. cretica* dort fehlt, können diese nur von der sehr ähnlich aussehenden *O. kotschyi* stammen, denn die denkbare Alternative *O. reinholdii/strausii* kommt auf Zypern nicht vor (Abb. 14).

Damit stellt sich erneut das Problem der Artidentität von *O. cretica* und *O. kotschyi*. Beide haben als Bestäuber die Kuckucksbiene *Melecta tuberculata*. Wenn sie zusammen vorkämen, wären sie vermutlich nicht reproduktiv isoliert. Dies spricht für Artgleichheit. Diese Ansicht vertritt vor allem SUNDERMANN (1980). Die zweite Interpretation für die Ähnlichkeit beider Sippen ist eine konvergente Blütenform und -farbbildung. Derselbe Bestäuber hätte dann aus zwei verschiedenen Ausgangssippen zweimal unabhängig ähnliche Blütentypen selektiert. Dies ist so zu verste-

hen, daß *Melecta tuberculata* ♂♂ sowohl auf Zypern als auch auf Kreta und im weiteren Verbreitungsgebiet von *O. cretica* dieselbe ♀-Erwartung haben, die durch die *Ophrys*-Blüte imitiert werden muß, wenn sie erfolgreiche Bestäubung erreichen will. Damit werden *Melecta* ♂♂ stets solchen Pflanzen zu mehr Bestäubung verhelfen, die ihrer ♀-Erwartung am nächsten kommen. Wenn dies auch in größerem Maß optische Merkmale betrifft, muß es im Lauf der Evolution auch zu für unser Auge erkennbaren Ähnlichkeiten beider Sippen kommen. Der Nachweis einer konvergenten Evolution beider Sippen kann geführt werden, indem man zeigt, daß eine der beiden mit einer dritten Art näher verwandt ist als die beiden miteinander. Nach Ansicht von RENZ (1929) weist die zypriische *O. kotchyi* mit der dortigen *O. attica* erhebliche Übereinstimmungen auf. *) Wenn diese Übereinstimmungen ein Ausdruck phylogenetischer Verwandtschaft sind und nicht eine Folge von Introgression durch *O. attica*, dann wäre erwiesen, daß die Ähnlichkeit von *O. cretica* und *O. kotchyi* eine Konvergenz ist. In diesem Fall müßten beide Sippen als verschiedene Spezies betrachtet werden.

VI. Die Bestäubung von *Ophrys bertoloniiformis/bertolonii* in S-Italien

O. bertolonii ist eine im südlichen und mittleren Italien weit verbreitete und zumindest im Süden häufige *Ophrys*-Art. Die Bestäubung durch die große Bauchsammelbiene *Chalicodoma parietina* und die nächsverwandte *Chalicodoma pyrenaica* konnte erstmals von BUEL (1978) nachgewiesen werden. Wir können *Chalicodoma parietina* als Bestäuber bestätigen, denn auch wir konnten Pseudokopulationen im südlichen Apulien sehen und fotografieren (Farbtafel 2/Abb. 3) (7. 4. 85 S. Ceserea Terme, 8. 4. 85 nahe Andrano, 9. 4. 85 S. Caterina bei Gallipoli, 11. 4. 85 Fang eines ♂ mit Pollinien bei Ostuni).

Unser weiteres Augenmerk galt aber vor allem der im Mt. Gargano-Gebiet weit verbreiteten kleinblütigen *O. bertoloniiformis* O. & E. Danesch (die nach PRETE et al. 1982 jetzt *O. saratoi* E. G. Ca. heißen soll) und ihrem Bestäuber. Es gelang uns, an den oberen Südhängen des Mt. Gargano bei San Giovanni eine deutlich kleinere, im männlichen Geschlecht silbergraue *Chalicodoma* zu finden, die ihnen dargebotene *O. bertoloniiformis* sofort anfliegen und heftige Pseudokopulationen vorführten (Farbtafel 1/Abb. 4). Auch diese Art – es handelte sich um *Chalicodoma benoisti* – zeigt während der Kopulationsversuche das charakteristische Hochkrümmen des Abdomens, wie wir es bei der Pseudokopula von *Chalicodoma parietina* sowohl auf *O. atlantica* in S-Spanien (PAULUS & GACK 1981, 1983b) als auch auf *O. bertolonii* gesehen haben. Das gleiche Verhalten ist von *Chalicodoma parietina* auch auf *O. ferrum-equinum* (BUEL 1983 mündl. Mitt.; VÖTH 1984) in Griechenland bekannt. Wir testeten 1984 im Mt. Gargano-Gebiet auch das Wahlverhalten von *Chalicodoma benoisti* zwischen *O. bertoloniiformis* und *O. bertolonii* (aus dem Raum Ostuni). Wir konnten nur wenige Wahlen beobachten, trotzdem war die Bevorzugung von *O. bertoloniiformis* ziemlich deutlich. Die wenigen Landungen auf *O. bertolonii* waren nie von klaren Pseudokopulationsbewegungen gefolgt. 1985 testeten wir bei S. Cesarea Terme (Südapulien) erneut, diesmal nur *O. bertolonii*-Pflanzen auf Attraktivität gegenüber *Chalicodoma benoisti*. Diese flog dort vor allem in den Felsen der Steilküste ziemlich häufig. Wir erhielten auf *O. bertolonii* keinerlei Anflüge oder gar Landungen, lediglich gerichtete Annäherungen, „einen kurzen Blick“ und Abflug. 1985 konnten wir bei Mt. San Angelo (Mt. Gargano) wegen der bereits weit fortgeschrittenen Blühzeit von *O. bertoloniiformis* keine Pseudokopulationen sehen, aber ein ♂ mit einem dichten Büschel Pollinien am Kopf fangen. Diese stammen mit hoher Wahrscheinlichkeit von *O. bertoloniiformis*.

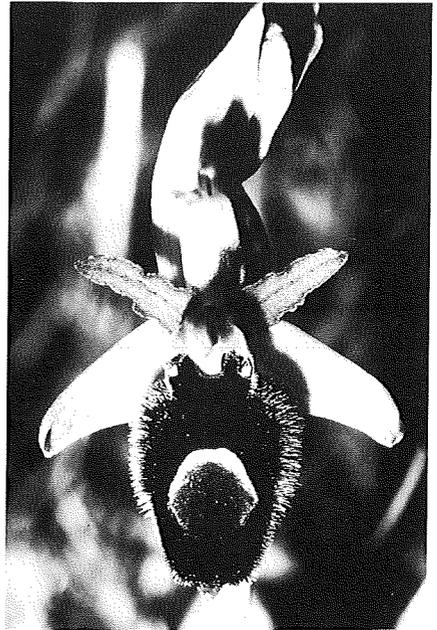
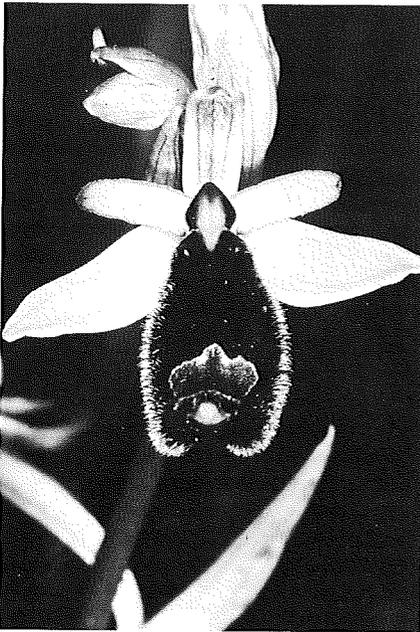
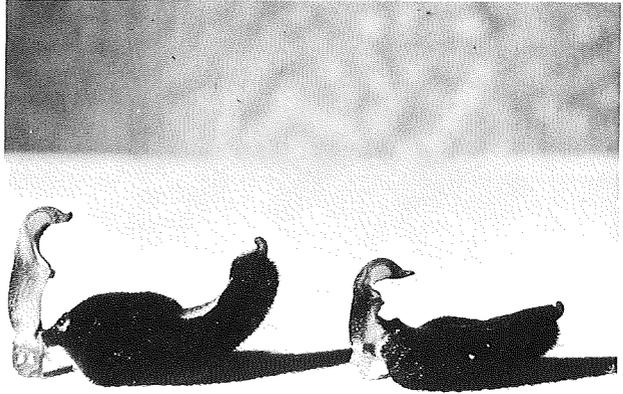
*) Für diesen Hinweis danken wir Herrn REINHARD (Zürich). GÖLZ & REINHARD (1985) haben zwischenzeitlich durch biometrische Analysen die nahe Verwandtschaft von *O. kotschyi* mit *O. attica* wahrscheinlich gemacht.

Abb. 15:

a) Seitenansicht der Blüten von *Ophrys bertolonii* (S-Apulien) links und *Ophrys bertoloniiformis* (Mt. Gargano) rechts 1985

b) *Ophrys bertolonii*, S-Apulien 1984

c) *Ophrys bertoloniiformis*, Mt. Gargano 1984



Auf den ersten Blick fügen sich *O. bertolonii* und *O. bertoloniiformis* in das nun schon bekannte Phänomen von „groß- und kleinblütigen Formen“ ein. Tatsächlich wirkt *O. bertoloniiformis* wie eine kleinblütige *O. bertolonii*, die sich u. a. durch das Fehlen der charakteristischen Lippenkrümmung von dieser unterscheidet (Abb. 15a, b, c). Nach DANESCH & DANESCH (1971), DANESCH & EHRENDORFER (1975), GÖLZ & REINHARD (1975, 1979) handelt es sich bei *O. bertoloniiformis* um eine gefestigte Sippe hybridogenen Ursprungs aus *O. bertolonii* und *O. atrata*

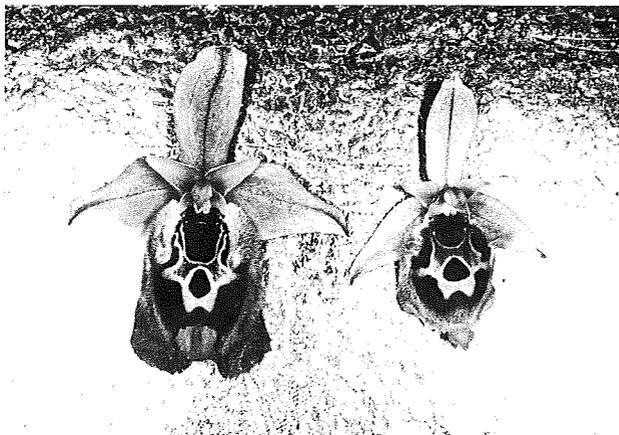
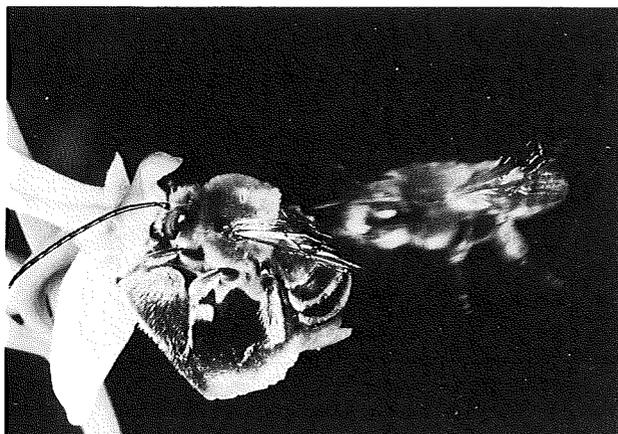


Abb. 16:

a) *Ophrys holosericea maxima* links und *Ophrys holosericea holosericea*, Kreta 1984



b) Pseudokopulation von *Tetrалonia cressa* auf *Ophrys holosericea holosericea*, Kreta 1984

bzw. *O. sphegodes*. Ob die *O. bertoloniiformis* vom Mt. Gargano, diejenigen aus dem Raum Palermo (Sizilien) (GÖLZ & REINHARD 1979), diejenigen aus dem Gardaseegebiet (*O. benacensis* O. & E. Danesch) und den weiter westlich gelegenen Populationen (S-Frankreich, NW-Spanien – *O. catalaunica* O. & E. Danesch – Mallorca) alle zu *O. bertoloniiformis* gehören und damit von einer einzigen Stammart abstammen, müßte auch über die Bestäuber geklärt werden können. Wenn es sich aber, wie es die sehr gründlichen statistischen Analysen durch GÖLZ & REINHARD (1975, 1979) nahelegen, um vielfach unabhängige Parallelismen (s. Kap. VIII) handelt, dürfte für diese Formen keinesfalls ein gemeinsamer Name *O. bertoloniiformis* Verwendung finden. Bestäuber für diese *Ophrys*-Vertreter sind bis heute nicht bekannt.

Wegen der Konvergenz der Blütensignale zwischen *O. bertoloni*/*O. atlantica* und *O. ferrum-equinum* s. Kap. VIII.

VII. Die Bestäubung von *Ophrys heldreichii*/*Ophrys holosericea*/*Ophrys apulica* auf Kreta und in S-Italien

Im folgenden möchten wir auf unsere Untersuchungen dieser *Ophrys*-Artengruppe auf Kreta und in S-Italien eingehen. Die zusammenfassende Betrachtung gerade dieser *Ophrys*-Taxa nehmen wir aus gutem Grund vor, da wir hier einem evolutionsbiologisch besonders interessanten Problem auf der Spur sind.

Auf Kreta findet man im März/April *O. heldreichii*, *O. holosericea* mit normaler Blütengröße und *O. holosericea* ssp. *maxima*, die in ihren Lippendimensionen deutlich von der typischen abweicht (Abb. 16a). Während *O. heldreichii* auf Kreta ihr Blühmaximum etwa Mitte/Ende März hat, ist das von *O. holosericea* eher Ende März/Anfang April oder später. Dies gilt auch für *O. holosericea* ssp. *maxima*. Alle drei Sippen haben eine deutliche Überlappung ihrer Blühzeit. Auch die Standorte scheinen sich kaum zu unterscheiden. Eventuell kann man sagen, daß *O. heldreichii* trockenere Standorte besser verkräftet als *O. holosericea*. *O. heldreichii* ist aus der *O. scolopax*/*oestrifera*-aggr. der einzige Vertreter auf Kreta. Angaben über Vorkommen anderer Sippen (*O. scolopax*, *O. oestrifera*) auf Kreta halten wir mit BAUMANN & KÜNKELE (1982) für falsch. Sie beziehen sich auf etwas kleinblütigere individuelle Varianten von *O. heldreichii*, wie auch wir sie vor allem in Zentralkreta gelegentlich gesehen haben. *O. apulica* ist in ihrer Verbreitung auf Apulien in S-Italien beschränkt (GÖLZ & REINHARD 1982).

1. *Ophrys heldreichii*

Über die Bestäubung dieser großblütigen Art war bisher nichts Sicheres bekannt. VOGEL (1977) hat allerdings auf O-Kreta die große Langhornbiene *Tetralonia berlandi* (= *ruficollis* Brullé) mit am Kopf befestigten Pollinien gefangen. Er vermutet, daß diese von *O. heldreichii* stammen. Wir konnten 1982, 1984 und 1985 an einigen Stellen im Osten Kretas (Gournia, Neapolis) zahlreiche Pseudokopulationen von *Tetralonia berlandi* auf *O. heldreichii* sehen, fotografieren und filmen (Farbtafel 3/Abb. 7). Die Attraktion ist sehr stark und erfolgt bereits auf eine Entfernung von mindestens 10 m. Stellt man Pflanzen in Schwarmbahnen, stürzen sich stets alle blütenunerfahrenen ♂♂ auf die Blüten und zeigen charakteristisches Kopulationsverhalten. Dabei werden stets die Pollinien entnommen. Insbesondere bei Gournia und oberhalb von Neapolis flogen *Tetralonia berlandi* ♂♂ in den *Salvia triloba*-Beständen in großer Zahl. Hier erfolgten Anflüge, obwohl bereits zahlreiche ♀♀ flogen. Wegen der sehr zahlreichen Männchen konnten wir auch Experimente zum Lern- bzw. Habituationsverhalten machen, deren Ergebnisse an anderer Stelle publiziert werden. Gelegentlich beobachteten wir auch andere Besucher an *O. heldreichii*. Es ist vor allem die kleinere *Eucera kullenbergi* Tkalkû zu nennen, die sowohl bei Gournia als auch bei Neapolis immer wieder Pseudokopulationsversuche auf den für sie allerdings viel zu großen Blüten durchführte. Die Attraktion war bezogen auf die Summe der dort fliegenden ♂♂ sehr gering. Doch einzelne ♂♂ wurden überraschend stark angelockt, was sich durch Landung und heftiges Tänzeln und Drehen auf der Lippe zeigte, doch scheint die geringe taktile Passung das genaue Sitzen und damit den Kontakt mit den Klebscheiben zu verhindern. In keinem Fall wurden deshalb die Pollinien entnommen. Ähnliches gilt für *Eucera nigrescens contraria* Tkalcû und *Tetralonia cressa*, die wir ebenfalls selten als weitere Besucher feststellen konnten. Auch diese beiden Arten zeigten Pseudokopulationen, doch konnte man am Gesamtverhalten sofort erkennen, daß sie nicht als reguläre Bestäuber in Frage kommen. Weder konnten wir beobachten oder provozieren, daß dasselbe ♂ mehrfach anflug, noch wurden normalerweise Pollinien entnommen. Lediglich *Eucera nigrescens contraria* berührte einige Male die Klebscheiben. Dies ist bemerkenswert, da diese Bienen zwar deutlich kleiner sind als *Tetralonia berlandi*, dennoch aber eine gelegentliche Pollinien-Entnahme denkbar ist. *Tetralonia cressa* und *Eucera kullenbergi* wurden als Besucher auch von KULLENBERG auf Kreta beobachtet (KULLENBERG et al. 1984).

Nach den vorliegenden Beobachtungen ist der legitime Bestäuber von *O. heldreichii* zumindest auf Kreta allein die große *Tetralonia berlandi*. Es bleibt zu prüfen, ob dies auch für das übrige Verbreitungsgebiet von *O. heldreichii* zutrifft. Der Bestäuber ist über das gesamte Mittelmeergebiet verbreitet (TKALKŮ 1984). Erwähnt werden sollte an dieser Stelle noch, daß *Tetralonia berlandi* in S-Spanien keinerlei Interesse an *O. scolopax* ssp. *scolopax* zeigte (PAULUS & GACK 1980). Gleiches gilt auch für die groß- und kleinblütige *O. oestrifera* auf dem nordöstlichen Peloponnes, wo wir bei Moulki 1984 keine Attraktion feststellen konnten.

2. *Ophrys holosericea*

Während in Mitteleuropa die Hummelragwurz von *Eucera longicornis* L. und weniger effektiv von *Eucera nigrescens* ssp. *continensis* (= *tuberculata* auct.) bestäubt wird (PAULUS 1978), liegen aus S-Europa erst wenige Angaben vor. BUEL nennt für Italien (Pisa, Salerno) ebenfalls *Eucera longicornis*, aber auch *Eucera clypeata* Er. (in: KULLENBERG et al. 1984). KULLENBERG konnte auf Kreta die neubeschriebene, für die Insel endemische *Tetralonia cressa* als Bestäuber finden (KULLENBERG et al. 1984). Diese braungelbe Langhornbiene, deren Augen im Leben hellgrün sind, ist im Gelände an dieser auffälligen Färbung leicht erkennbar. Häufiger konnten wir diese Art bei Archanae (Zentralkreta) und vor allem am Kourna-See (Westkreta) finden. An beiden Stellen haben wir zahlreiche Pseudokopulationen beobachtet und fotografiert (Abb. 16b), wodurch die Angabe KULLENBERGs bestätigt wird. Auch hier war die Attraktion so stark, daß bei der ersten Präsentation zahlreiche ♂♂ sich um die Blüten balgten. Auffällig war ein Verhalten, das wir so stark ausgeprägt bei keiner anderen Bienenart feststellen konnten. Die ♂♂ machen heftige Kopulationsbewegungen mit dem Rand der Lippen spitze, vor allem mit dem Anhängsel. Anschließend erfolgt häufig ein starkes Krümmen des Körpers, indem das ♂ mit der Hinterleibspitze die Lippe in Richtung Narbengrube entlang streicht. Dabei nimmt der Körper eine stark eingerollte Haltung ein. Andere Besucher der normalblütigen *O. holosericea* konnten wir nicht beobachten. Nur *Tetralonia berlandi* zeigte zunächst Interesse, doch sind die Blüten für diese große Biene zu klein. Offensichtlich fehlten auch adäquate taktile Reize, so daß das Interesse schnell erlahmte. Pollinien wurden niemals übernommen.

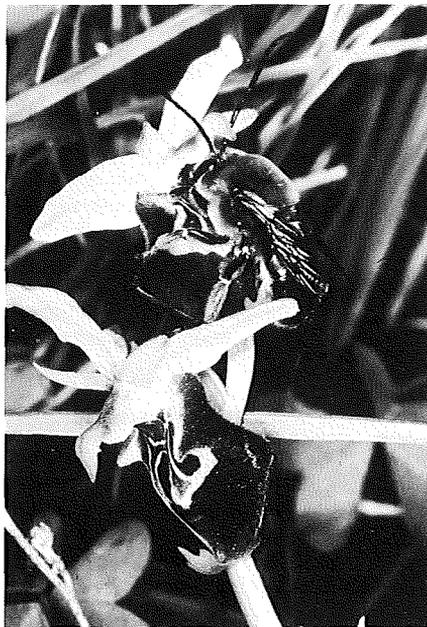
3. *Ophrys holosericea* var. *maxima*

Diese großblütige Variante der Hummelragwurz ist auf Kreta weit verbreitet und wächst häufig mit der kleinblütigen *O. holosericea* und *O. heldreichii* zusammen. Unser Eindruck ist, daß *O. holosericea* var. *maxima* etwas früher als die Normalform zu blühen beginnt. Alle 3 Formen haben auf jeden Fall eine breite Überlappung in ihrer Blühphänologie (über die Frage der Nomenklatur und ihres systematischen Status s. KÜNKELE 1979). Die Bestäubung war bislang nicht bekannt. Bei den Tests mit *Tetralonia berlandi* auf *O. heldreichii* war uns schon 1982 aufgefallen, daß die großblütige Hummelragwurz auch für diese große Langhornbiene eine erstaunliche Attraktivität besitzt. Darauf bezieht sich die Angabe in der Tabelle bei KULLENBERG et al. (1984). 1984 und 1985 konnten wir diese Beobachtung erneut machen. Nach zahlreichen Tests können wir sagen, daß *O. holosericea* var. *maxima* eine nur wenig geringere Anziehungskraft auf *Tetralonia berlandi* ♂♂ besitzt als *O. heldreichii*. Bei den Pseudokopulationen kam es stets zur Pollinien-Entnahme. Damit kann man davon ausgehen, daß *Tetralonia berlandi* ♂♂ auch ein Pollinienüberträger von *O. holosericea* var. *maxima* ist. In W-Kreta konnten wir als gelegentlichen Besucher auch *Tetralonia cressa*, den regulären Bestäuber der normalblütigen *O. holosericea* beobachten. Pollinienentnahme fand aber nicht statt. In Wahlversuchen wurde *O. holosericea* gegenüber *O. holosericea* var. *maxima* von *Tetralonia cressa* klar bevorzugt. Dies zeigt, daß beide Formen verschieden behandelt werden, was zweifellos an der verschiedenen Duftausstattung und nicht nur an der verschiedenen Labellumgröße liegt.



Abb. 17: Pseudokopulation von *Tetralonia berlandi* auf *Ophrys apulica*
a) S-Apulien

b) Kreta (Blüte vom Mt. Gargano transferiert) ▶



4. *Ophrys apulica*

O. apulica (O. & E. Danesch) O. & E. Danesch ist eine großblütige Sippe aus der *O. holosericea* aggr., die von NELSON (1962) zu *O. heldreichii* gestellt worden ist. Nach DANESCH & DANESCH (1970) ist sie jedoch eigenständig, was von GÖLZ & REINHARD (1982) nochmals ausdrücklich bestätigt wird. Die Ähnlichkeit zwischen *O. heldreichii* und *O. apulica* ist jedoch offensichtlich, und man findet in Apulien in der Tat nicht selten *O. apulica*-Individuen, die neben ihrer Blütengröße dadurch, daß die Labellumseitenränder umgeschlagen sind, überraschend stark an *O. heldreichii* erinnern. BUEL (zit. in KULLENBERG et al. 1984) weist als erster auf den Bestäuber hin. Es handelt sich um die uns schon bekannte große Langhornbiene *Tetralonia berlandi*. 1985 konnten wir an einigen Stellen Apuliens diese Biene bei der Pseudokopula auf *O. apulica* beobachten (Umgebung Lecce [Frigole], S. Cesarea Terme) (Abb. 17a, b). Auch wenn die Bienen zwischen *O. apulica*, *O. parvimaculata*, *O. oxyrrhynchos* und *O. celiensis* wählen konnten, wurde nur erstere beachtet.

Um die Attraktivität von *O. apulica* auf kretische sowie von *O. heldreichii* auf apulische *Tetralonia berlandi* zu testen, exponierten wir auf Kreta eine blühende *O. apulica*-Pflanze, die wir im Vorjahr mitgenommen hatten und transferierten *O. heldreichii* nach Apulien. Die kretischen und die apulischen Langhornbienen reagierten auf die ihnen jeweils „fremde“ *Ophrys* mit Pseudokopulationen. In Apulien attrahierte *Tetralonia berlandi* die *O. heldreichii* sogar stärker als *O. apulica*. Dies ist dadurch zu erklären, daß die dort fliegenden Bienen ♂ sicher Erfahrung mit *O. apulica* hatten, die überall im Gebiet vorkam. Die Duftstoffbouquets beider *Ophrys* müssen sich also zumindest in einigen wesentlichen die Pseudokopulation auslösenden Komponenten entsprechen. Sie sind wahrscheinlich nicht vollständig identisch, sonst hätten die bereits an den Duft

von *O. apulica* gewöhnten Bienen in Apulien auch nicht mehr so stark auf *O. heldreichii* aus Kreta reagieren dürfen.

Wie nicht anders zu erwarten, haben *O. heldreichii* und *O. holosericea* auf Kreta verschiedene Bestäuber. Interessanterweise handelt es sich um 2 Arten der Gattung *Tetralonia* (*berlandi* auf *heldreichii*, *cressa* auf *holosericea*), die sonst am Bestäubungsgeschehen der Gattung *Ophrys* bisher nicht beteiligt ist. Auch wenn gelegentlich andere Langhornbienenarten der Gattung *Eucera* angelockt werden, spielen sie bei der Bestäubung der beiden hier betrachteten *Ophrys*-Arten keine Rolle. Über diese beiden verschiedenen – größtmäßig deutlich unterschiedlichen – Bestäuber werden *O. heldreichii* und *O. holosericea* prägam isoliert. Mit *Tetralonia cressa* ist zudem der erste Fall bekannt, bei welchem am Bestäubungsgeschehen nicht eine weitverbreitete, sondern eine endemische Bienenart beteiligt ist. *Tetralonia cressa* kommt ausschließlich auf Kreta vor und wurde erst 1984 als eigene Art beschrieben (TKALKŮ 1984). Sie ist allerdings mit der weiter verbreiteten *Tetralonia tricineta* (ERICHSON 1835) nächst verwandt. TKALKŮ beschreibt in derselben Arbeit eine endemische wiederum nahverwandte Art von Zypern (*Tetralonia mavromoustakisi* Tkalků 1984), von der man vielleicht vermuten kann, daß sie der Bestäuber der zyprischen *O. holosericea* ist. Bleibt jedoch zu klären, zu welcher(n) Art(en) der(die) Bestäuber von *O. holosericea* im übrigen ägäischen Raum gehört(gehören). Wegen der nahen Verwandtschaft von *Tetralonia cressa* und *Tetralonia tricineta* könnte letztere Biene der Bestäuber sein. *Tetralonia berlandi*, der Bestäuber von *O. heldreichii*, ist weit verbreitet, Bestäubungsnachweise liegen jedoch bisher nur aus Kreta vor.

Überraschend war für uns die Feststellung, daß auf Kreta *Tetralonia berlandi* auch der Bestäuber von *O. holosericea* ssp. *maxima* ist. Dies schließt nicht aus, daß es vielleicht außerdem noch eine andere Biene als legitimen Bestäuber gibt. Es kommt jedoch auf Kreta kein weiterer Vertreter der *Eucerini* vor, welcher die einer *Tetralonia berlandi* entsprechende, für die regelmäßige Bestäubung von *O. holosericea* var. *maxima* erforderliche Körpergröße aufweist. Dies ist der erste Fall, bei dem ein und dieselbe Bienenart zwei offensichtlich verschiedene, aber syntop und synchron verbreitete *Ophrys*-Arten bestäubt und somit regelmäßig Bastardierung zu erwarten wäre. Wenn auch zwischen vielen *Ophrys*-Arten hin und wieder Bastarde gefunden werden, so scheinen gerade solche zwischen *O. heldreichii* und *O. holosericea* sehr selten zu sein. Dies kann theoretisch zwei Gründe haben: entweder sind – bedingt durch geringe Wechselbesuche der Bienen oder durch eine gut ausgeprägte postgame Isolation beider Arten – Bastarde wirklich selten, oder aber die Bastarde existieren und sind als solche nicht erkennbar, da sie als *O. heldreichii* oder als *O. holosericea* eingeordnet werden.

Man könnte sogar zu dem Schluß kommen, daß *O. holosericea* var. *maxima* den Bastard *O. heldreichii* × *O. holosericea* darstellt. Doch eine genauere Analyse von *O. holosericea* var. *maxima* erbringt keinerlei Hinweise auf diese Hypothese. Es gibt sogar einen weiteren gewichtigeren Grund dafür, daß diese Annahme falsch ist. In S-Italien stellt *O. apulica* eine überraschende Parallele zu *O. holosericea* var. *maxima* dar. Diese erinnert in vieler Hinsicht an die großblütige *O. holosericea* var. *maxima* von Kreta. *O. apulica* hat zudem als Bestäuber ebenfalls *Tetralonia berlandi*.

Wir haben also drei Sippen vor uns, die von derselben Bienenart bestäubt werden (Farbtafel 3/ Abb. 8).

Die Ähnlichkeit zwischen *O. apulica* und *O. heldreichii*, die bereits NELSON (1962) bewogen hatte, beide in eine nähere Beziehung zu bringen, ist demnach das Ergebnis einer konvergenten unabhängigen Selektion durch dieselbe Bestäuberart. Wir halten es für eine denkbare Hypothese, daß *O. holosericea* var. *maxima* auf Kreta und anderen Stellen ihrer Verbreitung das Produkt einer dritten parallelen Selektion durch den Bestäuber *Tetralonia berlandi* ist. Das bedeu-

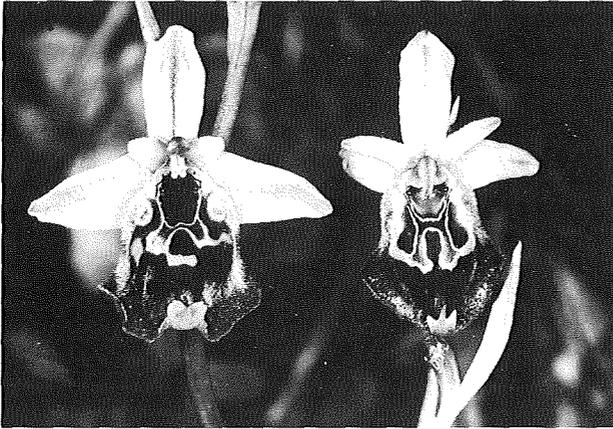


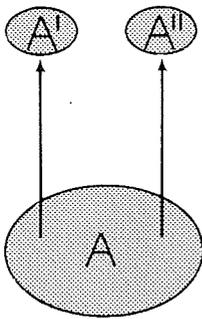
Abb. 18: *Ophrys holosericea maxima* links, Kreta 1985, *Ophrys apulica* rechts, Mt. Gargano 1985

tet, daß normalblütige *O. holosericea* und *O. holosericea* var. *maxima* wegen bestehender reproduktiver Isolation als verschiedene Arten betrachtet werden müssen. Als noch ungeklärtes und sehr wichtiges Problem bleibt allerdings die Frage, worin die sicherlich vorhandene, aber über den Bestäuber allein nicht nachweisbare reproduktive Isolation zwischen *O. heldreichii* und *O. holosericea* var. *maxima* besteht. Schwieriger zu erklären ist die Vermutung, daß *O. holosericea* var. *maxima* und *O. apulica* in dem Sinn artidentisch sind, daß beide auf nur einen, ihnen gemeinsamen Vorfahren zurückgeführt werden können. Ähnliches, wenn auch mehr von typologischer Seite, hatten GÖLZ & REINHARD (1978) bereits bei der Beurteilung der *O. holosericea* var. *maxima*-Funde auf Kos vermutet. Sie stellen diese Formen mit Vorbehalt zu *O. apulica*. Für eine Zusammenziehung könnte außer dem vorher mehr theoretischen Ansatz der Bestäuberidentität auch eine biogeographische Parallele sprechen. *O. candica* zeigt eine nahezu identische Verbreitung: Südapulien einerseits, Kreta und einige ägäische Inseln andererseits. Blütenmorphologisch läßt sich *O. apulica* von *O. holosericea* var. *maxima* in erster Linie durch die sehr viel längeren Petalen bei *O. apulica* leicht unterscheiden (Abb. 18). Angaben von *O. holosericea* var. *maxima*-Vorkommen in Italien beziehen sich unserer Meinung nach auf *O. apulica* mit etwas zu kurz geratenen Petalen. In den kurzen Petalen gleicht *O. holosericea* var. *maxima* der Nominatsippe. Auch ist bei ihr die Lippe, verglichen mit *O. apulica*, breiter und wuchtiger. Die Gesamtähnlichkeit (die quantitativ allerdings geprüft werden sollte) spricht eher für eine nähere Beziehung zur Nominatform.

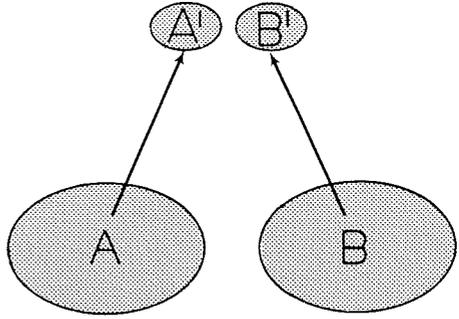
Wir meinen daher, daß *O. holosericea* var. *maxima* eine Parallelentwicklung zu *O. apulica* darstellt und daher nicht artidentisch mit dieser ist, auch wenn wir sagen können, daß beide keine reproduktive Isolation haben, außer ihrer allopatrischen Verbreitung.

Wir möchten, ähnlich wie im Fall von *O. minor*, die taxonomische Konsequenz ziehen und *O. holosericea* var. *maxima* als eigene Biospezies führen: *Ophrys maxima* (Fleischmann 1925) Paulus & Gack **stat. nov.**; Basionym: *O. fuciflora* var. *maxima* Fleischmann 1925 (Österr. Bot. Zeitschr. 74, 188) = *O. holosericea* ssp. *maxima* (Fleischmann) Greuter.

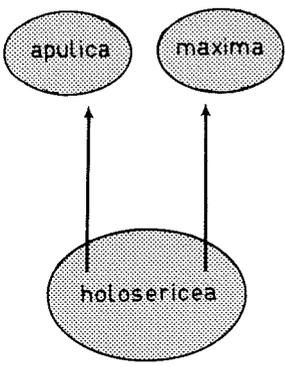
Das würde allerdings auch für *O. apulica* und *O. heldreichii* gelten. Die mutmaßliche phylogenetische Entstehungsgeschichte spricht für Artverschiedenheit. Wie bereits gesagt, halten wir *O. apulica*, *O. maxima* und *O. heldreichii* für das Ergebnis von parallelen und damit phylogenetisch unabhängigen Selektionen durch denselben Bestäuber. Allen diesen Blüten kann man zu-



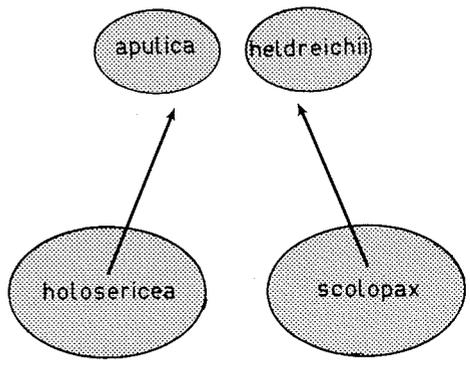
Parallelismus



Konvergenz



Parallelismus



Konvergenz

Abb. 19: Parallelismus: aus der Art A (*O. holosericea*) werden in verschiedenen Teilarealen die Arten A' (*O. apulica*) und A'' (*O. maxima*). Sie sind ähnlich aufgrund des Selektionsdrucks desselben Bestäubers und genetischer Verwandtschaft.

Konvergenz: aus der Art A (*O. holosericea*) und der Art B (*O. scolopax/oestrifera*) werden bei allopatrischer Verbreitung die Arten A' (*O. apulica*) und B' (*O. heldreichii*). Sie sind ähnlich aufgrund des Selektionsdrucks desselben Bestäubers.

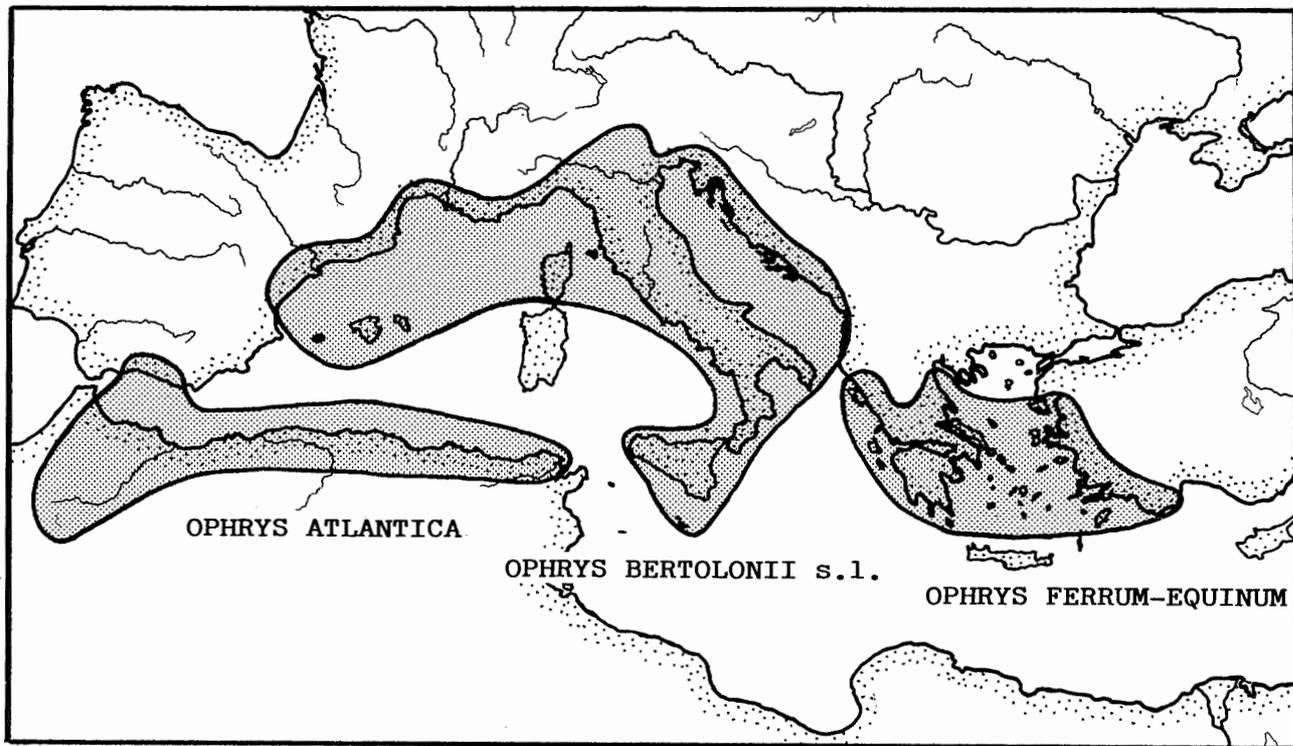


Abb. 20: Allopatrische Verbreitung von *Ophrys atlantica*, *Ophrys bertolonii* und *Ophrys ferrum-equinum*.
 Alle drei Arten haben denselben Bestäuber: *Chalicodoma parietina*.

dem ihre Herkunft deutlich ansehen. Die Blütenmorphologie von *O. apulica* und *O. maxima* zeigt klar die Herkunft von *O. holosericea*, diejenige von *O. heldreichii*, die Herkunft von *O. scolopax/oestrifera*. Wir können uns in diesem Zusammenhang nicht der Ansicht von SUNDERMANN (1975, 1980) anschließen, der alle diese Formen, d. h. den gesamten *holosericea/scolopax*-Komplex, als eine einzige „Super“-spezies betrachtet. Die Bestäuber sprechen eine deutliche Sprache gegen diese Auffassung.

VIII. Parallelismen und Konvergenzbildungen in der Gattung *Ophrys*

Unter Konvergenz versteht man das Ähnlichwerden von Merkmalen, die nicht homolog sind. Sie sind deshalb ähnlich geworden, weil sie ähnliche Funktionen zu erfüllen haben bzw. ähnlich funktionieren. In der Evolution haben die Merkmalsträger diese ähnlichen Eigenschaften unabhängig voneinander durch ähnliche oder identische Selektionsbedingungen erworben. Die Ausgangssituation beider Merkmalsträger war also, daß sie das betreffende Merkmal gar nicht oder nicht in dieser Ausprägung gehabt haben. Parallelismus ist ein Sonderfall der Konvergenz. Auch hier sind die betrachteten Merkmale, die zur Ähnlichkeit zweier Arten geführt haben, unabhängig in deren Phylogenese entstanden. Die Ausgangssituation war aber bereits so, daß die weitere Entwicklung unter gleichen Selektionsbedingungen schon soweit kanalisiert war, daß die Endprodukte parallel unabhängig zur sekundären Ähnlichkeit kommen mußten (MAYR 1967, S. 476). Am deutlichsten findet man Parallelismen in solchen Fällen, in welchen bei einer weitverbreiteten Art an verschiedenen Stellen des Areals durch identische Selektionsbedingungen Veränderungen dieser Art stattfinden, im Extremfall durch genetische Isolation neue Arten entstehen, die sich dann sehr ähnlich sehen. In diesem Sinn entsteht Ähnlichkeit durch Konvergenz bei identischem Selektionsdruck auf **zwei** verschiedene Arten (wohl stets in Allopatrie), aus denen zwei neue Arten entstehen oder sich abspalten. Bei Parallelismus läuft derselbe Prozeß innerhalb **einer** Art ab, aber in verschiedenen Teilarealen dieser Art (Abb. 19).

Wenn zwei nicht näher verwandte *Ophrys*-Arten dieselbe Bestäuberart haben, so müßten – wegen der identischen ♀-Erwartung durch diesen Bestäuber – die Blüten gewisse Ähnlichkeiten aufweisen. Die Duftbouquets sollten ein hohes Maß an chemischer Übereinstimmung in den Duftkomponenten und deren Mischung haben. Wenn als auslösende Merkmale auch optische Signale auftreten, sollten diese auch für unser Auge nachvollziehbar sein. Wir haben in den vergangenen Jahren solche Beispiele zusammengetragen und versucht, sie zu analysieren. Nach unserer Meinung ist die Ähnlichkeit von *Ophrys*-Blüten, die von derselben Bienenart bestäubt werden, durch Konvergenz oder Parallelismus zu erklären.

Beispiele für Konvergenz:

O. atlantica (N-Afrika, S-Spanien), *O. bertolonii* (Italien) und *O. ferrum-equinum* (Griechenland) (Abb. 20) werden alle drei von *Chalicodoma parietina* bestäubt. Die übereinstimmenden optischen Signale sind hier das leuchtend blau glänzende Mal und die schwarzbraune Lippe mit purpurrötlicher Behaarung. Zumindest *O. atlantica* und *O. bertolonii* weisen zudem eine charakteristische Krümmung der Lippe auf. *O. atlantica* gehört zur *O. fusca* aggr. mit abdominaler Pollination, während *O. bertolonii* und *O. ferrum-equinum* die Pollinien am Kopf festkleben. Interessanterweise ist dem die Position des blauen Males angepaßt. Bei *O. atlantica* liegt es an der Basis, bei *O. bertolonii* und *O. ferrum-equinum* an der Spitze der Lippe. Vermutlich hat dies mit der taktilen Stimulation nach der Landung des Bestäubers zu tun, die ihn in die entsprechende Sitz- und Pseudokopulationsstellung bringt. Ob dies auch ein richtendes optisches Signal darstellt, muß untersucht werden.

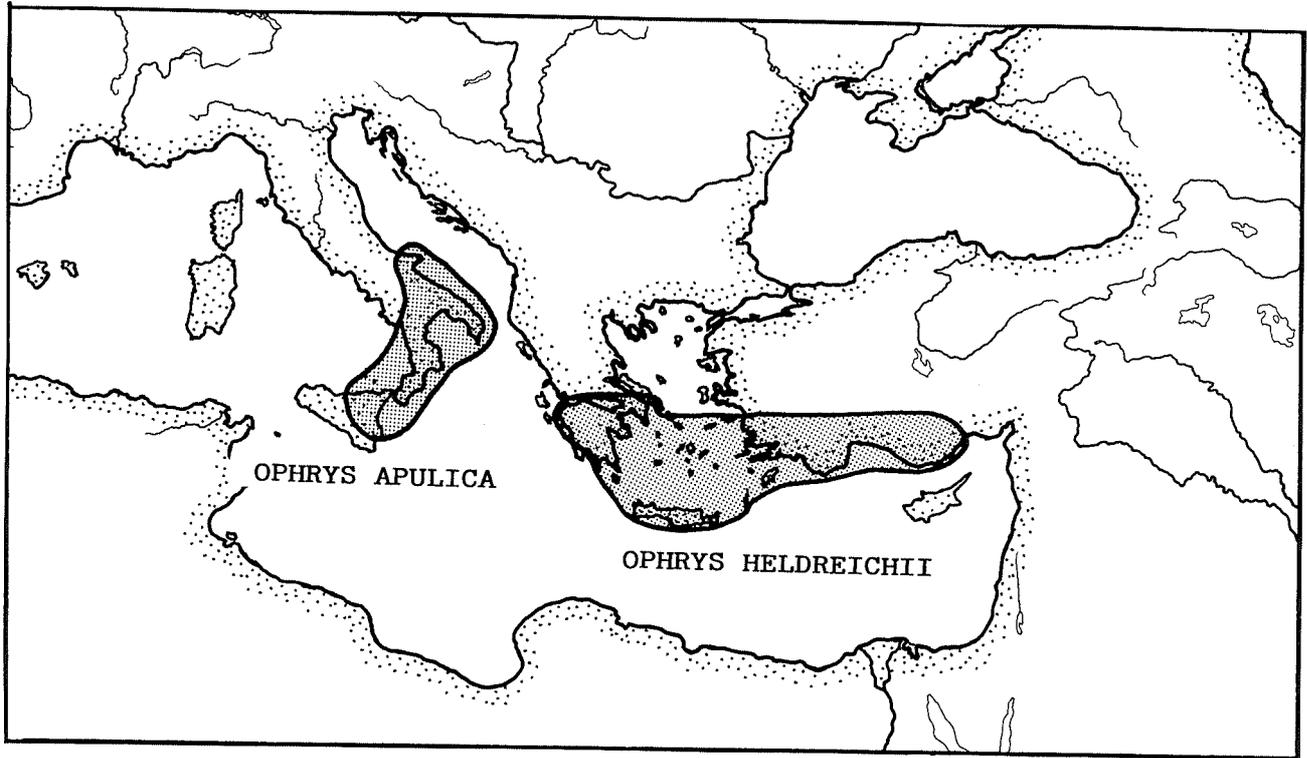


Abb. 21: Allopatrische Verbreitung von *Ophrys heldreichii* und *Ophrys apulica*. Beide Arten haben denselben Bestäuber: *Tetralonia berlandi*.

Sollte sich die Annahme von RENZ (1929) bestätigen, daß *O. kotschyi* mit *O. attica* und *O. cretica* mit *O. spruneri* näher verwandt sind*) – erstere also zum *O. scolopax/oestrifera*, letztere zum *O. sphegodes*-Verwandtschaftskreis gehört –, wäre das verblüffend ähnliche Aussehen von *O. kotschyi* und *O. cretica* konvergent entstanden. Derselbe Bestäuber (*Melecta tuberculata*) hätte dann auf Zypern bzw. auf Kreta und im restlichen Verbreitungsgebiet von *O. cretica* dieselben optischen (und sicher auch olfaktorischen) Signale selektiert.

Auch *O. heldreichii* und *O. apulica* stammen aus verschiedenen Verwandtschaftsgruppen (*O. scolopax/oestrifera* bzw. *O. holosericea*-Verwandtschaftskreis), und trotzdem weisen sie große Ähnlichkeit auf. Ihre Areale überschneiden sich nicht (Abb. 21). Dieselbe Biene, die im Mittelmeergebiet weitverbreitete *Tetralonia berlandi*, muß in diesem Fall durch identische ♀-Erwartung auf verschiedene Stammarten einen entsprechenden Selektionsdruck ausgeübt und konvergent dieselben optischen und olfaktorischen Merkmale selektiert haben.

Die drei aufgeführten Beispiele sind deshalb so einsichtig, weil die optische Ähnlichkeit auch unseren Gesichtssinn anspricht. Daß dies nicht immer so sein muß, zeigen die folgenden Fälle, bei welchen die Blüten konvergent ein zumindest in den wesentlichen Komponenten übereinstimmendes Duftbouquet entwickelt haben müssen, die optischen Signale für die Biene (wenn solche hier überhaupt relevant sind) von unserem Auge kaum erfaßt werden.

O. atrata und *O. iricolor*, deren Verbreitungsgebiete sich nicht überlappen, haben denselben Bestäuber: *Andrena morio*. Beide gehören völlig verschiedenen Verwandtschaftskreisen an (*O. sphegodes* bzw. *O. fusca* aggr.). Der legale Bestäuber der südspanischen großblütigen *O. fusca* und von *O. sphegodes* in S-Frankreich ist *Colletes cunicularius*. Selbst wenn hier zeitliche und/oder geographische Überlappungen vorliegen würden, wäre wegen der verschiedenen Pollen-transportareale an der Biene eine Bastardierung in der Regel ausgeschlossen.

Beispiel für Parallelismus:

In Kap. VII haben wir ausgeführt, daß wir *O. apulica* und *O. maxima* für einen Spezialfall von Konvergenz, für einen Parallelismus, halten. Hier sind nach unserer Meinung durch identische Bestäuberselektion in verschiedenen Teilarealen aus derselben Stammart zwei neue *Ophrys*-Arten entstanden.

*) Entsprechende morphometrische Untersuchungen wurden inzwischen von GÖLZ & REINHARD (1985) vorgenommen, wodurch die Annahme von RENZ bestätigt wird.

Literaturverzeichnis

- ARNOLD, J. E.: Notas para una revision del genero *Ophrys* L. (Orchidaceae) en Cataluna. – Collectanea Botanica XII, 1: 5–61, 1981.
- BAUMANN, H.: Die *Ophrys*-Arten der Sektion *Fusci-luteae* Nelson in Nordafrika. – Die Orchidee 26 (3): 132–140, 1975.
- BAUMANN, H. & DAFNI, A.: *Orchis israelitica* nov. spec. – eine neue endemische Art aus Israel – AHO Mitt. Arb. Heim. Orch. Baden-Württ. 11: 249–282, 1979.
- BAUMANN, H. & DAFNI, A.: Differenzierung und Arealform des *Ophrys omegaifera*-Komplexes im Mittelmeergebiet. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 19: 129–153, 1981.
- BAUMANN, H. & HALX, G.: *Ophrys* – die Pflanze mit „Sex“. Kosmos 68: 78–80, 1972.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S.: Die wildwachsenden Orchideen Europas. Kosmos Stuttgart; 1982.
- BUEL, H.: Beobachtungen über die Bestäubung von *Ophrys bertolonii* Mor. – Die Orchidee 29: 106–109, 1978.
- CAMPBELL, N. R.: *Ophrys cretica* and its possible identity with *O. doerfleri* (Orchidaceae). – Willdenowia 12: 231–234, 1982.

- DANESCH, E. & O. DANESCH: Orchideen Europas, Hallwag Bern/Stuttgart; 1969.
- DANESCH, E. & O. DANESCH: Drei neue *Ophrys luciflora*-Sippen aus Italien. – Die Orchidee **21** (1): 17–22, 1970.
- DANESCH, E. & O. DANESCH: *Ophrys bertolonii* O. et E. Danesch spec. nov., eine Sippe hybridogenen Ursprungs. – Die Orchidee **22**: 115–117, 1971.
- DANESCH, E. & O. DANESCH: Orchideen Europas: *Ophrys*-Hybriden. – Hallwag, Bern/Stuttgart; 1972.
- DANESCH, E. & O. DANESCH: Die Hochzeitswochen der Langhornbienen. – Kosmos **71**: 232–237, 1975.
- DANESCH, E.; DANESCH, O.; EHRENDORFER, F. & EHRENDORFER, F.: Hybriden und hybridogene Sippen aus *Ophrys bertolonii* und *O. atrata* (Orchidaceae). – Plant Syst. Evol. **124**: 79–123, 1975.
- GODFERY, M. J.: Notes on the fertilisation of orchids. – J. Bot. (London) **60**: 359–361, 1922.
- GODFERY, M. J.: The fertilisation of *Ophrys speculum*, *O. lutea* and *O. fusca*. – J. Bot. (London) **63**: 33–40, 1925.
- GODFERY, M. J.: Further notes on the fertilisation of *Ophrys fusca* and *O. lutea*. – J. Bot. London, 237–238, 1930.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertolonii* I. – Ber. Schweiz. Bot. Ges. **85**: 31–36, 1975.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Orchideen auf Kos, Samos und Chios. – Ein Beitrag zur Kenntnis der Orchideenflora der Ägäis. – Die Orchidee **29**: 103–106, 1978.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertolonii* II. – Ber. Schweiz. Bot. Ges. **89**: 63–79, 1979.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Populationsstatistische Analysen bestätigen die Heterogenität von *Ophrys „arachnitiiformis“* (Orchidaceae). – Pl. Syst. Evol. **136**: 7–39, 1980.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Orchideen in Süditalien. – AHO Mitt. Arb. Heim. Orch. Baden-Württ. **14**: 1–124, 1982.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Statistische Untersuchungen an *Ophrys bormuelleri* M. Schulze und *Ophrys kotschyi* A. Fleischm. & Soó – AHO Mitt. Arb. Heim. Orch. Baden-Württ. **17** (3): 446–491, 1985.
- HAYEK, A.: Über einige Orchideen, besonders aus der Mediterranflora. – Fedde Repert. **22**: 387–390, 1926.
- KÜNKELE, S.: Historischer Überblick zur Erforschung der Orchideen Kretas. – AHO Mitt. Arb. Heim. Orch. Baden-Württ. **11**: 283–309, 1979.
- KULLENBERG, B.: Studies in *Ophrys* pollination. – Zool. Bidr. Uppsala **34**: 1–340, 51 pl., 1961.
- KULLENBERG, B.: New observations on the Pollination of *Ophrys* L. (Orchidaceae). – Zoon Suppl. **1**: 9–14, 1973 (a).
- KULLENBERG, B.: Field experiments with chemical sexual attractants on aculeate hymenoptera males. – Zoon Suppl. **1**: 31–42, 1973 (b).
- KULLENBERG, B.: Bestörning og artsdannelse hos Flueblomstslægten (*Ophrys*). – Kasketol (Hvalsö) **11**: 6–9, 1979.
- KULLENBERG, B.; BUEL, H. & TKALKŮ, B.: Übersicht von Beobachtungen über Besuche von *Eucera*- und *Tetralonia*-Männchen auf *Ophrys*-Blüten (Orchidaceae). – Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsaliensis, Ser. V: C **3**: 27–40, 1984.
- LANDWEHR, J.: Wilde Orchideen van Europa I, II. – s'Graveland; 575 S.; 1977.
- LIEFTINCK, M. A.: The Melectine Genus *Eupavlovskia* Popov, 1955, with notes on its distribution and host relations (*Hym., Apoidea, Anthophoridae*). – Tijdschr. v. Entomol. **112**: 101–122, 1969.
- LIEFTINCK, M. A.: Further studies on Old World melectine bees, with stray notes on their distribution and host relationships (*Hym., Anthophoridae*). – Tijdschr. v. Entomol. **115**: 253–322, 1972.
- LIEFTINCK, M. A.: Prodrôme to a monograph of the Palaearctic species of the genus *Melecta* Latreille 1802 (*Hymenoptera, Anthophoridae*). – Tijdskr. Entomol. **123** (6): 129–349, 1980.
- MAYR, E.: Artbegriff und Evolution. – Parey Hamburg, 617 S.; 1967.
- NELSON, E.: Gestaltwandel und Artbildung erörtert am Beispiel der Orchidaceen Europas und der Mittelmeerlande, insbesondere der Gattung *Ophrys*. – Selbstverlag Chernex-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.: Beobachtungen und Untersuchungen zur Bestäubungsbiologie spanischer *Ophrys*-Arten. – Die Orchidee (Sonderheft), 55–68, 1980.
- PAULUS, H. F. & GACK, C.: Neue Beobachtungen zur Bestäubung von *Ophrys* (Orchidaceae) in Südspanien, mit besonderer Berücksichtigung des Formenkreises *Ophrys fusca* agg. – Plant Syst. Evol. **137**: 241–258, 1981.

- PAULUS, H. F., GACK, C. & MADDOCKS, R.: Beobachtungen und Experimente zum Pseudokopulationsverhalten an *Ophrys*. Das Lernverhalten von *Eucera barbiventris* ♂♂ an *Ophrys scolopax* in Südspanien. – Die Orchidee (Sonderheft), 73–79, 1983 (a).
- PAULUS, H. F. & GACK, C.: Untersuchungen zur Bestäubung des *Ophrys fusca*-Formenkreises: Ein Beitrag zum Biospecies-Konzept der Gattung *Ophrys*. – Die Orchidee (Sonderheft), 65–72, 1983 (b).
- PAULUS, H. F. & GACK, C.: Signalimitation als Bestäubungsstrategie der Gattung *Ophrys* (Orchidaceae) – Beobachtungen im Mittelmeergebiet. – Verh. SIEEC X. Budapest, 18–21, 1983 (c).
- POULTON, E. B.: Bees and an empid fly taken visiting orchids in France. – Rep. of G. H. Evans, Proc. Entom. Soc. London V, III, 101–103, 1931.
- PRETE, C., TICHY, H. & TOSI, G.: Le Orchidee spontane della provincia di Grosseto. – A.T.L.A. Pitigliano; 1982.
- RENZ, J.: Über neue Orchideen von Rhodos, Zypern und Syrien. – Fedde Repert. 28: 193–262, 1929.
- SUNDERMANN, H.: Zum Problem der Definition taxonomischer Kategorien (Species, Subspecies, Paespecies, Varietät) – Dargestellt am Beispiel des Sippenkomplexes *Ophrys fuciflora* (Crantz) Moench – *Ophrys scolopax* Cav. – Taxon 24 (5/6): 615–627, 1975.
- SUNDERMANN, H.: Europäische und mediterrane Orchideen. – 3. Aufl.; Schmiersow Hildesheim; 1980.
- TKALCŮ, B.: Systematisches Verzeichnis der westpalaearktischen *Tetralonia*- und *Eucera*-Arten, deren Männchen als Blütenbesucher verschiedener *Ophrys*-Arten festgestellt wurden. Mit Beschreibung neuer Taxa (Hymenoptera: Apoidea). – Nova Acta Reg. Soc. Sci. Uppsaliensis, Ser. V: C 3: 57–77, 1984.
- VOGEL, S.: Zur *Ophrys*-Bestäubung auf Kreta. – Die Orchidee (Sonderheft), 131–139, 1977.
- VÖTH, W.: Bestäubungsbiologische Beobachtungen an griechischen *Ophrys*-Arten. – Mitt. Arb. Heim. Orch. Baden-Württ. 16: 1–20, 1984.
- WARNCKE, K. & KULLENBERG, B.: Übersicht über Besuche von *Andrena*- und *Colletes cunicularius*-Männchen auf *Ophrys*-Blüten (Orchidaceae). – Nova Acta Reg. Soc. Sci. Uppsaliensis, Ser. V: C 3: 41–55, 1984.
- WITTE, C. R.: Ergebnisse neuer biogeographischer Untersuchungen zur Verbreitung transadriatischer Faunen- und Florenelemente. – Bonner Zool. Beitr. 16 (3/4): 165–248, 1965.

*Prof. Dr. H. F. Paulus, Dr. C. Gack, Biologisches Institut I (Zoologie)
der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg im Breisgau, Alberstraße 21a, D-7800 Freiburg*

Zur Polymorphie von *Orchis papilionacea* L.

Zusammenfassung: *Orchis papilionacea* L. stellt eine polymorphe Orchideen-Art dar, die ein circummediterranes Verbreitungsgebiet besitzt. Nach den Untersuchungen des Autors läßt sich das Gesamtareal in vier räumlich weitgehend getrennte Teilareale aufspalten. Diese werden von verschiedenen Unterarten, die durch unterschiedliche Blütengrößen charakterisiert sind, besiedelt. Im Westen (Nordwestafrika, Iberische Halbinsel, Südfrankreich, Korsika, Sardinien und Sizilien) wächst *O. papilionacea* ssp. *grandiflora*, die durch besonders große und herrlich gezeichnete Blüten ausgezeichnet ist. Im mittleren Mittelerranengebiet (Italien, Korsika, Sardinien, Elba, Jugoslawien mit Inseln, Albanien, Korfu, Rumänien, Bulgarien und Nordwesttürkei) kommt die typische Unterart mit kleineren und einheitlichen rot gefärbten Blüten vor. Im östmediterranen Teilareal (Griechenland mit Inseln, Westtürkei mit Inseln) findet sich *O. papilionacea* ssp. *heroica*, die eine mittelgroße und gezeichnete Lippe besitzt. Im äußersten Osten (Israel, Libanon, Südosttürkei und Transkaukasien) findet sich die kleinblütigste Sippe, die nach dem hier vorgelegten Konzept als *O. papilionacea* ssp. *schirwanica* zu bezeichnen ist.

Summary: *Orchis papilionacea* L. represents a polymorphic species of orchids, which has a circummediterranean distribution. According to the investigations of the author the area can be divided into four mostly exclusive parts. Those areas are colonized by different subspecies, which are characterized by varying sizes of the flowers. In the West (Northwest Africa, Iberic Peninsula, Southern France, Corse, Sardinia and Sicilia) *O. papilionacea* ssp. *grandiflora* grows. It is characterized by large and beautifully marked lips. The typical subspecies with its smaller and uniformly red coloured flowers is found in the central Mediterranean area (Italy, Corse, Sardinia, Elba, Jugoslavia and Isles, Albany, Corfu, Rumania, Bulgaria and Northwest-Turkey). *O. papilionacea* ssp. *heroica*, which is rather large and possesses a marked lip, grows in the Eastmediterranean part of the area (Greece and Isles, Western Turkey and Isles). In the Far East (Israel, Libanon, Southeast Turkey and Transcaucasia) the subspecies with the smallest flowers is found. According to the present study it is named *O. papilionacea* ssp. *schirwanica*.

Einleitung

Innerhalb der Gattung *Orchis* L. ist *Orchis papilionacea* L. eine gut abgegrenzte Sippe, die vor allem durch die großen, gefärbten Brakteen, die runde und ungeteilte Lippe, einen \pm geschlossenen und lange zugespitzten Helm und einen horizontal bis abwärts verlaufenden, sich nach außen verjüngenden Sporn, gut charakterisiert ist. Von REICHENBACH f. (1851: 15) und PARLATORE (1858: 458) wurde eigens dafür die Subsektion *papilionaceae* geschaffen, später hat dann NEVSKI (1935: 688) die Series *papilionaceae* festgeschrieben. In jüngerer Zeit hat VERMEULEN (1949: 236) die Sektion *Labellointegrae* aufgestellt, in der die Subsektion *Papilionaceae* Rchb. f. zusammen mit der Subsektion *Saccatae* Rchb. f. enthalten ist. In jüngster Zeit wurde von A. & D. LÖVE (1972: 554) sogar eine neue Gattung *Vermeulenia* vorgeschlagen, die neben *Orchis papilionacea* L. noch weitere Sippen aus dem *Orchis collina*-Aggregat enthält. Für die Ausweisung dieser neuen Gattung sprechen nach Ansicht von A. & D. LÖVE, neben den oben bereits erwähnten morphologischen Unterschieden, die kleineren Chromosomen mit einer abweichenden Zahl von $2n = 32$ gegenüber den sonstigen *Orchis*-Arten von $2n = 40-42$.

Insgesamt sprechen diese Fakten für eine isolierte Stellung von *Orchis papilionacea* L. innerhalb der Gattung *Orchis*. *Orchis papilionacea* s. l. besitzt ein großes Areal, das von Marokko und Portugal im Westen bis nach Transkaukasien im Osten reicht, die Nordgrenze wird im Bereich der oberitalienischen Seen, die Südgrenze im libysch-tunesischen Grenzgebiet erreicht. Dabei ist eine besondere Bindung an die mediterrane Zone festzustellen (Verbreitungskarte nach BAUMANN & KÜNKELE 1982: 328). Wenn man sich innerhalb des riesigen Verbreitungsgebietes etwas näher mit dieser Sippe beschäftigt, so stellt man fest, daß die Größe der Pflanzen und besonders die Abmessungen der Blüten ziemlich variabel sind. Eine Zusammenstellung der

Synonymie (vgl. Tabelle 1) zeigt, daß allein in der Rangstufe der Art acht verschiedene Namen aus räumlich getrennten Gebieten vorliegen. Es war daher das Ziel dieser Arbeit, einen Beitrag zur Klärung der Polymorphie dieser Sippe zu leisten.

Tabelle 1: Mittelwerte aus Stichproben (n = 16) verschiedener *Orchis papilionacea*-Sippen

	a	b	c	d	e	f	g
Spornlänge	9,5	12,3	10,1	9,8	10,6	11,8	11,0
Brakteum L	24,0	22,9	21,2	17,5	19,6	23,4	20,5
Brakteum Br	7,0	7,8	7,5	6,9	7,7	8,1	8,0
s. Sepal L	18,2	15,5	15,2	11,7	15,3	16,0	15,4
s. Sepal Br	6,5	5,7	5,6	5,1	6,3	6,2	6,0
Fruchtknoten L	16,2	18,6	16,9	16,3	16,8	19,0	16,7
Lippen Br	19,5	11,9	15,9	10,1	14,5	14,0	16,6
Lippen L	15,8	11,7	14,0	10,7	13,1	12,7	13,9

Angaben in mm. L = Länge, Br = Breite.

a: *Orchis papilionacea* ssp. *grandiflora*: Marokko (Meknes, 12.04.74); Tunesien (Korbous, 10.04.72); Algerien (Tizi, Ozou, 12.04.76); Sizilien (Gela, 16.04.80); Portugal (Setubal, 15.04.79).

b: *Orchis papilionacea* ssp. *papilionacea*: Jugoslawien (Pula, 20.04.81); Italien (Mte. Argentario, 15.04.80); Südtalien (Vesuv, 13.04.80); Südtalien (Martina Franca, 21.04.84); Norditalien (Comer See, 19.05.83).

c: *Orchis papilionacea* ssp. *heroica*: Rhodos (Prof. Elias, 30.03.70); Kreta (Melambes, 14.04.71); Südgriechenland (Kalamata, 05.04.83); Kefallinia (Sami, 29.03.83); Südwesttürkei (Milas, 09.04.82); Südwesttürkei (Esen, 12.04.82).

d: *Orchis papilionacea* ssp. *schirwanica*: Israel (Zefat, 18.02.79).

e: Sippe Sardinien, leg. H. & O. KURZE (Böblingen).

f: Sippe Korsika, leg. H. BLATT (Friedberg).

g: Sippe Sardinien, leg. H. & O. KURZE (Böblingen).

Untersuchung von räumlich getrennten *Orchis papilionacea*-Sippen

Im westlichen Teilareal (Nordwestafrika, Iberische Halbinsel, Südwestfrankreich, Korsika, Sardinien und Sizilien) findet sich eine extrem großblütige Sippe, die herrlich gezeichnete Blüten besitzt. Im weitaus größten Teil dieses Areals wächst diese Sippe allein, nur auf Korsika und Sardinien gibt es zusätzlich noch eine deutlich kleinblütigere Sippe mit einheitlich rot gefärbten Blüten. Eine Untersuchung von 4 räumlich getrennten Stichproben (Portugal, Sizilien, Tunesien und Marokko) gibt für die Abmessungen im Bereich der Blüte ziemlich einheitliche Werte. Nur die korsischen und sardischen Pflanzen machen hier eine Ausnahme. Eine Zusammenstellung der Meßwerte findet sich in Tabelle 1.

Betrachten wir unsere Pflanzen im mittelmittelmediterranean Gebiet (Ligurien, Italien, Dalmatinische Küste, Banat, Bulgarien, Albanien und der Nordwesttürkei), so erkennen wir eine deutliche kleinblütigere Sippe mit einheitlich rot gefärbten Blüten. Die Lippe ist nicht kreisförmig rund, sondern mehr keilförmig, der Sporn aber vergleichsweise wesentlich länger (Tabelle 1).

Befassen wir uns mit Pflanzen aus dem ostmediterranean Raum (Griechenland mit den Ionischen und Ägäischen Inseln, Südwesttürkei mit Inseln), so erkennen wir eine Sippe, die in den Blütendimensionen zwischen den beiden, zuvor besprochenen liegt. Die Blütenlippe ist annähernd kreisrund und schön gezeichnet (Tabelle 1).

Im äußersten Osten (Israel, Libanon, Cilicien, Transkaukasien) kommen die kleinblütigsten Vertreter aus dem *Orchis papilionacea*-Komplex vor. Die Blütenlippe dieser Sippe ist sogar kleiner als die Sepalen, auch die Tragblätter sind relativ kurz (Tabelle 1). Diese Polymorphie ist natürlich den früheren Botanikern nicht verborgen geblieben.

Die folgende Übersicht zeigt eine Zusammenstellung der bislang beschriebenen Sippen:

Orchis papilionacea L., Syst. nat. ed. 10, 2: 1242. **1759** (s. str.).

Terra typica: non indicata.

Orchis rubra Jacq. in Murray, Syst. Veg. ed. 14: 809. **1784**.

Terra typica: In agro Romano sponte crescentem invenit referendus Norbertus Boccius (cit.: Jacq., Collectanea 1: 60. **1786**).

Icon.: Jacq., Icones plantarum rariorum 1: tab. 183. 1787.

Orchis heroica E. D. Clarke, Trav. Eur. Asia & Afr. 2, 1: 117. **1812**.

Terra typica: District of Troas, tumulus of loose stones.

Orchis expansa Ten., Ind. sem. plant. viv. Neap.: 17. **1829**.

Terra typica: Habitat in Monte della Stella (Giordano); Faito ?; Stabiarum?

Icon.: Ten., Flora Napolitana 2: tab. 197. 1830.

Orchis decipiens Tod., Orchid. Sic.: 16. **1842**.

Terra typica: Habui ex collibus die Avola al vallone di Santa Marta ab amicissimo Jos. Bianca.

Orchis caspia Trautv., Acta Horti Petrop. 2: 484. **1873**.

Terra typica: Prope Astrabad (Karel.) et Baku (Eichler).

Orchis schirwanica Woronow, Izv. Kavkas. Mus. 4: 263. **1909**.

Terra typica: In collibus et declivibus dumosis Caucasi orientalis in distr. Kuba, et praecique in territorio chanatus antiqui Sirvan, i. e. in distr. Semacha et Geok-cai, nec non Ares.

Orchis candida Terrac., Bull. Soc. Bot. Ital. 1910: 24. **1910**.

Terra typica: Legi prope Sassari ad Cudinei (10. 04. 1907 et 12. 04. 1909).

Orchis bruhsiana (Gruner) Majorov in Grossheim, Fl. Kavk. 1: 263. **1928** = *Orchis papilionacea* var. *bruhsiana* Gruner, Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. 40: 453. **1867**.

Terra typica: Umgebung von Baku.

Orchis papilionacea ssp. ***grandiflora*** (Boiss.) Nelson, Gestaltw. Artbild. Orch. Eur.: 122. **1962** (comb. inval.) = *Orchis papilionacea* var. *grandiflora* Boiss., Voy. bot. Espagne 2 (19): 593. **1842**.

Terra typica: In regione montana, in montosis prope Estepa legit amic. Haenseler.

Am häufigsten vertreten ist dabei die Rangstufe der Art, so daß wir uns zunächst mit der Typisierung von *Orchis papilionacea* L. beschäftigen müssen.

Taxonomische Grundlagen

Die Erstbeschreibung von *Orchis papilionacea* geht auf LINNAEUS, Systema naturae ed. 10 aus dem Jahr 1759 zurück. Der Protolog besteht lediglich aus einer Artdiagnose, wobei man annehmen kann, daß beim Druck jede Art zusätzlicher Informationen absichtlich oder unabsichtlich weggelassen wurde. In Fällen dieser Art empfiehlt es sich, für die Typisierung die später erschienene, aber mit Zitaten versehene Species plantarum ed. 2 aus dem Jahr 1763 heranzuziehen. In diesem Werk besteht die Textstelle aus der Artdiagnose, dem Zitat „Orchis papilionem expansum referens“ (BAUHIN Pinax ed. 1. 1623) und einer ergänzenden Beschreibung. Zur Verbreitung gibt LINNAEUS ausschließlich „Hispania“ Alströmer an. Das Epitheton hat er dem erwähnten Polynom von C. BAUHIN entnommen, obgleich er es 1763 als zweifelhaft zitiert. Das Polynom selbst und die bei C. BAUHIN (l. c.: 83) zitierten Quellen erlauben keine sichere Identifizierung dieser Pflanze. Die in der Artdiagnose von 1759 verwerteten Merkmale können nicht diesem Polynom entnommen sein. Die ergänzende Beschreibung von 1763 bezieht sich auf die großblütige westmediterrane Sippe („Lippe sehr groß, von der Größe eines Daumennagels, breiter als lang“) und ist auf den in Spanien von Baron Clas ALSTRÖMER (1736–1794) gesammelten Beleg (LINN 1054. 29, Abb. 1) gegründet. Die Reise von ALSTRÖMER nach Spanien und Südeu-

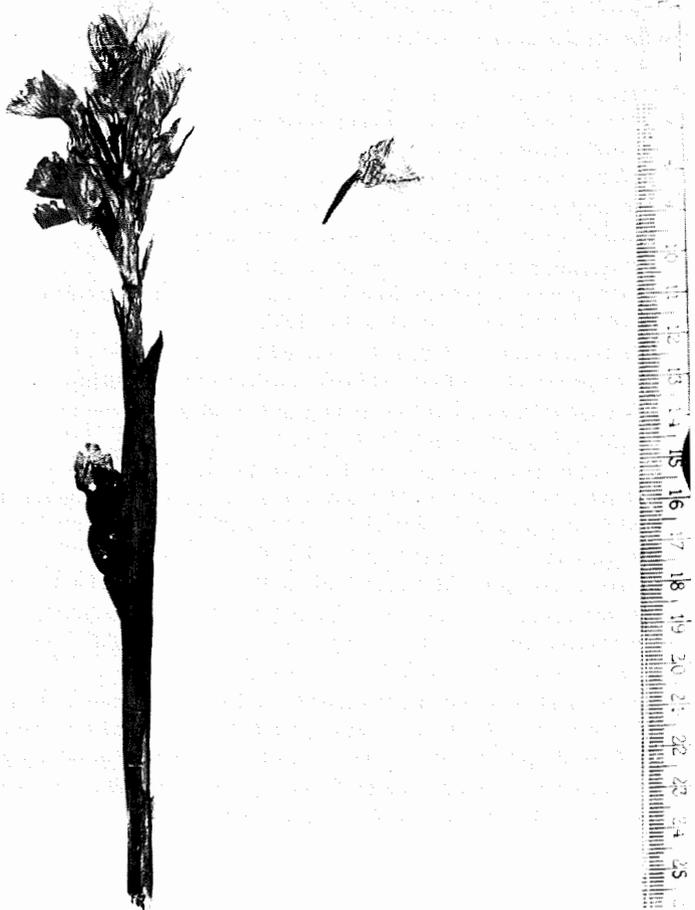


Abb. 1: Herbarbeleg von *Orchis papilionacea* s. l. aus dem LINNAEAN Herbarium (IDC microfiche). Der Beleg wurde von C. ALSTRÖMER in Spanien (1760–1764) gesammelt.

ropa war aber erst von **1760–1764**. LINN 1054. 29 scheidet damit als Grundlage der Artdiagnose von **1759** aus und besitzt keine Typuseigenschaft, wie dies etwa LINDLEY (1835: 266), REICHENBACH (1850: 16) und SUNDERMANN (1980: 153) annehmen.

Im Jahr 1763 hat LINNAEUS offenbar unter dem Einfluß der ALSTRÖMER-Pflanze die Artdiagnose von 1759 neu gefaßt und dabei die Anordnung der Lippenmerkmale abgewandelt. Die Analyse der beiden Artdiagnosen verbleibt als einzige Möglichkeit, den Inhalt der Diagnose von 1759 aufzuklären.

– 1759: „labio indiviso crenato emarginato ampliato“
 (Lippe ungeteilt, gekerbt, ausgerandet, verbreitert)



Abb. 2: Herbarbeleg von *Orchis papilionacea* s. str. aus dem LINNAEAN Herbarium (IDC microfiche). Herkunft unbekannt, vermutlich Italien.

– 1763: „labio indiviso ampliato emarginato crenato“
(Lippe ungeteilt, verbreitert, ausgerandet, gekerbt).

Dabei fällt vor allem auf, daß LINNAEUS 1763 das Merkmal „Lippe verbreitert“ in den Vordergrund gerückt hat. Dies erlaubt den Rückschluß, daß die Artdiagnose von 1759 nicht auf die großblütige westmediterrane Sippe gegründet ist.

Das LINNAEAN-Herbarium enthält nach B. D. JACKSON (Proc. Linn. Soc. London 124, Suppl.: 110. 1912) einen Beleg aus der Zeit zwischen 1755–1767. Der Beleg 1054. 30 (Abb. 2) wurde von LINNAEUS selbst mit „*papilionacea*“ beschriftet. Er stellt die nachmalige *Orchis rubra* Jacq. in Murray dar und war ursprünglich auf den Bogen 1054. 29 zusammen mit dem ALSTRÖMER-Beleg aufgespannt. Über seine Herkunft ist nichts bekannt. Dieser Beleg (1054. 30) dürfte aber aus Italien stammen. Die Pflanze läßt erkennen, daß sie eingehend untersucht wurde. Die Artdiagnose von 1759 paßt auf diese Pflanze. Es läßt sich daher mit hoher Wahrscheinlichkeit feststellen, daß LINN 1054. 30 Typuseigenschaften besitzt. Der Beleg (Abb. 2) zeigt deutlich die keilförmige Lippe und den aufgelockerten Blütenstand, wie er für Pflanzen aus weiten Teilen von Italien und Jugoslawien charakteristisch ist. Dieser Auffassung schloß sich im übrigen auch SCHLECHTER (1928: 204) an.

Die Beschreibung der *Orchis rubra* Jacq. in Murray (1784) geht auf JACQUIN zurück. Eine erweiterte Beschreibung findet sich in JACQUIN (1786), eine Abbildung ist in den *Icones Plantarum Rariorum* (Abb. 3) enthalten. Die gezeichnete und beschriebene Pflanze stammt aus der Umgebung von Rom. Im Gegensatz zu der sonstigen Qualität der JACQUINschen Abbildungen wird hier sofort klar, daß der Zeichnung eine gepreßte Pflanze zugrunde liegen mußte. Es sind nicht alle Teile voll getroffen, z. B. die Stellung der Perigonblätter. Bereits bei der Beschreibung stellte JACQUIN (1786: 60) fest: „Wenn ich den Helm zusammenneigend zeichnen würde, so müßte die Pflanze zu *Orchis papilionacea* L. gehören“. Nach der oben dargestellten Typisierung im Sinne von LINN 1054. 30 gehört *Orchis rubra* Jacquin in Murray auch bei einer engen Fassung in die Synonymie von *Orchis papilionacea* L.

Orchis heroica E. D. Clarke, eine für ostmediterrane Verhältnisse sehr früh beschriebene *Orchis*-Art, war bislang völlig ungeklärt. E. D. CLARKE war Professor der Mineralogie in Cambridge und hat in seinem mehrbändigen, berühmten Reisewerk: *Travels in various countries of Europe, Asia and Africa* von 1812 etwa 100 Pflanzen neu beschrieben. Seine *Orchis heroica* Clarke ist kaum in irgendeinem Orchideenstandardwerk enthalten. In der Bearbeitung der *Orchidaceae* in der *Flora of Turkey* haben RENZ & TAUBENHEIM (1984: 534) diese Art als völlig unbekannt („imperfectly known species“) bezeichnet. Die Diagnose lautet in Übersetzung: „*Orchis* mit ausgerandeter Lippe, die verkehrt herzförmig und sehr breit ist; Petalen eiförmig und fast aufrecht; Brakteen länger als der Fruchtknoten; Sporn aufsteigend und pfiemenförmig, kürzer als der Fruchtknoten; Blätter kahnförmig und schwach degenförmig; Knollen eiförmig“.

Bereits die Diagnose zeigt hochwertige Merkmale von *Orchis papilionacea* s. l.: verkehrt-herzförmige Lippe, die ausgerandet und sehr breit ist, Tragblätter länger als der Fruchtknoten, Knollen rund, Blätter kahnförmig. Aus weiteren Angaben dieses Reisewerkes (l. c.: 1812: 721) ergeben sich:

Blütezeit: 05.–08. März 1801; Blütenfarbe purpurn; Arealausweitung auf die Insel Kos. Damit kann nur die ostmediterrane, mittelgroße *Orchis papilionacea* s. l. gemeint sein.

Die von TENORE (1829: 17) beschriebene *Orchis expansa* stammt ebenfalls aus Italien, und zwar aus der Umgebung von Neapel. Wie verschiedene Italien-Kenner bereits geäußert haben (BÜEL, 1982; GÖLZ & REINHARD, 1982; eigene Beobachtungen), gibt es in diesem Raum nur eine einheitliche Sippe, die der Nominatsippe zuzurechnen ist.



Abb. 3: JACQUIN, N. J.: Icones plantarum rariorum 1: tab. 183. 1787.

TENORE hat eine Pflanze später in seiner herrlichen Flora Napolitana (1830: tab. 197, Abb. 4) abgebildet. Diese üppige und breitlippige Pflanze hat später zu mancherlei Verwirrung Anlaß gegeben.

Die von TODARO, Orchideae Siculae (1842) selbst bzw. von BIANCA (?) bereits früher beschriebene *Orchis decipiens* gehört nach ihrer Verbreitung (Sizilien) eindeutig zur großblütigen westmediterranen Sippe, die auf Sizilien alleine vorkommt. Nach ihrer Beschreibung ist sie *Orchis papilionacea* s. l. nahestehend, unterscheidet sich jedoch von dieser durch einen aufsteigenden Sporn und durch eine schwach dreilappige Lippe. Möglicherweise stellt sie eine Hybridform zwischen der großblütigen *Orchis papilionacea* und *Orchis morio* s. l. (*longicornu*, *morio*) dar. Eine endgültige Beurteilung wäre nur über einen Herbarbeleg möglich.

Aus Transkaukasien (Umgebung von Baku) liegen für ein und dieselbe Sippe drei verschiedene Artnamen vor: *Orchis caspia* Trautv. (1873), *Orchis schirwanica* Woronow (1909) und *Orchis bruhnsiana* (Gruner) Majorov in GROSSHEIM (1928). Diese Sippe ist die kleinblütigste des gesamten Komplexes. In einer früheren Arbeit (BAUMANN & DAFNI 1979: 265) anläßlich der Neubeschreibung der *Orchis israelitica* H. Baumann & Dafni wurde bereits auf die nahe Verwandtschaft der transkaukasischen und orientalischen Sippe hingewiesen. Die Meßwerte von WORONOW (1909) für seine *Orchis schirwanica* und die der Sippe aus Israel zeigen eine weitgehende Übereinstimmung. Ähnliche Werte zeigen die Angaben von CAMUS (1929: 148) für die var. *minima* aus Syrien oder Herbarexemplare aus Cilicien, die von SIEHE (WU) gesammelt wurden.

Die von TERRACIANO (1910) beschriebene *Orchis candida* stellt nach ihrer Beschreibung eine weißblühende Form einer sardischen *Orchis papilionacea* s.l.-Sippe dar. Wie bereits dargestellt wurde, gibt es auf Sardinien aber zwei verschiedene Sippen, nämlich die Nominatsippe und die großblütige westmediterrane Unterart. Nach den Meßwerten aus Tabelle 1 ist jedoch auch eine introgressive Sippe aus diesen beiden denkbar. Zur eindeutigen Klärung wäre auch in diesem Fall ein aussagekräftiger Herbarbeleg notwendig.

Aufteilung des Gesamtareals in räumlich weitgehend getrennte Teilareale

Eine zusammenfassende Bearbeitung des gesamten *Orchis papilionacea*-Komplexes hat es bislang nicht gegeben. Ansätze zur Zergliederung finden sich bei LINDLEY (1835), REICHENBACH f. (1851), WILLKOMM & LANGE (1870), SCHLECHTER (1928), CAMUS & CAMUS (1929) und KELLER & SÓO (1932). Alle genannten Autoren bevorzugten eine Unterteilung in Varietäten, ohne jedoch einen deutlichen geographischen Bezug herstellen zu können.

SUNDERMANN (1980: 153) legt ein den Tatsachen besser entsprechendes Konzept vor. Er unterteilt in drei Unterarten, wobei seine großblütige Unterart jedoch fast im gesamten Verbreitungsgebiet vorkommen soll (N-Afrika bis Türkei). Die Meßwerte aus Tabelle 1 zeigen jedoch, daß eine sinnvolle Einteilung von vier verschiedenen, geographisch weitgehend getrennten Sippen möglich ist, die sich in mehreren Merkmalen aus dem Bereich der Blüten gut unterscheiden lassen. Für die einzelnen Sippen ist die Rangstufe der Unterart angemessen, da sie sich in ihrem Areal jeweils weitgehend ausschließen. Unter Berücksichtigung der taxonomischen Voraussetzungen handelt es sich um folgende:

Orchis papilionacea* ssp. *papilionacea L., Syst. nat. ed. 10, 2: 1242. 1759. Icon.: BAUMANN & KÜNKELE: tab. 329, oben rechts.

Orchis papilionacea* ssp. *grandiflora (Boiss.) H. Baumann **comb. et stat. nov.**

Basionym: *Orchis papilionacea* var. *grandiflora* Boiss., Voyage botanique dans le midi de l'Espagne pendant l'année 1837, 2 (19): 593. 1842. Icon.: BAUMANN & KÜNKELE: tab. 329, oben links.



Abb. 4: TENORE, M.: Flora Napolitana 2: tab. 197. 1830.

Orchis papilionacea ssp. **heroica** (E. D. Clarke) H. Baumann **comb. et stat. nov.**

Basionym: *Orchis heroica* E. D. Clarke, Travels in various countries of Europe, Asia and Africa 2, 1: 117. 1812. Icon.: BAUMANN & KÜNKELE: tab. 329, unten links.

Orchis papilionacea ssp. **schirwanica** (Woronow) Soó, Feddes Repert. 24: 28. 1928.

Basionym: *Orchis schirwanica* Woronow, Izv. Kavkas. Mus. Tiflis 4: 263. 1909. Icon.: BAUMANN & KÜNKELE: tab. 329, unten rechts.

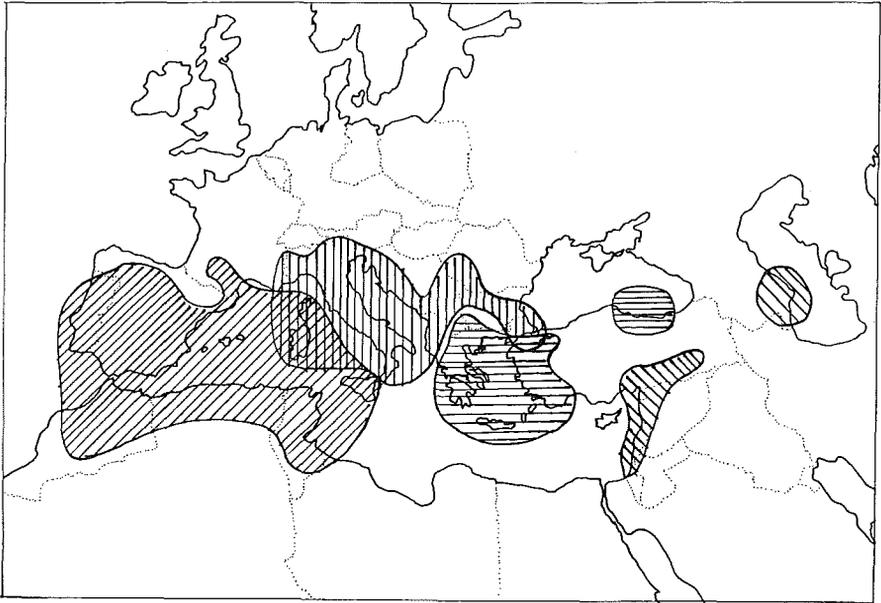


Abb. 5: Verbreitungskarte von *Orchis papilionacea* s.l.



Die Arealkarte (Abb. 5) zeigt die vorgeschlagene Verbreitung der vier verschiedenen Unterarten unter Berücksichtigung des gegenwärtigen Kenntnisstandes. Der genaue Verlauf wird sich jedoch erst durch weitere Untersuchungen erhärten lassen. Dies gilt vor allem für die Kontaktzonen, an der zwei verschiedene Unterarten sich überschneiden. Gebiete dieser Art gibt es in Südostfrankreich, Korsika und Sardinien, Nordgriechenland, Bulgarien und der Westtürkei. Eine weitere Stütze für die Einteilung des *Orchis papilionacea*-Komplexes in Unterarten liefert die Eigenschaft einer fast spontan eintretenden Hybridisierung mit Vertretern des *Orchis morio*-Komplexes (*champagneuxii*, *longicornu*, *morio*, *tiemcenensis*) in weiten Teilen des Verbreitungsgebietes. Diese Tendenz spricht auch gegen die Ausweisung der Gattung *Vermeulenia*, deren Typus *Orchis papilionacea* darstellt.

Danksagung

Herrn Dr. S. KÜNKELE (Gerlingen) danke ich herzlich für ausgiebige Diskussionen über diesen Komplex. Besonderen Dank schulde ich für die Frage der Typisierung von *Orchis papilionacea* L., für die er einen entscheidenden Beitrag leistete. Herrn H. BLATT (Friedberg) und H. & O. KURZE (Böblingen) danke ich herzlich für die Beschaffung von Blütenmaterial aus Korsika und Sardinien.

Literatur

- BAUHIN, C.: Pinax theatri botanici Caspari Bauhini . . . ; 1623.
- BAUMANN, H. & A. DAFNI: Orchis israelitica spec. nov. – eine neue endemische Art aus Israel. – Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **11** (4), 249–282, 1979.
- BAUMANN, H. & S. KÜNKELE: Die wildwachsenden Orchideen Europas. Franckh'sche Verlagshandlung, W. Keller & Co., Stuttgart. 1982.
- BOISSIER, E.: Voyage botanique dans le midi de l'Espagne pendant l'année 1837; Paris; 1839–1845.
- BÜEL, H.: Verbreitung der Orchideen in der Provinz Grosseto (Süditalien). – Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **14** (4), 438–472, 1982.
- CAMUS, E. G. & A. CAMUS: Iconographie des orchidées d'Europe et du bassin méditerranéen; Paris; 1921 bis 1929.
- CLARKE, E.: Travels in various countries of Europe, Asia and Africa, **2** (1); 1812.
- GÖLZ, P. & H. REINHARD: Orchideen in Süditalien – Ein Beitrag zur Kenntnis der Orchideenflora Apuliens, der Basilicata, Kalabriens und Siziliens. – Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **14** (1), 1–124, 1982.
- GROSSHEIM, A.: Flora Kavkaza. – Akad. Nauk. Asserbeidjan SSR, 2. 1940.
- GRUNER, L. in BRUHNS, A.: Plantae bakuensis bruhsii. – Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou, 40, 1867.
- JACKSON, B. D.: Index to the Linnaean herbarium with indication of the types of species marked by Carl von Linné. – Proc. Linn. Soc. London sess. **124**, Suppl., 1912.
- JACQUIN, N. J.: Icones plantarum rariorum; Vindobonae; 1781–1793.
- JACQUIN, N. J.: Collectanea ad botanicam, chemiam, et historiam naturalem spectantia, cum figuris . . . ; Vindobonae; 1786–1796.
- KELLER, G. & R. SÓO: Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes; Dahlem bei Berlin. **2**; 1930–1940.
- LINDLEY, J.: The genera and species of orchidaceous plants; London; 1830–1840.
- LINNAEUS, C.: Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis; **2**, 1759.
- LINNAEUS, C.: Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas; Editio secunda, aucta. Holmiae; 1763.
- LÖVE, A. & D.: Vermeulenia – a new genus of Orchids. – Acta Bot. Neerl. **21** (5), 1972.
- MURRAY, J. A.: Caroli à Linné equitis Systema vegetabilium secundum classes ordines genera species cum characteribus differentiis. Editio decima quarta praecedente longe auctior et correctior curante Jo. Andrea Murray; Gottingae; 1784.
- NELSON, E.: Gestaltwandel und Artbildung erörtert am Beispiel der Orchidaceen Europas und der Mittelmeerlande insbesondere der Gattung Ophrys; Verlag E. Nelson, Chermex-Montreux; 1962.
- NEVSKII, S. A. in V. L. KOMAROV: Flora of the U.S.S.R., vol. 4. Liliiflorae and Microspermae; Leningrad; 1935. – Übersetzung durch N. LANDAU ins Englische; Jerusalem; 1968.
- PARLATORE, F.: Flora italiana, vol. **3**; 1858.
- REICHENBACH, H. G. fil.: Icones florum germanicae et helveticae. **13/14**, Orchidaceae; Lipsiae; 1850–1851.
- RENZ, J. & G. TAUBENHEIM in P. DAVIS: Flora of Turkey, Vol. **8**; Edinburgh; 1984.
- SCHLECHTER, R.: Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes, vol. **1**; Dahlem bei Berlin; 1928.
- SUNDERMANN, H.: Europäische und mediterrane Orchideen, ed. 3; Hildesheim; 1980.
- TENORE, M.: Index seminum plantarum vivantes; Neapoli, 1829.
- TENORE, M.: Flora Napolitana, **2**; 1830.
- TERRACIANO, A.: Nuovi habitat e nuove entità di Orchidaceae in Sardegna. – Bull. Soc. Bot. Italiana, 1910.
- TODARO, A.: Orchideae siculae, sive Enumeratio Orchidearum in Sicilia hucusque detectarum; Panormi; 1842.
- TRAUTVETTER, E. R.: Styrpium novarum descriptiones, auctore E. R. a Trautvetter. – Acta Horti Petropolitani, **2**, 1873.
- VERMEULEN, P.: Varieties and forms of dutch orchids. – Nederl. Kruidk. Arch., **56**, 1949.
- WILLKOMM, M. & J. LANGE: Prodromus florum hispanicae; Stuttgartiae; 1870.
- WORONOW, G. N.: Über drei neue kaukasische Orchideen. – Izw. kav. Mus. Tiflis, **4**, 1909.

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

Spiranthes romanzoffiana Cham. in Irland

Zusammenfassung: Die Variabilität von *Spiranthes romanzoffiana* Cham. in Irland wird vorgestellt und mit den ersten Beschreibungen durch von CHAMISSO und durch SMITH verglichen; auch über die späteren Bewertungen durch LINDLEY und WILLMOT wird berichtet. Da in Irland intermediäre Pflanzen zwischen den Extremen aus dem Süden und dem Norden vorkommen, in Nord-Amerika die gesamte Variationsbreite der irischen Pflanzen an einem Fundort vorkommt, erscheint eine Aufteilung in mehrere Arten nicht gerechtfertigt.

Summary: *Spiranthes romanzoffiana* Cham. in Ireland.

The variability of *Spiranthes romanzoffiana* Cham. in Ireland is shown and compared with the first descriptions by von CHAMISSO and by SMITH; the later estimations by LINDLEY and WILLMOT were mentioned, too. As in Ireland intermediate plants between the extremes of the south and the north are found, and as in North-America the whole variability of the Irish plants is found at one place, a splitting in distinct species seems not to be justified.

Spiranthes romanzoffiana Cham. gehört in Europa zu den selten vorkommenden Orchideen. Ihr relativ kleines Verbreitungsgebiet beschränkt sich auf Irland und West-Schottland, und auch hier ist sie nur an wenigen Stellen zu finden. Das Vorkommen in Dartmoor scheint erloschen zu sein, wie uns von Nature Conservancy Council 1983 mitgeteilt wurde, da sie dort einige Jahre nicht mehr beobachtet wurde.

Wesentlich weiter verbreitet ist diese Art in Nordamerika, von wo sie im Jahr 1828 von Adalbert von CHAMISSO von der Aleuten-Insel Unalaska erstmals beschrieben wurde. In den Jahren 1815–1818 nahm Adalbert von CHAMISSO an einer wissenschaftlichen Weltumsegelung als Botaniker teil. Diese Expedition wurde vom russischen Staatsminister, dem Grafen Nicholas ROMANZOFF, ausgerüstet, zu dessen Andenken CHAMISSO die neuentdeckte Art benannte.

In Irland wurde diese Art schon 1810 von James DRUMMOND im Süden der Insel in der Grafschaft Cork gefunden. Ein Exemplar wurde an Sir J. E. SMITH vom Britischen Museum, Naturkundliche Sammlungen, geschickt, das dort aber in sehr schlechtem Zustand eintraf. In den nachfolgenden Jahren wartete Sir SMITH vergeblich auf besseres, frisches Pflanzenmaterial, so daß er erst 1828 in seiner „English Flora“ die Pflanze unter dem Namen *Neottia gemmipara* beschrieb.

1840 stellte LINDLEY diese Art zu *Spiranthes* unter dem Namen *Spiranthes gemmipara*.

Im Norden Irlands fand Lloyd PRAEGER eine ihm zunächst unbekannte *Spiranthes*-Art in der Grafschaft Armagh, die er dann als *Spiranthes romanzoffiana* Cham. bzw. *Spiranthes gemmipara* (Smith) Lindley identifizierte. Er stellte aber auch schon gewisse Unterschiede zwischen den nördlichen und südlichen Pflanzen Irlands fest. Ein Jahr später fand er *Spiranthes romanzoffiana* Cham. auch am River Bann in der Grafschaft Londonderry.

Bis zum Erscheinen der „Monograph and Iconograph of native British Orchidaceae“ von M. J. GODFERY 1933 gab es eine umfangreiche Diskussion darüber, ob die nord- und südirischen Pflanzen zur selben Art gerechnet werden können (WILLMOTT 1927).

Auch in Amerika gab es ähnliche Diskussionen über die amerikanischen Pflanzen, wobei es jedoch in Nordamerika noch weitere nahe Verwandte zu *Spiranthes romanzoffiana* Cham. gibt, mit denen Verwechslungen möglich sind.

Wir konnten bei unserer Reise 1984 nach Irland *Spiranthes romanzoffiana* an vier Standorten sehen: im Norden: Co. Antrim, Co. Londonderry
in der Mitte: Co. Galway
im Süden: Co. Kerry

Spiranthes romanzoffiana unterscheidet sich von den anderen europäischen *Spiranthes*-Arten dadurch, daß ihre Blüten in drei Reihen mehr oder weniger gedreht um die Sproßachse angeordnet sind. Ihre Blüten sind größer als bei den übrigen europäischen Arten, so daß die Infloreszenzen breiter und auffälliger sind. Sie liebt feuchte Biotope an See- und Flußufern mit wechselnden Wasserständen. Dafür fanden wir *Salix repens* L. in ihrer Begleitung als Wechselfeuchtigkeitszeiger. Schon während der Blüte Ende Juli/Anfang August oder kurz danach erscheint die Triebspitze für das kommende Jahr.

Als Besucher und möglicher Bestäuber wurde *Bombus lapponica* fotografiert, der von dem vanilleähnlichen Duft der Blüten angezogen wird. Weiter werden Arten von *Halictes* und *Chloralictus* als bestäubende Besucher angegeben.

Wie in Nordamerika (LUER) ist diese Art auch in Irland recht variabel, so daß sie teilweise als getrennte Arten oder Unterarten behandelt werden. Allerdings können die Unterschiede auch durch die Verschiedenartigkeit der Biotope bedingt sein.

Die Höhe der Pflanzen variiert von 10–15 cm im Süden bis ca. 30 cm im Norden, wobei wir im mittleren Gebiet (Co. Galway) sowohl kleinwüchsige als auch hoch aufgeschossene Pflanzen fanden (Abb. 1a und 2a).

Die Grundblätter sind bei den Pflanzen aus Co. Kerry etwa bis 12 cm lang und bis 12 mm breit, meist flach ausgebreitet. In Co. Antrim erreichen sie bis zu 25 cm Länge und 13 mm Breite, sind jedoch nach innen mehr oder weniger eingerollt, so daß sie schmaler erscheinen als sie sind.



Abb. 1: *Spiranthes romanzoffiana* Cham. Pflanze aus dem Süden (Co. Kerry). Habitus und Blütenstand.



Abb. 2: *Spiranthes romanzoffiana* Cham. Pflanze aus dem Norden (Co. Antrim). Habitus und Blütenstand.

Die Stengelblätter bilden bei den Pflanzen aus Co. Kerry eine weite Tüte, während sie bei denen aus Co. Antrim schmäler sind und dem Stengel anliegen.

Die Blütenstände der Pflanzen aus dem Süden sind im Durchschnitt dichtblütiger als die aus dem Norden (Abb. 1b und 2b, außerdem Farbtafel 6/Abb. 3).

Die Tragblätter der Pflanzen aus Co. Antrim sind lang zugespitzt, etwa doppelt so lang wie der Fruchtknoten. Im Süden erreichen sie etwa nur das 1,5fache der Länge des Fruchtknotens und sind breiter.

In Co. Galway fanden wir Pflanzen, die in ihren Merkmalen zwischen denen der beiden anderen Fundorte standen.

So kann festgestellt werden, daß es zwischen den Pflanzen aus dem Norden und denen aus dem Süden einige Unterschiede gibt. Die Pflanzen aus Co. Galway bilden Übergangsformen, so daß man nicht eindeutig zwei Arten voneinander abgrenzen kann, sondern von einer größeren Variationsbreite sprechen muß. Nach Aussage von Herrn Dr. Jürgen SCHRENK (Witzenhofen) ist in Nordamerika an manchen Standorten fast die ganze Variationsbreite der europäischen Pflanzen zu finden.

Den Herren E. LÜCKEL, Dr. J. SCHRENK und vor allem D. M. T. ETTLINGER und R. PIPER möchten wir für ihre Hilfe und Unterstützung danken.

Literaturverzeichnis:

- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S.: Die wildwachsenden Orchideen Europas; Stuttgart; 1982.
CHAMISSO, A. v.: Orchideae Arcticae; *Linnaea* **3**, 25–35; 1828.
DAVIES, P. & DAVIES, J., HUXLEY, A.: *Wild Orchids of Britain and Europe*; London; 1983.
ETTLINGER, D. M. T.: *British and Irish Orchids*; London; 1976.
GODFERY, M. J.: *Monograph and Iconograph of native British Orchidaceae*; Cambridge; 1933.
KELLER, G. & SCHLECHTER, R.: *Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes*; Fedde Repert., Sonderbeihft, Bd. **1**; 1928.
KELLER, G., SCHLECHTER, R. & SOÓ, R. v.: *Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes*; Fedde Repert., Sonderbeihft A; 1930–1940.
LANG, D. C.: *Orchids of Britain*; Oxford; 1980.
LINDLEY, J.: *The genera and species of orchidaceous plants*; London; 1830–1840.
LUER, C. A.: *The native Orchids of the United States and Canada*; New York; 1975.
PRAEGER, R. L.: *Spiranthes romanzoffiana* in the North of Ireland; *J. Bot. (London)* **30**, 272–274, 1892.
SMITH, J. E.: *The English Flora*; Vol. **4**; London; 1828.
SUMMERHAYES, V. S.: *Wild Orchids of Britain*; London; 1951.
SUNDERMANN, H.: *Europäische und mediterrane Orchideen*; 3. Aufl.; Hildesheim; 1980.
WEBB, P. A.: *An Irish Flora*; 6. Aufl.; Dundalk; 1977.
WILMOTT, A. J.: *The Irish „Spiranthes romanzoffiana“*; *J. Bot. (London)* **65**, 145–149, 1927.

Dietrich und Ursula Rückbrodt, Europaring 22, D-6840 Lampertheim

Spiranthes sinensis (Pers.) Ames – die vierte europäische *Spiranthes*-Art

Im Sommer 1981 erhielt der Palmengarten Frankfurt aus Kashmir Orchideensamen mitgebracht. Die Standortaufnahme dazu zeigte einen etwa 60 cm hohen Stiel mit vielen kleinen rosa Blüten, die wie bei unserer *Spiranthes spiralis* spiraling um den Stiel herum liefen. Die unteren Blüten hatten schon reifen Samen ausgebildet, während die oberen noch in Blüte bzw. Knospe waren. Nach dem Bild mußte es *Spiranthes sinensis* sein.

Wie bei jeder Aussaat stellte sich auch hier die Frage: Auf welchem Nährboden keimt der Samen am besten? Nach den bisherigen Erfahrungen keimen die Samen der meisten Erdorchideen am besten auf Nährböden ohne Salze wie der Boden NB I nach VÖTH, die der tropischen Orchideen aber auf reicheren wie HILLs Aussaat-Medium. Daher wurde der größte Teil der Samen auf dem VÖTH-Boden ausgesät und ein kleiner Rest auf HILLs Boden, und schließlich wuchs nur dieser kleine Rest. Er entwickelte sich aber sehr schnell, konnte bald auf HILLs Pikier-Medium umgebettet werden und zeigte dort die große Überraschung: auf den waagrecht auf dem Boden liegenden, rübenartigen Wurzeln bildeten sich viele kleine Bulbillen, die bei etwa 1 mm Größe leicht abgetrennt und neu umgebettet werden konnten. Mit der Zeit bekamen wir dadurch aus der anfangs kleinen Zahl von Sämlingen einen ansehnlichen Bestand.

Nach 10 Monaten konnten die ersten Pflänzchen auspikiert werden. Sie kamen zu 20–30 Stück in 20-cm-Plastiktöpfe, die mit 4 cm Drainage aus Blähton und darauf grobem Sand gefüllt waren,



Spiranthes sinensis, aus Hongkong
Foto: Dr. WIEFELSPÜTZ

und sie wurden in den ersten 14 Tagen mit dünner Haushaltfolie zugebunden, um die Luftfeuchtigkeit gleichmäßig zu halten. Nach diesen 14 Tagen bekamen sie wöchentlich schwache Düngergaben (im Wechsel Wuchsal 0,1 %ig und Kräuterdünger). Bei späteren Versuchen stellte sich heraus, daß die Pflanzen weit besser wuchsen, wenn in die obersten 4 cm Sand etwa $\frac{1}{3}$ Meranti beigemischt wurde. Auch leichte Beigaben von Hornspänen waren sehr förderlich, wie überhaupt jede Düngung dankbar angenommen wurde.

Im Juli 1983 blühten die ersten Pflanzen mit je 12–15 Blüten (Abb.), was für eine Jungpflanze schon recht ansehnlich ist. Bei Sonne entwickelten die Blüten einen feinen vanilleartigen Duft, ähnlich unserer Herbstdrehwurz (vgl. auch Fartafel 6, unten rechts).

Inzwischen ist der Bestand so groß, daß verschiedene Versuche damit gemacht werden konnten. Sie wurden bei verschiedenen Temperaturen kultiviert, ohne dabei große Unterschiede zu zeigen. Die im Kalthaus gehaltenen Pflanzen trieben schon Ende Mai ihre Blütenknospen, während die wärmer stehenden sie erst 3–4 Wochen später zeigten. Den milden Winter 1983/84 mit bis zu -7°C haben sie im Freien gut überstanden. Dagegen sind sie im Winter 1984/85 erfroren. Das einzige, was sie im Gewächshaus bisher übelgenommen haben, ist Trockenheit. In der Natur kommen sie auf feuchten Wiesen vor, wo sie anscheinend keine ausgesprochene Ruhezeit haben. Jedenfalls sind unsere Pflanzen das ganze Jahr über grün.

Im Freiland zeigte sich, daß sie ein besonderer Leckerbissen für Schnecken sind. Ansonsten ist uns keine Schwierigkeit in der Kultur aufgefallen.

Spiranthes sinensis hat ein sehr großes Verbreitungsgebiet von Sri Lanka über den Himalaja, Malaya, Indonesien bis Australien und Neu Seeland, außerdem in Ost-Sibirien. Dafür ist die Zahl der Varietäten oder Formen nicht groß. Allerdings scheinen die einzelnen Standorttypen im Jahresrhythmus verschieden zu sein. In der australischen Orchideen-Zeitschrift „The Orchadian“ heißt es, daß man diese leicht zu kultivierende Kalthausorchidee bei entsprechender Klonauswahl das ganze Jahr über in Blüte haben kann. Und wenn sie für den einen oder anderen zu klein sein sollte, so gleicht sie das durch reichliche vegetative Vermehrung und Blühwilligkeit aus.

Eine weitere Überraschung war es, daß sie nach WILLIAMS im Gebiet der Wolga bis Europa kommen soll – somit müßte sie als vierte *Spiranthes*-Art zur europäischen Flora gezählt werden.

Literaturverzeichnis:

- VÖTH, W.: Die *Spiranthes sinensis* des Gewächshauses; „Die Orchidee“ 1961, 40–45 und 76–81.
VÖTH, W.: Asymbiotische Aussaat und Jungpflanzenentwicklung von *Orchis sancta*, *O. coriophora* ssp. *fragrans* und *O. x kallithea*; Gärtn. Bot. Brief 45, 1492–1499, 1975.
WILLIAMS, J. G., WILLIAMS, A. E. u. ARLOTT, N.: Orchideen Europas; BLV Verlagsgesellschaft, 1979.
BATES, R.: *Spiranthes sinensis*; 'The Orchadian', June 1980.

Ingrid von Ramin, Palmengarten der Stadt, Siesmayerstraße 61, D-6000 Frankfurt/M.

Verbreitung der „montanen“ Orchideenarten der Peloponnes

Summary: Horizontal and vertical distribution of several Peloponnesian orchid species that grow mainly in habitats above 700 m. Description of their biotopes and distribution maps.

In den Jahren 1978, 1979 und 1980 widmeten wir unseren gesamten Urlaub der Kartierung der Orchideen der Peloponnes, in den ersten beiden Jahren parallel zu S. KÜNKELE. Die Ergebnisse der ersten Kartierungsperiode wurden noch 1978 von M. BAYER, S. KÜNKELE und E. WILLING gemeinsam veröffentlicht. Die dort abgedruckten Verbreitungskarten gaben bewußt nur ein Zwischenergebnis der Peloponnes-Kartierung wieder und waren speziell für die Arten oberhalb von 500 m Höhe sehr unvollständig, da sowohl S. KÜNKELE als auch wir uns erst 1979 auf die Berglagen konzentrierten. Als wir nämlich im April 1978 in Höhenlagen oberhalb 600 m kamen, fanden wir zum großen Teil erst austreibende Pflanzen. Diese Höhenlagen nehmen aber, wie Karte 3 zeigt, einen großen Teil der gesamten Peloponnes ein. Die hier schwarz eingezeichneten Bergmassive oberhalb 1200 m sind der Panachaikon bei Patras*), Chelmos und Ziria im Norden,

*) Für die Berg- und Ortsnamen benutzen wir hier – im Gegensatz zu unseren Standortlisten – keine Transliteration, sondern die Transkription.

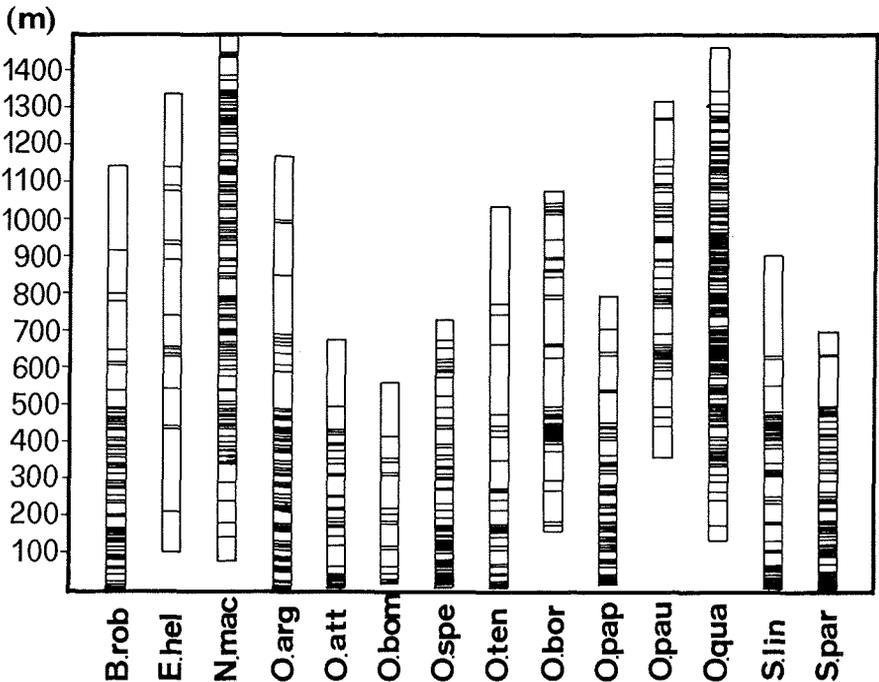


Fig. 1: Fundorthöhen ausgewählter Arten der Peloponnes, 1978–1980

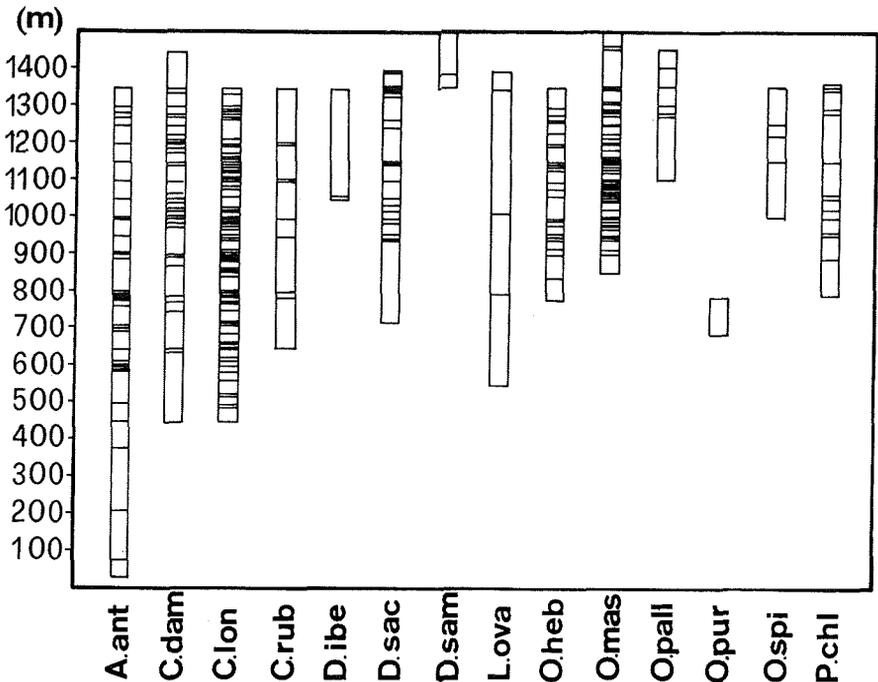


Fig. 2: Fundorthöhen ausgewählter Arten der Peloponnes, 1978–1980

das Zentralarkadische Massiv, der Mänalon, Likeon und Minthi im Westen, Taigetos und Parnon im Süden. Diese Massive mit ihren Hängen bis herab auf 700–800 m besitzen entsprechend ihrer Gesamtvegetation auch eine sehr eigene Orchideenflora. Zwei Darstellungen der Höhenlagen der von uns aufgesuchten Orchideenstandorte (Fig. 1 und 2) mögen dies erläutern.

Die allgemein als typisch mediterran angesehenen Orchideenarten, also besonders die Vertreter der Gattung *Ophrys*, besiedeln überwiegend die niederen Lagen bis in eine Höhe von ca. 500 bis 600 m, ebenso z. B. *Barlia robertiana* und einzelne *Orchis*- und *Serapias*-Arten. Ein typisches Verbreitungsbild zeigt *Ophrys argolica* (Fig. 14), die ihre Standorte überwiegend in Gebieten unterhalb 600 m besitzt. Verschiedene dieser Arten können aber durchaus bis in Höhen von 1000 m vordringen, wenn sich hier geeignete, genügend geschützte und warme Biotope finden. Andere Arten, für die *Neotinea maculata* (Fig. 13), *Epipactis helleborine*, *Aceras anthropophorum* (Fig. 4) und *Orchis quadripunctata* typische Beispiele sind, lassen sich keinen bestimmten Höhenlagen zuordnen. Sie kommen fast gleichmäßig von Meereshöhe bis in die Region der Nadelwälder um ca. 1400 m vor. *Aceras anthropophorum* allerdings zeigt einen deutlichen Schwerpunkt oberhalb 600 m.

Hier wollen wir jetzt die Arten besonders vorstellen, die ihre Hauptverbreitung in den Höhenlagen ab ca. 600 m, z. T. sogar erst ab 800 m oder noch höher haben. Daher haben wir für diese Berglagen Südgriechenlands die Bezeichnung „montan“ gewählt. Wir haben es überwiegend mit solchen Arten zu tun, wegen derer man nicht unbedingt nach Süd-Griechenland fährt. Uns

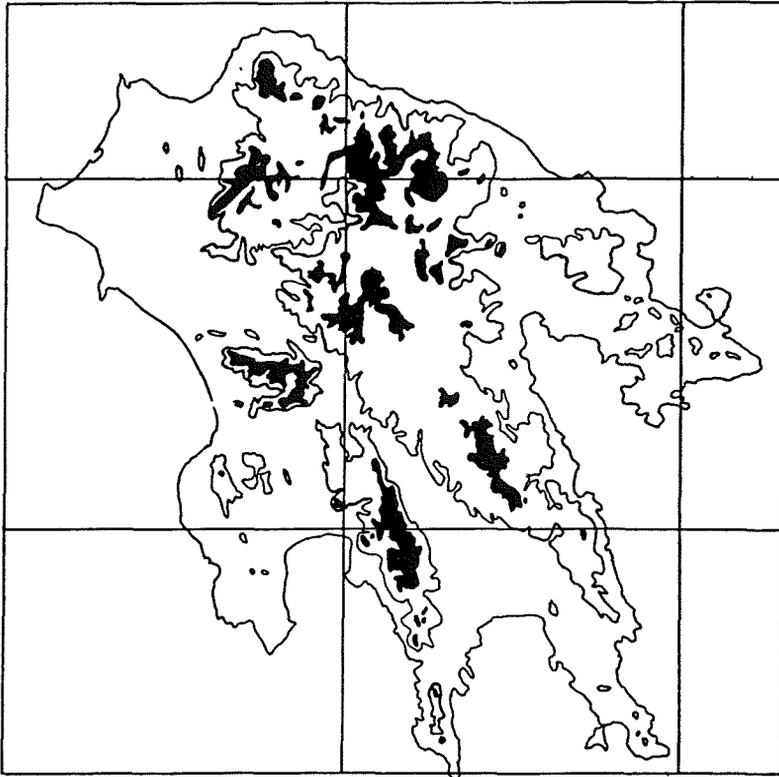


Fig. 3: 600 m- und 1200 m-Höhenlinien der Peloponnes

allen sind sie aus den Wäldern unserer Mittelgebirge und des Alpenraumes hinlänglich bekannt: *Cephalanthera damasonium*, *longifolia* und *rubra*, *Dactylorhiza sambucina*, *Listera ovata*, *Orchis mascula*, *pallens*, *purpurea* und *Platanthera chlorantha*. Nur wenige der vorgestellten Arten sind spezifisch mediterran, wie *Dactylorhiza iberica*, *saccifera* und *romana* oder *Ophrys hebes*. Die Zuordnung der aus Mitteleuropa bekannten Arten zu den Berglagen und der typisch mediterranen Arten auf die niederen Lagen der Peloponnes ist einer der Gründe, warum die Berge der Peloponnes von Orchideenfreunden so selten besucht werden. Da zudem die bevorzugte Oster-Reisezeit meist sehr früh liegt, werden neue Fundstellen auch heute noch überwiegend für *Ophrys*-Arten und -Hybriden gemeldet.

Im folgenden wollen wir die wesentlichen Arten der „montanen“ Regionen der Peloponnes mit ihren Verbreitungskarten und mit knappen Angaben zu ihren Biotopansprüchen vorstellen. Die ersten Angaben für einige dieser Arten in der Literatur finden sich in BRONGNIARTs Bearbeitung der Orchideenfunde der Expedition Scientifique de Morée aus dem Jahre 1832. Wir werden daher immer wieder auf diese Veröffentlichung Bezug nehmen.

Die Grundlagen der Kartierung und der Gestaltung der Verbreitungskarten sind in M. BAYER, S. KÜNKELE & E. WILLING (1978) ausführlich beschrieben worden. Die aktualisierten Verbrei-

tungskarten enthalten im wesentlichen Funde aus den Jahren 1979 und 1980, aber auch jüngere Einzelfunde.

Es ist erstaunlich, daß *Cephalanthera damasonium* von A. BRONGNIART nicht gefunden wurde und auch von späteren Autoren kaum für die Peloponnes angegeben wurde. Denn nachdem wir 1978 nur zwei Quadranten mit alten Fundangaben melden konnten, fanden wir allein im Jahr 1979 27 Standorte in 15 Quadranten zwischen 750 und 1450 m Höhe. Heute ist die Art für mindestens 37 Quadranten sicher angegeben. Praktisch an allen Hängen mit Nadelwäldern, auch in reinen Kiefernwäldern, die dank ihrer Exposition nicht zu warm und trocken sind, kommt die Art in oft starken Populationen vor. Sie wandert auch auf Lichtungen, in *Quercus coccifera*-Hänge oder in die Talniederungen unterhalb von Nadelwäldern. Nur selten fanden wir sie im Laubmischwald. Im Parnon, Taigetos, im zentralarkadischen Massiv, an Ziria und Chelmos, auf Kalk und auf Flysch gehört *C. damasonium* in jeden intakten Wald oberhalb von 1000 m Höhe.

Ähnlich sieht das Verbreitungsbild für *Cephalanthera longifolia* aus. BRONGNIART gibt sie nur für den äußersten Südwesten von Messenien (zwischen Koubeh und Navarin) an. Nach Abschluß der Kartierungsperiode 1978 lagen Angaben für weitere drei Quadranten vor. Heute ist die Art aus mindestens 47 Quadranten bekannt. Die Höhenverbreitung liegt ähnlich wie die von *C. damasonium* zwischen 450 und 1350 m Höhe, allerdings sehr viel ausgeglichener über den gesamten Bereich. Bereits ab 500 m Höhe wird die Art regelmäßig angetroffen, mit optimalen Standortbedingungen zwischen 850 und 1200 m Höhe. Die Art besiedelt die gleichen Biotope wie *C. damasonium*, bevorzugt aber etwas lichtere und wärmere Stellen. Daneben kommt sie sehr viel häufiger in *Quercus coccifera*-Buschwald vor, zum Teil steht sie an mageren Hängen mit Ginster, Baumheide, Wacholder und Phlomis, zum Teil direkt im krautlosen Kies. Sie erscheint aber auch gerne in Kastanien- und sommergrünen Eichenwäldern.

Cephalanthera rubra wurde von BRONGNIART nicht angegeben. Zu Beginn unserer Kartierung waren ältere Funde aus 4 Quadranten bekannt. Heute liegen gesicherte Angaben für mindestens 25 Quadranten vor: im Parnon, Taigetos, im zentralarkadischen Massiv, im Mánalon und Chelmos, zwischen 650 und 1350 m Höhe. *C. rubra* wächst hier überwiegend im Nadelwald, seltener im *Q. coccifera*-Buschwald, oft an erstaunlich dunklen Nord- und Nordwesthängen, meist aber an lichterem, krautärmeren Hangflecken. Sie blüht deutlich später als die beiden anderen *Cephalanthera*-Arten. Die erste blühende Pflanze haben wir auf der Peloponnes in 550 m Höhe am 23. Mai 1980 gefunden. Man findet also in den Monaten April und Mai überwiegend austreibende Pflanzen, die aufgrund ihrer Zierlichkeit leicht zu übersehen sind. Daher dürfte das jetzige Verbreitungsbild noch sehr lückenhaft sein.

Die bekannten Schilderungen von abgelegenen, schwer aufzufindenden Standorten der *Dactylorhiza iberica* stammen von der Peloponnes. Derartige Standorte hoch oben in den Bergen, an verborgenen Quellsümpfen dürfte es häufiger auf der Peloponnes geben. An zugänglicheren Stellen haben wir nur relativ wenige Fundorte in den Nordgebirgen zwischen 1050 und 1350 m Höhe entdecken können. Die Standorte sind auch hier Hang-Quellsümpfe und Talauen mit Sumpfwiesen mit ausreichender Frischwasserzufuhr. Im Mai findet man nur austreibende Pflanzen, die in der Feuchtbiotopflora nur schwer zu erkennen sind. Im Norden Griechenlands fanden wir bereits in der ersten Juni-Woche blühende Pflanzen, allerdings auf einer Höhe von nur 650 m! Auf der Peloponnes sind derzeit aktuelle Funde aus 5 Quadranten (FH 21, 00, 10, FG 19 und 17) und ältere Funde aus 3 Quadranten bekannt.

Dactylorhiza romana hat auf der Peloponnes ihre Hauptverbreitung in Höhenlagen zwischen 700 und 1400 m; 25 unserer 38 Fundstellen liegen in dieser Höhe, 10 Fundorte zwischen 400 und 700 m und nur 3 unter 400 m Höhe. In den unteren Lagen erscheint sie auf sehr trockenen Phrygana-Hängen, teilweise tief in den Büschen, in den Mittellagen dagegen verstärkt und typisch in sommergrünen Eichenwäldern, in *Erica arborea*-Phrygana und in Kastanienbaumkulturen. In

diesen Lagen scheint sie Schiefer zu bevorzugen. Ab 900 m Höhe fanden wir *D. romana* meist in Nadelwäldern (hier auch zunehmend in der roten Variante) und in hoch gelegenen Eichenwäldern. Ihr Verbreitungsbild auf der Peloponnes ist noch etwas diffus, was unserer Meinung nach für einen noch ungenügenden Untersuchungsgrad spricht. Sie ist derzeit aus 26 Quadranten bekannt.

Dactylorhiza saccifera wird von BRONGNIART für Messenien und den Taigetos angegeben. Nach der Kartierungsperiode 1978 waren aus 5 Quadranten ältere Angaben und aus einem Quadranten im Taigetos ein aktueller Fund bekannt. Erst das konzentrierte Suchen im montanen Bereich in den Jahren 1979 und 1980 zeigte, daß die Art praktisch in allen Bergmassiven der Peloponnes oberhalb von 1000 m vorkommen kann, seltener zwischen 900 und 1000 m. Heute sind mindestens 18 Fundquadranten gesichert. In den unterschiedlichsten, zum Teil sehr kleinen Feuchtbiotopen der Bergwälder fanden wir *D. saccifera* in Hangsümpfen, Quellhorizonten, kleinen im Frühjahr Wasser führenden Hangeinschnitten und in Wassergräben entlang der Bergstraßen und Forstwege. Standorte unterhalb von 1000 m liegen offensichtlich überwiegend in Bachtälern, in denen die Art bergab gewandert ist. Hier kann die Art dann auch schon gegen Ende Mai zur ersten Blüte kommen. Das heutige Verbreitungsbild dürfte noch sehr unvollständig sein.

Dactylorhiza sambucina dürfte zu den selteneren Arten der Peloponnes zählen, ist aber bereits von BRONGNIART für Lakonien und für die Umgebung von Patras angegeben worden. Die von uns gefundenen Populationen liegen im N-Parnon und in den Nordostausläufern des Chelmos zwischen 1350 und 1560 m Höhe, jeweils auf Wiesenflächen in lichten, krautarmen Kiefernwäldern. *D. sambucina* wächst hier zum Teil gemeinsam mit *D. romana* und bildet dann auch Hybriden. Die Art dürfte in Höhen über 1200 m eine größere Verbreitung besitzen, als uns bekannt ist. In diesen Gebieten wurde bisher nur wenig kartiert. Ob allerdings in diesen Höhenlagen auf der Peloponnes tatsächlich noch entsprechende Kiefernwälder mit günstigen Wuchsbedingungen vorkommen, bleibt zu untersuchen. Bisher sind aktuelle Vorkommen aus 6 Quadranten bekannt, aus weiteren 2 Quadranten liegen ältere Angaben vor.

Epipactis microphylla gehört zu den Arten, die in der Vergangenheit nie auf der Peloponnes gesucht worden sind, obwohl sie dort eine erstaunlich große Verbreitung besitzt. Sie dürfte den Schwerpunkt ihrer Verbreitung zwischen 500 und 1200 m Höhe haben. Ihre Standorte liegen in oder am Rande von *Quercus coccifera*- und sommergrünen Eichenwäldern, Kastanienwäldern, Zypressenhainen und Nadelwäldern, überraschend oft auf ehemals bewaldeten, aber jetzt völlig trocken erscheinenden Geröllhängen. Die Art ist bis Ende Mai nur als austreibende Pflanze zu kartieren. Sie kann anfänglich große Schwierigkeiten bei der Erkennung bereiten, da sie oft erstaunlich breite, jedoch sehr kurze Blätter hat, die zum Teil intensiv braunrot-violett gefärbt sind. Auf der Peloponnes ist *E. microphylla* bisher für mindestens 35 Quadranten nachgewiesen worden.

Listera ovata ist auf der Peloponnes nicht allzu häufig zu finden. An den Nordost- und Südwesthängen des Taigetos fanden wir sie zwischen 800 und 1400 m Höhe in krautreichen Bachtälern, teils unter Platanen, teils in Kiefernwäldern, auf Kalk. Auch an den Nordosthängen des Chelmos- und Panachaikon-Massivs fand sie sich in artenreichen Krauthängen im Nadelwald auf Flysch, hier zwischen 600 und 1350 m Höhe. Im Gegensatz zu den anderen Arten ist also *L. ovata* in bachbegleitenden Krautfluren und feuchten, aber nicht sumpfigen Hangflächen zu suchen. Sie fällt dort sehr wenig auf und wird oft übersehen, zumal sie offensichtlich selten in größeren Stückzahlen auftritt. Die zur Zeit bekannten 7 Fundquadranten dürften die wahre Verbreitung nur ungenau wiedergeben.

Über *Ophrys hebes* (Titelbild), den einzigen *Ophrys*-Vertreter, der ausschließlich in der montanen Region der Peloponnes vorkommt, ist 1980 ausführlich berichtet worden. Die Art ist danach

für mindestens 25 Quadranten bekannt und kommt offensichtlich nicht unterhalb 850 m Höhe vor. In der Mehrzahl besiedelt sie Nadelwälder, die nur teilweise mit Laubbäumen und Laubgebüsch vermischt sind, und bevorzugt nord- und nordwestexponierte Hänge, meist mit ausgeprägter Moosschicht. Nur selten steht sie an ausgesprochen warmen, fast nie an trockenen, felsigen Hangflächen, wohl nur auf Kalk. Die bisher festgestellten Hauptvorkommen auf der Peloponnes erstrecken sich vom Zentral-Massiv Arkadiens bis zu den Vorbergen der Ziria im Norden. Die Verbreitung im Nord-Parnon und im Taigetos muß noch genauer untersucht werden.

Orchis boryi wurde 1971 anlässlich der 4. Wuppertaler Orchideen-Tagung nur für Messenien nördlich der Ithome und für die Umgebung von Sparta angegeben. Heute ist die Art neben zwei älteren Angaben aus mindestens 30 Quadranten bekannt. Sie kommt zwischen 150 und 1100 m Höhe mit einem Schwerpunkt zwischen 390 und 500 m und einem weiteren Schwerpunkt zwischen 800 und 1100 m Höhe, bevorzugt auf Wiesen in Eichenwald, Zypressenwäldchen und in Busch-Phrygana unterschiedlicher Zusammensetzung auf Kalk und Schiefer vor.

BRONGNIART gab *Orchis mascula* für die Umgebung von Modon (Methoni) und für den Süden der Eparchie Piliias an. Diese Angaben sind wahrscheinlich, da der Aj. Nikolaos (484 m) und der Likodhimon Oros (959 m) zum Zeitpunkt der Expedition noch voll bewaldet gewesen sein dürften. Nach der totalen Entwaldung dürften hier heute keine Standortbedingungen für *O. mascula* bestehen. Die aktuellen Fundorte der Art liegen im wesentlichen zwischen 900 und 1530 m, nur selten unterhalb von 900 m. Die Art wächst überwiegend in Kiefern- und Tannenwäldern, in sommergrünen Eichen- und Kastanienwäldern, ebenso auf Rodungsflächen. Bei günstigen Bodenverhältnissen kann sie auf frisch gerodeten Hangflächen sehr große Populationen bilden. Sie bevorzugt Kalk und Flysch, wird auf Kalk mit zunehmender Trockenheit aber seltener und ist auf Marmor sehr selten. Mindestens 30 Fundquadranten sind heute von der Peloponnes bekannt, die sich auf die bekannten Bergmassive konzentrieren.

Orchis pallens wird von BRONGNIART für die Höhen Messeniens ohne nähere Ortsangabe genannt. Seitdem ist sie dort offensichtlich nicht mehr gefunden worden. Sie zählt auch heute noch zu den selteneren Arten der Peloponnes, obwohl sie stellenweise, zum Beispiel im Mänalon, große Populationen bilden kann. Ihre Standorte auf Kalk und Flysch liegen alle zwischen 1000 und 1450 m Höhe in lichten Tannen- und Kiefernwäldern mit schwach ausgeprägter Krautschicht, wo sie feuchtere und etwas moosige, aber wechselsonnige Stellen bevorzugt. Häufig fanden wir sie in Kieferschonungen, dagegen nie in sommergrünen Eichenwäldern. Die bisherigen Fundstellen liegen an den Nord- und Nordosthängen des Chelmos-Massives und seiner Vorberge, am Nordwest-Mänalon, im Zentral-Massiv Arkadiens und im Nord-Parnon. In 10 Quadranten ist sie bisher nachgewiesen worden.

Orchis pauciflora gehört zu den auffallenden Erscheinungen der zum Teil verkarsteten Kalkhänge der Peloponnes. Um so erstaunlicher ist es, daß sie von BRONGNIART nicht angegeben worden ist. Sie besitzt ihr Hauptverbreitungsgebiet zwischen 800 und 1300 m Höhe, kann aber bis auf 300 m herab vorkommen. Typische Biotope sind steinige, felsige Hänge und Hangterrassen, z. T. mit *Cistus*-, *Q. coccifera*- und *Juniperus*-Bewuchs, wechseldichte Phrygana, aber auch lichte Kiefern- und Tannenwälder, überwiegend auf Kalk, im Norden auch auf Flysch. In mindestens 39 Quadranten der Peloponnes ist die Art bis heute gefunden worden; weitere Funde, zum Beispiel im Erymanthos und im Gebiet um Vassä, halten wir für wahrscheinlich.

Orchis quadripunctata gilt wohl zu recht als eine der häufigsten Orchideenarten der Peloponnes. Aus mindestens 110 Quadranten sind aktuelle, aus weiteren 6 Quadranten ältere Angaben bekannt. Von 350 m bis 1300 m Höhe kommt sie gleichermaßen stark vor, geht aber auch fast bis 100 m hinab und bis 1500 m hinauf. Sie kann als überaus anpassungsfähige Art angesehen werden. Dies äußert sich auch in der enormen Vielfalt ihrer Biotope: überwiegend Wiesen und

Wiesenflecken in offener Phrygana unterschiedlichster Zusammensetzung, in immergrünem Buschwald, in sommergrünen Laubwäldern, in Küstenpineten und in Höhen oberhalb 800 m vor allem in Nadelwäldern.

Sehr selten ist *Orchis spitzelii* auf der Peloponnes, auch sie kann aber unter günstigen Bedingungen stattliche Populationen bilden. Die bisher gefundenen Standorte liegen zwischen 1000 und 1350 m Höhe: an den Nordost-Hängen des Chelmos zwischen den Bergen Marmari und Livadaki, auf den nordwestlich der Ziria vorgelagerten Bergen bei Sarandapichon und am westlich des Mánalon gelegenen Alogovouni nordwestlich von Magouliana. Sie wächst in Kiefern- und Nadelmischwald, meist mit *Orchis mascula* vergesellschaftet, auf meist krautarmen, aber gut mit Wasser versorgten und wechselsonnigen Hängen auf Flysch. Aus dem Rahmen fällt der Standort bei Magouliana, wo *O. spitzelii* auf einer fast nicht bewachsenen Schiefer-Halde vorkommt. Die Pflanzen sind dort deutlich kleiner und blasser als üblich. Die Art dürfte bei gründlichem Suchen noch häufiger auf der Peloponnes zu finden sein. Das Vorkommen im Ostätolischen Massiv, direkt nördlich des Golfes von Korinth, stellt das nächste Anschlußvorkommen auf dem Festland dar.

Für *Platanthera chlorantha* wurde uns noch vor wenigen Jahren ein ganz geheimer Standort angeboten. Heute wissen wir, daß die Art nicht nur im Taigetos an verschiedenen Stellen, sondern auch im Nordwest-Parnon, am Chelmos und an der Ziria mit ihren nordöstlichen Ausläufern in Höhen zwischen 790 und 1360 m Höhe wächst. Sie kommt sowohl in Tannen- und Kiefernwäldern als auch in sommergrünen Eichen- und in Kastanienwäldern vor. Immer steht sie an Stellen, die zumindest zeitweilig feucht sind: in und an Hangsümpfen, an Bachrinnen, in sommertrockenen Gräben und an nördlich oder nordwestlich exponierten Hängen. An wenigen Stellen treten die Pflanzen aus lichthem Flaumeichenwald auf offene Flächen heraus. Dort, wo sie vorkommt, ist sie durchaus kein Einzelgänger, sondern wächst in größeren, flächig ausgedehnten Populationen. *Platanthera chlorantha* ist auf der Peloponnes für mindestens 9 Quadranten nachgewiesen worden.

Abweichend von den bisher vorgestellten Arten, wollen wir noch eine Art behandeln, die auf der Peloponnes ausschließlich auf Meereshöhe vorkommt: *Orchis palustris*. Im Gegensatz zu *Orchis laxiflora*, die nahezu in allen Flußtälern und höhergelegenen wasserdurchflossenen Talauen in Feuchtwiesen wächst, bleibt *Orchis palustris* auf küstennahe Sumpfwiesen beschränkt. Diese galten in der Vergangenheit als berüchtigte Malariagebiete und wurden fast umfassend trockengelegt. Die auf den Nomos-Karten von 1972 noch eingezeichneten weitläufigen Sumpfgebiete an der Westküste der Ilias und an der Evrotas-Mündung sind heute trockengelegt und landwirtschaftlich genutzt; hier sucht man vergeblich nach *O. laxiflora* und *O. palustris*. Größere Vorkommen von *O. palustris* gibt es noch heute am 16 km langen Küstenstreifen zwischen Kaiafa und Iannistochori in Verlandungssümpfen und Moorwiesen des Kaiafa-Sees, in den Küsten-Pineten westlich des Kaiafa-Sees und im Dünenbereich. Hier kommt die Art in der typischen Form, in großen Misch- und Hybridpopulationen mit *O. laxiflora* vor. Speziell im Verlandungs- und Schilfgürtel dagegen erreichen die Pflanzen die imponierende Höhe von ca. 150 cm. Während die Populationen im Verlandungsbereich des Kaiafa-Sees relativ ungefährdet erscheinen, dürften die Populationen der Feuchtwiesen, die als Kuhweiden genutzt werden, gefährdet sein. Ein weiteres großes Vorkommen fanden wir an den Seen und Feuchtwiesen der Pineten südlich von Kap Araxos, wo die Art in mächtigen Exemplaren im Schilfgürtel wächst. Vier Quadranten sind demnach für die Peloponnes gesichert (EG 32, 55, 54, 53), während die ältere Angabe (EG 62) der Landwirtschaft zum Opfer gefallen sein dürfte.

Die aktuellen Verbreitungskarten weiterer Orchideenarten liegen in stark veränderter Form im Entwurf vor und sollten in naher Zukunft veröffentlicht werden. Für Fundmeldungen, die die Verbreitungsbilder vervollständigen, sind wir jederzeit dankbar.

Fig. 4: *Aceras anthropophorum* (L.)
W. T. Aiton

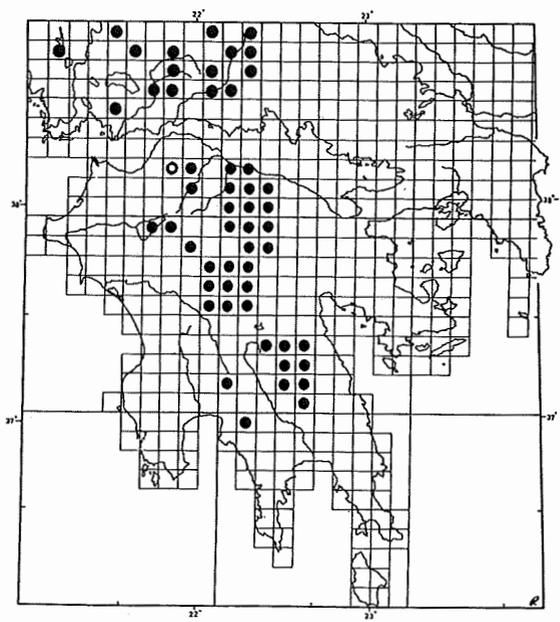
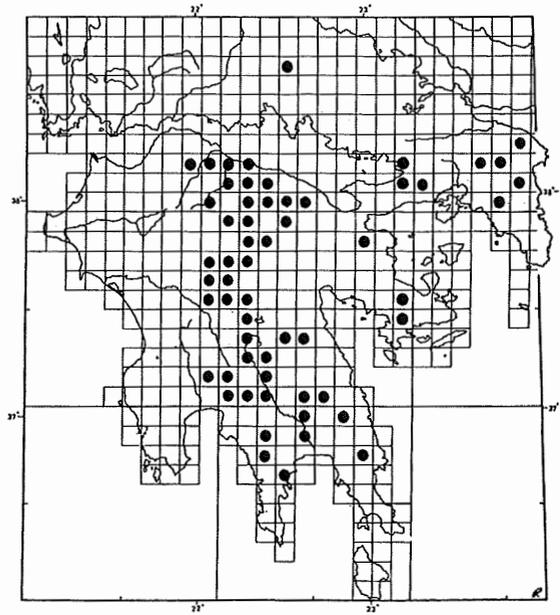


Fig. 5: *Cephalanthera damasonium*
(Mill.) Druce

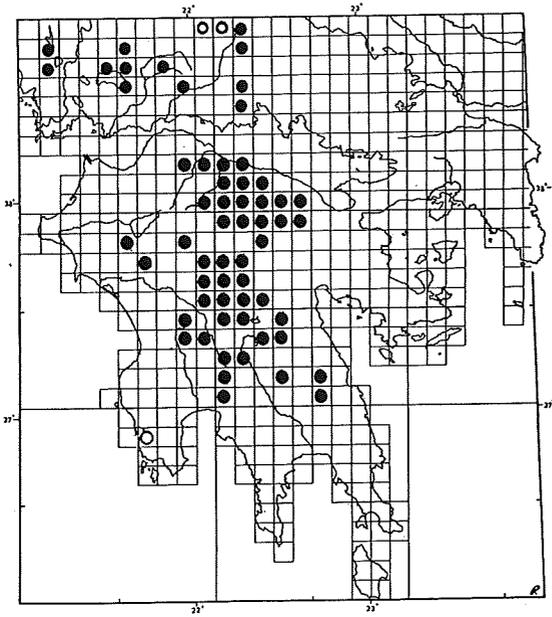


Fig. 6: *Cephalanthera longifolia* (L.)
Fritsch

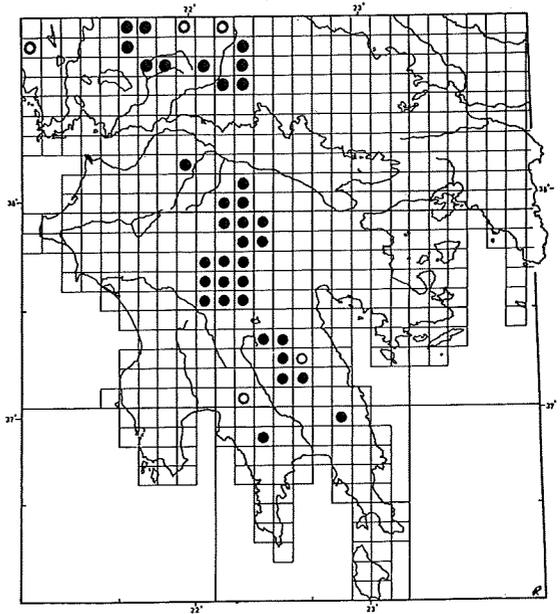


Fig. 7: *Cephalanthera rubra* (L.)
L. C. Rich.

Fig. 8: *Dactylorhiza romana* (Sebast.)
Soó

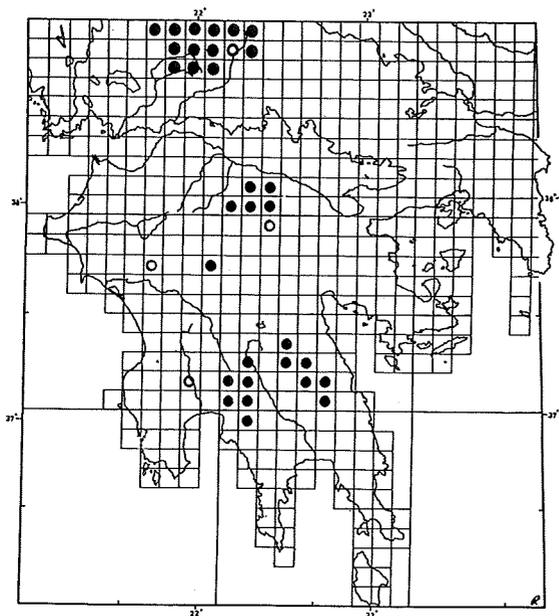
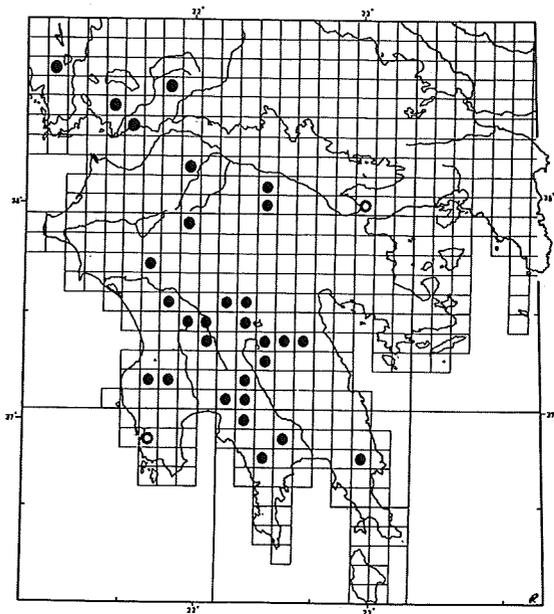


Fig. 9: *Dactylorhiza saccifera*
(Brongn.) Soó

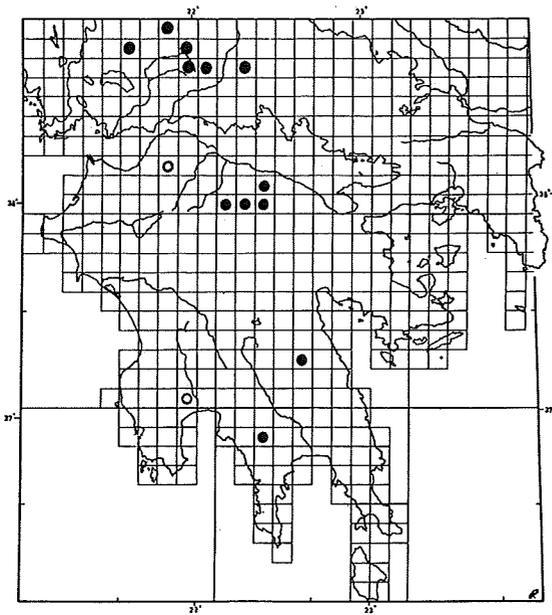


Fig. 10: *Dactylorhiza sambucina* (L.)
Soó

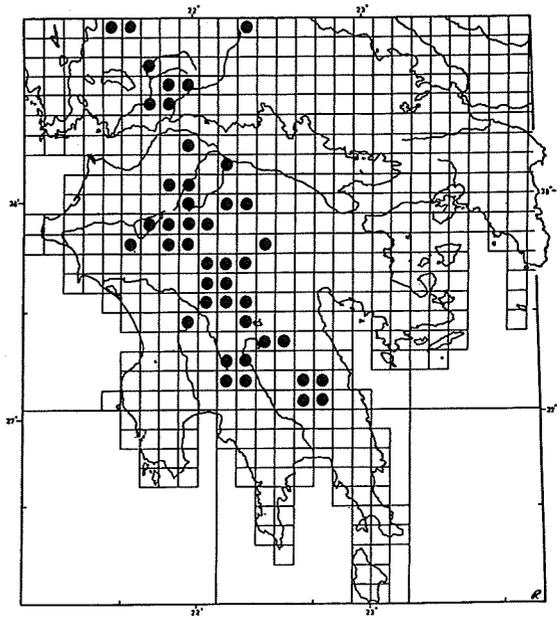


Fig. 11: *Epipactis microphylla*
(Ehrh.) Sw.

Fig. 12: *Listera ovata* (L.) R. Br.

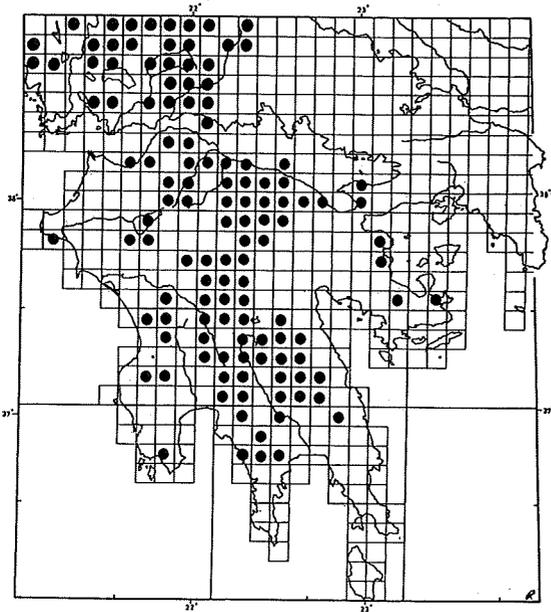
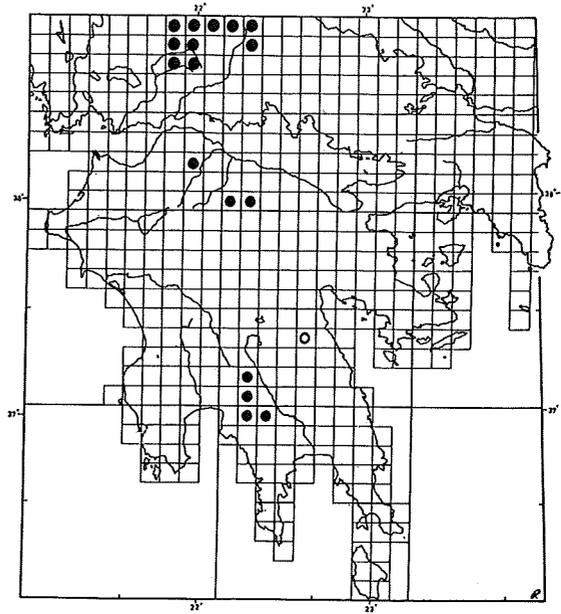


Fig. 13: *Neotinea maculata* (Desf.)
Stearn

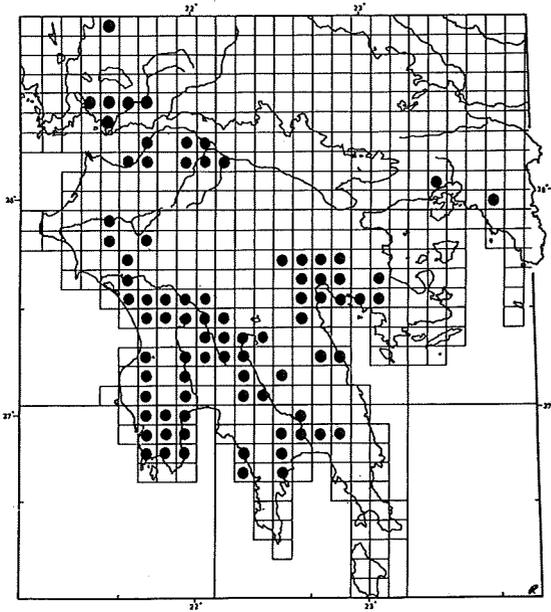


Fig. 14: *Ophrys argolica* H. Fleischm.

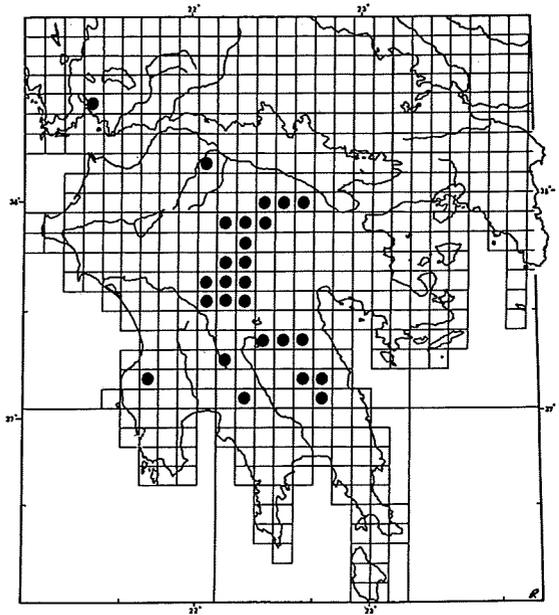


Fig. 15: *Ophrys hebes* (Kalopissis)
B. & E. Willing

Fig. 16: *Orchis boryi* Rchb. f.

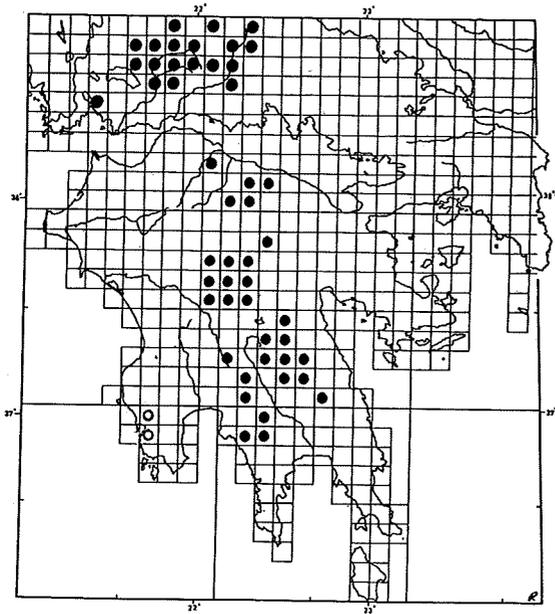
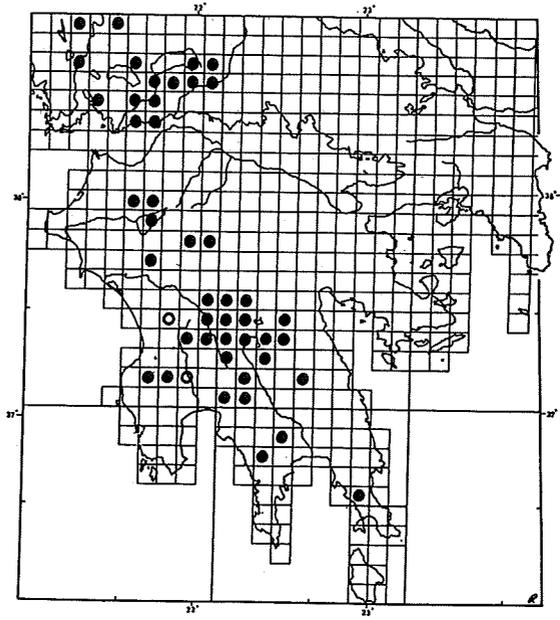


Fig. 17: *Orchis mascula* (L.) L.

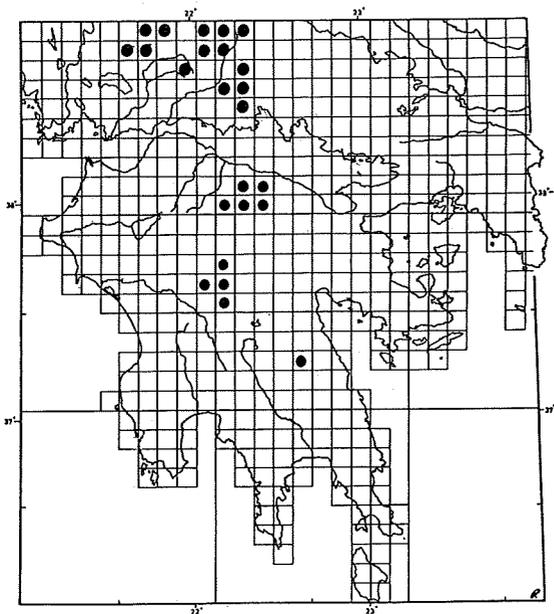


Fig. 18: *Orchis pallens* L.

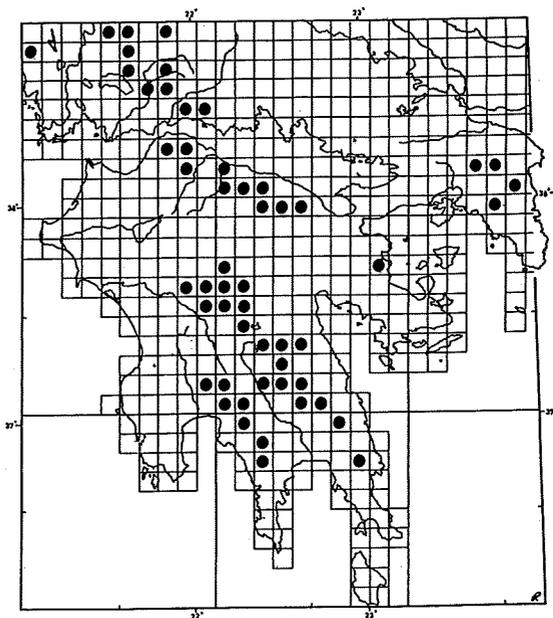


Fig. 19: *Orchis pauciflora* Ten.

Fig. 20: *Orchis quadripunctata*
Cyr. ex Ten.

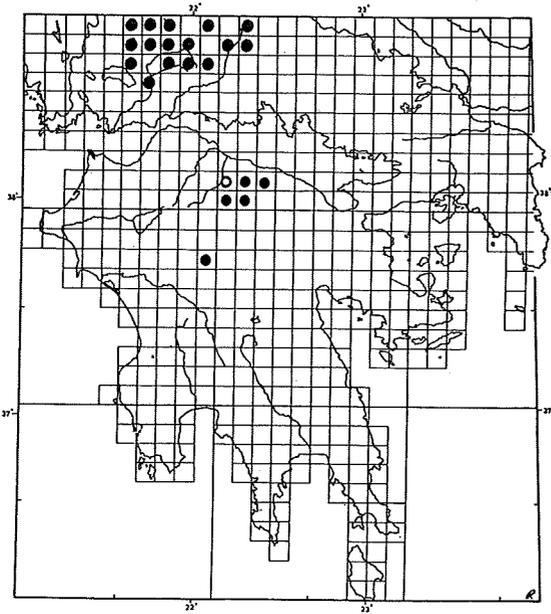
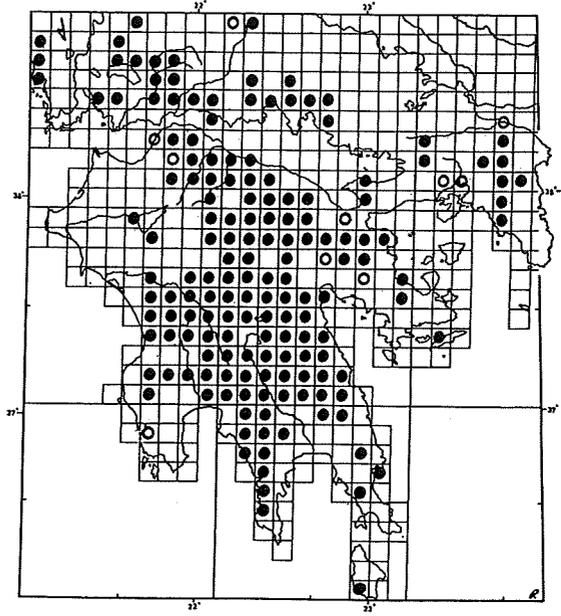


Fig. 21: *Orchis spitzelii* Sauter ex
W. Koch

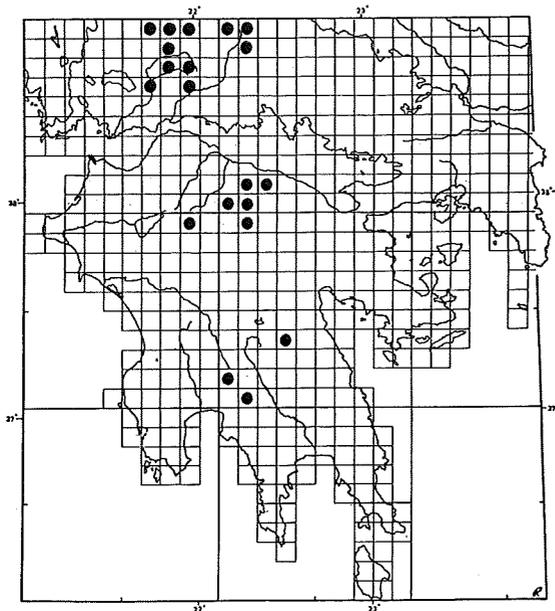


Fig. 22: *Platanthera chlorantha*
(Custer) Rchb.

Literaturverzeichnis

- BAYER, M., S. KÜNKELE & E. WILLING: Interimskarten zur Verbreitung der südgriechischen Orchideen. – Mitt. Bl. Arb. Kr. Heim. Orch. Baden-Württ. **10** (3/4): 114–216; 1978.
- BRONGNIART, A.: Les orchidées. In: Expédition scientifique de Morée. Section des Sciences Physiques. – **3** (2): 259–267, Taf. 30–32; Paris 1832.
- NELSON, G.: Bekenntnis zur Orchidee *Orchis iberica*. 32 S., 5 Taf.; Zürich; 1965.
- WILLING, B. & E.: Ergänzende Beobachtungen zu *Ophrys hebes* aus Süd-Griechenland. – *Orchidee* **31** (4), 155–159, 1980.
- WOLLIN, H.: Über *Orchis boryi* Rchb. f. – *Orchidee*, Sonderheft Dezember 1972, 95–97, 1972.

Barbara und Dr. Eckhard Willing, Curtiusstraße 90, D-1000 Berlin 45

Die fossile Dokumentation der Orchideen

Zusammenfassung: Alle bisher zu den Orchideen gezählten fossilen Pflanzenreste werden zusammengestellt und diskutiert. Die Deutung der meisten Funde bleibt umstritten. Einigermäßen sicher sind Orchideen durch Fossilfunde für das Pleistozän, vielleicht für das Pliozän sowie für das Ober-Miozän nachgewiesen. Dennoch legen evolutionstheoretische Überlegungen eine Orchideen-Entwicklung etwa ab dem Paläozän nahe. Das geringe Fossilisationspotential der Orchideen wird als Ursache der großen Seltenheit fossiler Orchideenreste diskutiert.

Summary: The fossil record of orchids.

The discussion of fossils attributed to the orchids shows, that nearly all fossil remains known till today are unsafe. Only for pleistocene, pliocene and upper-miocene times orchids seem to be well documented by fossils. But taking theoretical aspects about the evolution of orchids (and bees) into consideration one would expect, that orchid-development has started quite earlier in palaeocene time. The poor fossil record of orchids is due to the minimal chance given these plants to get embedded into sediments and fossilized.

Einschränkende Faktoren

Es überrascht, daß angesichts der großen Artenfülle heutiger Orchideen sowie ihrer Verbreitung über die ganze Erde unsere Kenntnisse über die Entwicklungsgeschichte dieser Pflanzenfamilie äußerst gering sind. Besonders der fossile Befund ist so dürftig, daß sich die vorherrschende Meinung festigte, die Orchideen seien sehr jungen Ursprungs und befänden sich daher noch voll in ihrer evolutiven Phase (z. B. SCHULTES 1960, SCHMID & SCHMID 1977). Dem steht jedoch die Meinung anderer Autoren entgegen (z. B. GARAY 1960, 1964, 1972, STEBBINS 1950), die die Evolution der Orchideen aus theoretischen Überlegungen bis in die frühe Kreidezeit (vor ca. 130 Millionen Jahren) zurückverfolgen möchten.

Die Seltenheit fossiler Orchideenreste läßt sich jedoch leicht erklären:

1. Da unter Orchideenkundlern (Rezent-Botanikern) die Ansicht vorherrscht, diese Pflanzenfamilie sei sehr jungen Ursprungs, wurde bisher nicht genügend nach fossilen Belegen gesucht. Die wenigen von paläobotanischer Seite beschriebenen Funde wurden entweder nicht zur Kenntnis genommen oder ihre Orchideen-Natur abgelehnt. Was man aber nicht sucht oder gar ignoriert, kann man nicht finden.

Auch von paläobotanischer Seite besteht kein sonderliches Interesse speziell an Orchideen, so daß man weitgehend auf Zufallsfunde bei der Bearbeitung fossiler Floren angewiesen ist.

2. Die Seltenheit fossiler Orchideenfunde läßt sich weiterhin durch ihr äußerst geringes Fossilisationspotential erklären. Ökologisch bedingt bevorzugen Orchideen Standorte, an denen die Chancen, von Sedimenten umhüllt und konserviert zu werden, gleich Null sind. Das trifft für Erdorchideen auf Wiesen und Magerrasen, dazu oft auf stark geneigten Hängen genauso zu wie für die epiphytischen Baumorchideen tropischer Urwälder, in denen abgestorbene Pflanzenreste ohnehin innerhalb kürzester Zeit verrotten und abgebaut werden. Am ehesten sollte man fossile Orchideenreste in Ablagerungen von Sümpfen und Mooren erwarten, die Standorte feuchtigkeitsliebender Erdorchideen sein können. In diese Richtung weisen auch die Funde von VENT (1965), die, als „cf. *Epipactis palustris* (Mill.) Crantz“ bestimmt, in Quell-Kalksinter eingebettet sind.

Generell kann festgestellt werden, daß Pflanzenreste, die für Orchideen signifikante Merkmale zeigen, also z. B. zarte Blüten, ohnehin nur sehr bedingt fossil erhaltungsfähig sind.

3. Ein weiteres Problem bei dem Bemühen, fossile Orchideen nachzuweisen, ist die Tatsache, daß sich isolierte Orchideenreste meist nicht signifikant von anderen Pflanzenfamilien inner-

			0
Q U A R T Ä R	Holozän	(Gegenwart)	0,01
	Pleistozän	Jung-Pleistozän	0,1
		Mittel-Pleistozän	0,2
		Alt-Pleistozän	0,8
		Ältest-Pleistozän	1,8
T E R T I Ä R	Jung - Tertiär (Neogen)	Pliozän	6
		Miozän	22,5
	Alt - Tertiär (Paläogen)	Oligozän	37,5
		Eozän	53,5
		Paläozän	65
K R E I D E ↓			

Abb. 1: Stufengliederung des Tertiärs und Quartärs. Die Zahlen geben das Alter in Millionen Jahren an.

halb der Monocotyledonen unterscheiden. Im Falle erhaltener Blattsubstanz läßt sich u. U. mit Hilfe der Cuticular-Analyse noch am ehesten der Nachweis der Zugehörigkeit zu den Orchideen führen. Allerdings weisen TOMLINSON (1974) und WILLIAMS (1975) darauf hin, daß sich die Strukturen der Stomata bei Orchideen und anderen Monocotyledonen sehr ähnlich sehen.

Ebenso schwierig, wenn nicht gar unmöglich ist der Nachweis fossiler Orchideen mit Hilfe der Pollenanalyse zu erbringen. Einerseits sind den zu schweren Pollinien vereinigten Pollen der Orchideen, die nur durch Insekten transportiert werden, in der Verbreitung sehr enge Grenzen gesetzt, im Gegensatz etwa zu windtransportierten Gräserpollen, die sich in entsprechenden Sedimenten zu Millionen finden lassen. Andererseits dürfte es unmöglich sein, einzelne Pollenkörner zu erkennen, die aus Pollinien herausgebrochen sind. Diese Feststellung trifft auch für die Asclepiadaceen zu, neben den Orchideen die einzige Angiospermen-Familie, die Pollinien besitzt. Dementsprechend fehlen bezeichnenderweise in der Zusammenstellung aller fossil bekannter Pollen und Sporen von MÜLLER (1970) und POTONIÉ (1967) diese beiden Familien. Aus diesen Gründen ist es verständlich, daß die systematische Suche nach Orchideenpollen in verschiedenen Fraktionen des eozänen London-Tons (CHANDLER 1964, MACHIN 1971) erfolglos blieb.

Zusammenfassend läßt sich daher feststellen, daß fossile Orchideen sich aufgrund schlechter Fossilisationsbedingungen und der schwierigen Deutung solcher Reste generell nicht leicht werden nachweisen lassen. Die Seltenheit eindeutiger fossiler Befunde darf jedoch nicht zu der Ansicht verleiten, es hätte im Tertiär noch keine Orchideen gegeben und diese Familie sei sehr jungen Ursprungs.

Der fossile Befund

Im folgenden Kapitel sollen alle Fossilreste, deren Zugehörigkeit zu den Orchideen diskutiert wurde, aufgeführt werden. Diese Aufstellung stützt sich im wesentlichen auf die Arbeiten von SCHMID & SCHMID (1973, 1977). Nacheiszeitliche Pollenfunde (GODWIN 1960, 1967, 1968, 1975, auch in TURNER 1970) werden nicht berücksichtigt, da sie bei einem Alter von ca. 3000 bzw. 9500 Jahren nicht als fossil gelten und somit für die Rekonstruktion der Entwicklungsgeschichte der Orchideen ohne Belang sind. Die Aufreihung der fossilen Funde erfolgt mit steigendem geologischen Alter vom Pleistozän bis zurück zum Eozän. Alle bisher diskutierten (fraglichen) Orchideenreste gehören damit der Tertiär-Formation an (s. Abb. 1).

1. Pleistozän

Aus dem Eiszeitalter, dem Pleistozän, sind trotz des geringen Alters kaum fossile Orchideenreste bekannt geworden. Lediglich VENT (1965) beschrieb Abdrücke von Blättern und Früchten aus dem Travertin vom Weimar-Ehringsdorf. Diese Kalktuffe wurden während der letzten Zwischen-Eiszeit, dem Riss-Würm-Interglazial, also vor etwa 100000 Jahren abgelagert. Vor allem die breiten Blattabdrücke (Abb. 2) erinnern sehr an Blätter heutiger *Epipactis*-Arten, weswegen VENT seine Funde als „cf. *Epipactis palustris* (Mill.) Crantz“ bezeichnet hat. Obwohl die Ähnlichkeit der fossilen Funde mit rezenten Orchideenblättern groß ist, wurde die Zugehörigkeit der von

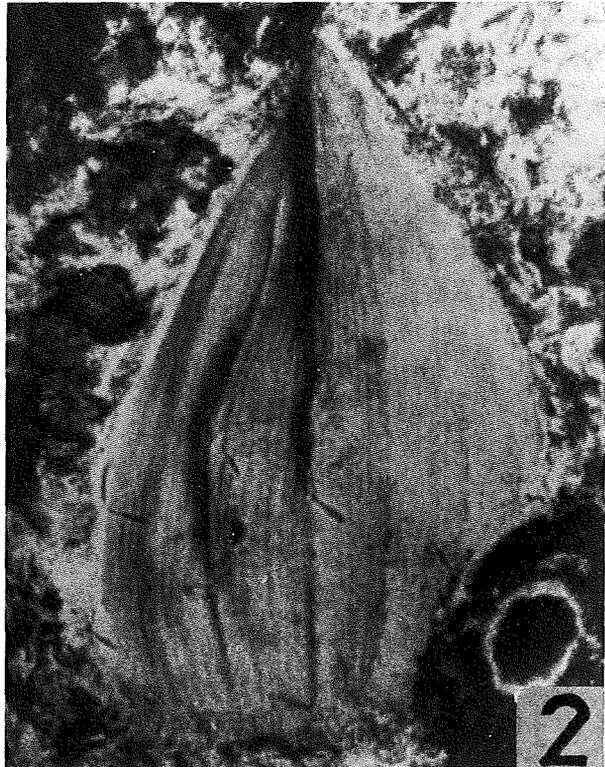


Abb. 2: cf. *Epipactis palustris* Vent aus dem pleistozänen Travertin von Weimar-Ehringsdorf (DDR); Abdruck eines Blattes und Querschnitt durch eine Fruchtkapsel (unten rechts). Vergr. ca. 2 ×.

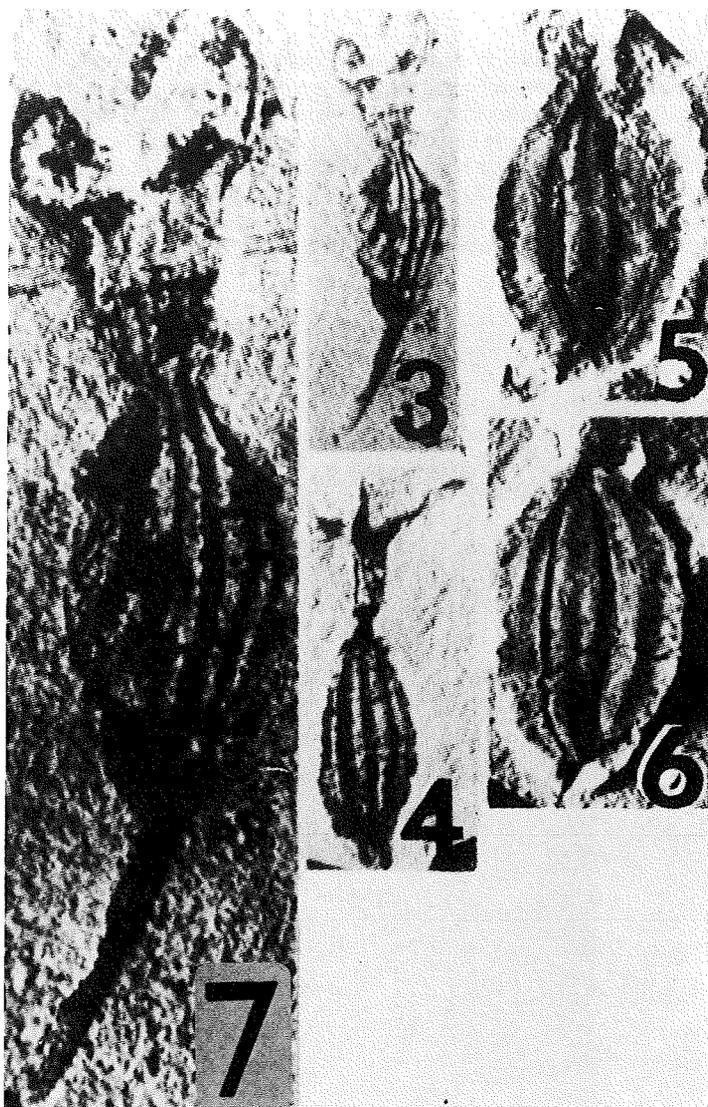


Abb. 3–7: Fruchtkapseln aus dem Ober-Pliozän von Willershausen bei Göttingen, die von STRAUS (1954, 1969) zu den Orchideen gestellt wurden.

Abb. 3: *Orchidacites wegelei* Straus; Fruchtkapsel mit dreizähligen Blütenresten. Vergr. ca. 2 ×.

Abb. 4: *Orchidacites orchidioides* Straus; Fruchtkapsel mit anhaftenden Blütenresten. Vergr. ca. 2 ×.

Abb. 5 und 6: *Orchidacites cypridioides* Straus; breite Fruchtkapseln. Vergr. ca. 2 ×.

Abb 7: *Orchidacites wegelei*; Fruchtkapsel mit anhaftenden Blütenresten. Vergr. ca. 5 ×.

VENT beschriebenen Stücke zu den Orchidaceae von GARAY (1972, zit. in SCHMID & SCHMID 1977) nach dem Studium der Abbildungen abgelehnt.

2. Pliozän

Die nächstälteren Pflanzenreste, die als Orchideen gedeutet wurden, beschrieb STRAUS (1954, 1969) aus oberpliozänen Tonen der Ziegeleigrube von Willershausen bei Göttingen. Dieser Fundort hat eine berühmte fossile Flora geliefert, die etwa 2 Millionen Jahre alt ist. Es handelt sich um verschiedene isolierte Fruchtkapseln mit anhängenden, verdorrten Blütenresten, die von STRAUS als „*Orchidacites orchidioides*, *O. wegelei* und *O. cyripedioides*“ bezeichnet wurden (Abb. 3–7). Wegen ihrer Ähnlichkeit mit Fruchtkapseln heutiger Arten hält STRAUS seine Funde für Orchideenreste und leitet davon ab, daß die meisten der heutigen Erdorchideen ursprünglich epiphytisch lebten und unsere Erdorchideen nur sekundäre terrestrische Relikte seien. Diese Auffassung steht allerdings im Gegensatz zur Ansicht der meisten Orchideenkundler (z. B. BRIEGER 1958, 1960, GARAY 1960, 1964, 1972, SANFORD 1974), wonach die terrestrische Lebensweise wohl die ursprüngliche war, von der sich die epiphytische ableiten läßt.

Mehrere Bearbeiter sind der Orchideen-Deutung der Funde von STRAUS gefolgt. ANDREWS (1970), MELCHIOR (1964), GOTHAN & WEYLAND (1973) akzeptierten die Fruchtkapseln als eindeutig zu den Orchideen gehörig. KIRCHHEIMER (1957) blieb jedoch skeptisch und wies auf die Ähnlichkeit der pliozänen Reste mit jungen Früchten von Styracaceen hin, einer von den Orchideen weit entfernten Familie innerhalb der Dicotyledonen. Für die Deutung als Orchideenreste spricht jedoch der Umstand, daß bei heutigen Orchideen (wie bei den pliozänen Funden) in fruchtendem Zustand oft noch Blütenreste der reifen Fruchtkapsel anhaften, bei Styracaceen jedoch nie. Schwieriger bleibt die Deutung dieser Blütenreste selbst, da jeweils nur 3 Blütenblätter erkennbar sind, die sich nicht eindeutig als Sepalen, Petalen oder gar als Säule interpretieren lassen. STRAUS (1969) hält die Reste für Kronblätter. Es dürfte sich aber wohl eher um Kelchblätter handeln (SCHMID & SCHMID 1973). GARAY (1972, zit. in SCHMID & SCHMID 1977) akzeptiert jedoch die Zugehörigkeit der *Orchidacites*-Früchte zu den Orchideen nicht auf Grund ihrer großen Anzahl von Rippen (8), die bei heutigen Orchideenfrüchten 6 nicht überschreiten. Auch DRESSLER (1972, zit. in SCHMID & SCHMID 1977) ist bezüglich der Zugehörigkeit zu den Orchideen skeptisch, hält allerdings *Orchidacites cyripedioides* für eine mögliche Orchidee, da sie einer *Cattleya*-Frucht sehr ähnlich sähe.

Obwohl die Orchideen-Deutung der pliozänen Früchte von STRAUS durch die meisten Autoren akzeptiert wurde, hat jüngst GREGOR (1984) eine neue Zuordnung vorgenommen. Er vergleicht die pliozänen Stücke mit verschiedenen rezenten Vertretern der Gattung *Elaeagnus* (Ölweide) aus dem japanisch-südostasiatischen Raum. Den *Elaeagnus*-Früchten und den pliozänen Exemplaren ist gemeinsam, daß ihnen eine abgetrocknete Blütenhülle anhängt. Auch die von STRAUS nachgewiesenen Zellstrukturen von *Orchidacites* stimmen bis ins Detail mit denen von *Elaeagnus*-Steinkernen überein. So stellen z. B. seine mit schwach gewellten und getüpfelten Zellwänden versehenen „Epidermis-Zellen“ eindeutig die Zellen des fleischig-ledrigen Perianths der *Elaeagnus*-Steinkerne dar. Nachdem somit auch die Zellstrukturen befriedigend geklärt wurden, kombiniert GREGOR die pliozänen Funde als „*Elaeagnus orchidioides* (Straus) Gregor nov. comb.“. Damit schließt GREGOR (1984) eine Zuordnung von „*Orchidacites orchidioides* Straus“ und „*O. wegelei* Straus“ zu den Orchideen aus, während die Natur von „*O. cyripedioides* Straus“, denen anhängende Blütenreste fehlen, weiterhin ungeklärt bleibt.

3. Miozän

Der nächstältere Orchideenfund stammt aus den Plattenkalken der oberen Süßwassermolasse (Miozän) und ist etwa 15 Millionen Jahre alt. Es handelt sich um ein Fossil aus der berühmten Flora von Öhningen am Bodensee, das erst kürzlich beschrieben wurde (MEHL 1984). Die iso-

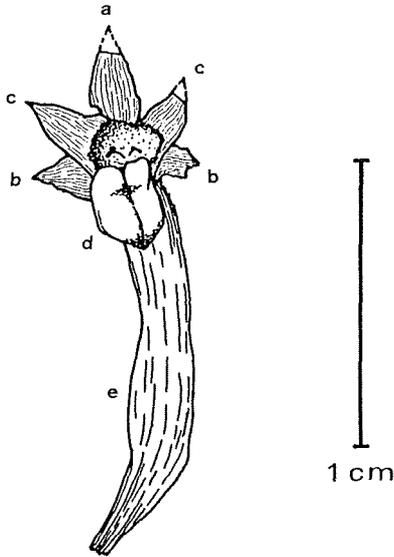


Abb. 9: Rekonstruktive Umzeichnung des fossilen Befundes von *Eoorchis miocaenica* Mehl; Vergr. ca. 3,5 x.



Abb. 8: *Eoorchis miocaenica* Mehl aus dem Ober-Miozän von Öhningen am Bodensee; Blüte mit anhängender Fruchtkapsel. Vergr. ca. 3,5 x.

lierte Einzelblüte mit anhängender Fruchtkapsel zeigt eindeutig zygomorphen Bau mit ausgebildetem Labellum und alternierend angeordneten Sepalen und Petalen und weist somit sehr große Ähnlichkeit zu Orchideenblüten auf (Abb. 8 und 9). Bezüglich einer eingehenden Beschreibung und Bewertung des Fundes sei auf die Darstellung von MEHL (1984) verwiesen*). Von allen bislang als Orchideen gedeuteten Fossilien weist die als „*Eoorchis miocaenica* nov. gen., nov. sp.“ benannte Blüte die größte Ähnlichkeit mit rezenten Orchideen auf. Es dürfte sich somit um den ältesten bisher bekannten fossilen Beleg der Orchideen handeln. Bei allen folgend diskutierten noch älteren Funden ist eine Zuordnung zu den Orchideen wohl nicht nachvollziehbar.

4. Oligozän

Aus 25 Millionen Jahre alten Schichten des Oligozäns von Florissant/Colorado (USA) beschrieb COCKERELL (1915) einen fetzenförmigen Pflanzenrest, den er allein auf Grund seines unregelmäßigen Umrisses als isolierte Lippe einer Frauenschuh-Blüte interpretiert und als „*Antholithes pediloides*“ benannt hat (Abb. 10). Diese Deutung ist bisher nur auf Ablehnung gestoßen (MACGINITIE 1953). Auch GARAY (1972, zit. in SCHMID & SCHMID 1977) vermutet, daß *Antholithes pediloides* eher mit *Aristolochia* in Verbindung zu bringen sei als mit Orchideen. Diese Deutung

*) (Als Korrektur zu MEHL 1984 ist anzumerken, daß folgende Abmessungen der Blüte richtig heißen müssen: Lippe = 3,2 mm lang und 2,35 mm breit, betr. S. 12; Vergrößerung von Abb. 1 und Abb. 2 = 3,5 x, betr. S. 21).

Abb. 10: *Antholithes pediloides* Cockerell aus dem Oligozän von Florissant/Colorado (USA); unbestimmbarer, fetzenförmiger Pflanzenrest. Vergr. ca. 4 x.

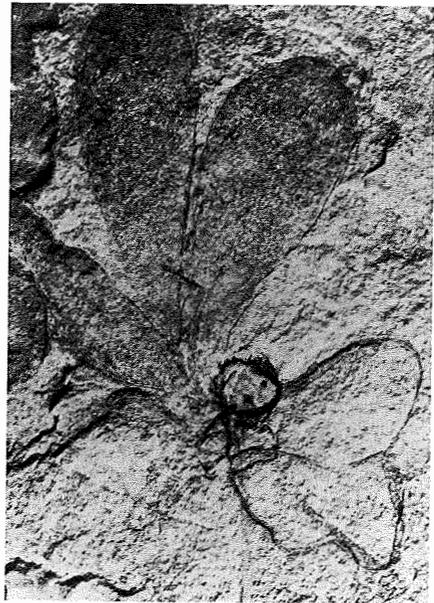
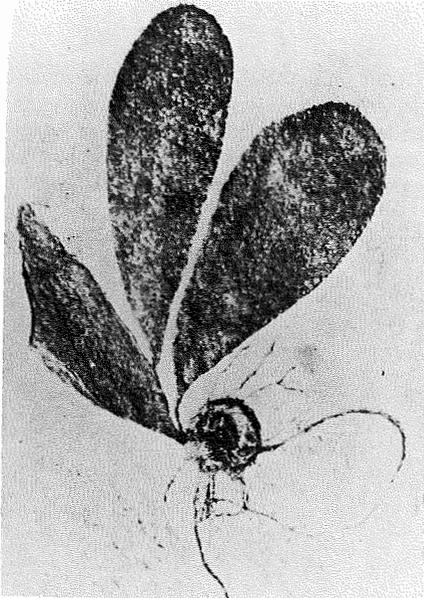
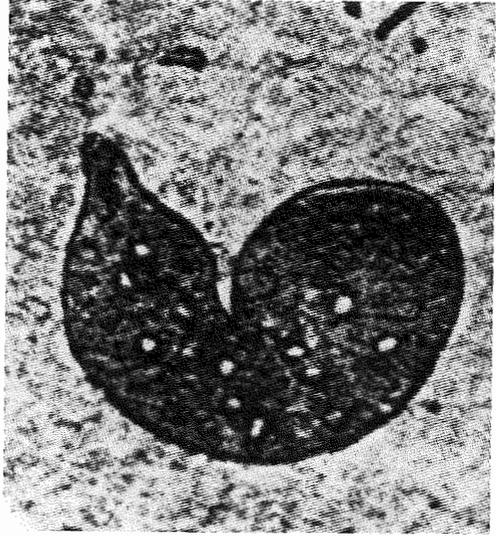


Abb. 11: *Protorchis monorchis* Massalongo aus dem Eozän vom Monte Bolca bei Verona (Italien); Knolle mit Wurzeln und drei Blättern. Links: Rekonstruktion der Original-Abbildung aus MASSALONGO (1959a); rechts: neue Foto-Abbildung desselben Stückes aus SCHMID & SCHMID (1977). Vergr. ca. 1,5 x.

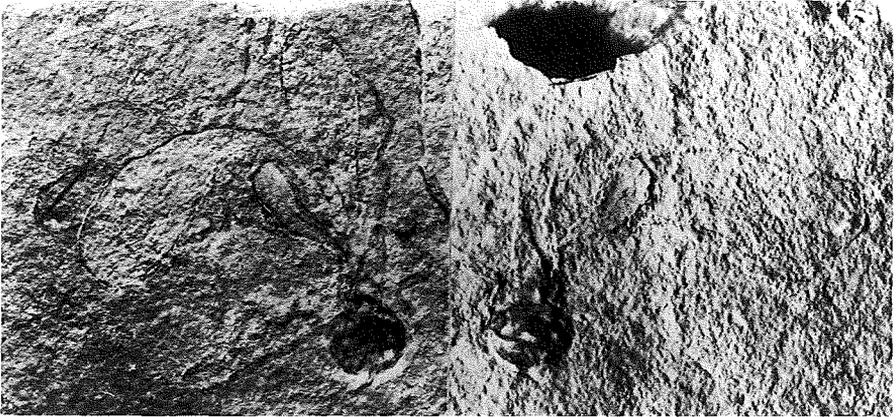


Abb. 12: *Protorchis monorchis* Massalongo aus dem Eozän vom Monte Bolca bei Verona (Italien); Kalkplatte und Gegenplatte mit einer beblätterten Knolle. Nach SCHMID & SCHMID (1977). Vergr. ca. 1,2 x.

erscheint jedoch genauso spekulativ, da es sich bei dem Stück sicher um irgendwelche zerhackselten Blattreste handelt, die mangels geeigneter Merkmale wohl niemals einer Pflanzenfamilie zugeordnet werden können.

5. Eozän

Im letzten Jahrhundert beschrieb MASSALONGO (1857, 1858, 1859a, 1859b) vier Fundstücke aus dem eozänen Plattenkalk (45 Millionen Jahre alt) vom Monte Bolca bei Verona (Italien), der eine berühmte Fauna und Flora geliefert hat. Es handelt sich um Rhizome mit wenigen anhängenden Blättchen, die als „*Protorchis monorchis*“ und „*Palaeorchis rhizoma*“ beschrieben, aber nur unzulänglich abgebildet worden sind. Es ist das Verdienst von SCHMID & SCHMID (1973,

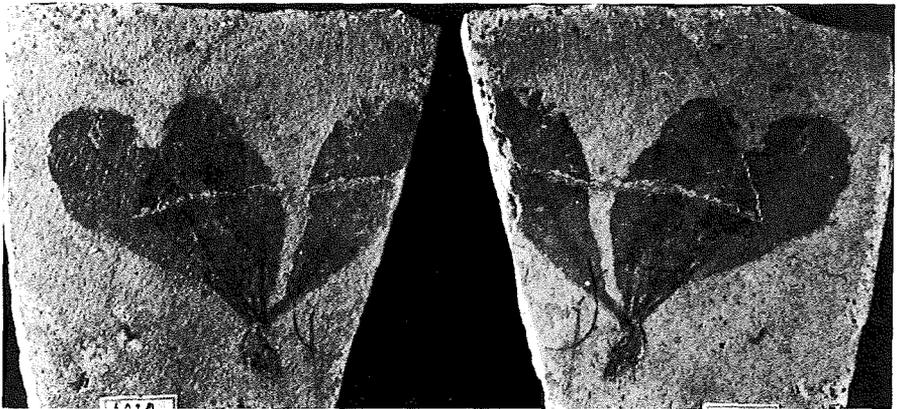


Abb. 13: *Protorchis monorchis* Massalongo aus dem Eozän vom Monte Bolca bei Verona (Italien); Platte und Gegenplatte, eine beblätterte Knolle zeigend. Nach SCHMID & SCHMID (1977). Etwa nat. Größe.

Abb. 14: *Palaeorchis rhizoma* Massalongo aus dem Eozän vom Monte Bolca bei Verona (Italien); Rhizom mit zugehörigen Blatt-Abdrücken und runden Blatt-Narben. Nach SCHMID & SCHMID (1977). Etwa nat. Größe.



1974, 1977), diesen höchst interessanten Funden nachgegangen zu sein und alle Stücke abgebildet zu haben. Bezüglich Einzelheiten in der Erforschungsgeschichte und der Deutung dieser eozänen Funde sei auf diese Arbeiten von SCHMID & SCHMID verwiesen. Die Abbildungen aus SCHMID & SCHMID 1977 werden hier wiedergegeben (Abb. 11–14). Obwohl sich MASSALONGO zur systematischen Stellung seiner Funde sehr vorsichtig äußerte und beide Arten zu der neuen Familie „*Protorchidaceae*“ zusammenfaßte und damit gleichberechtigt neben die Orchidaceae stellte, wurde er meist dahingehend falsch zitiert (DARRAH 1940, KRACKOWIZER 1964, ROLFE 1909–1912), er habe seine fossilen Pflanzen als Orchideen gedeutet. Die Aufstellung des neuen Taxons „*Protorchidaceae*“ beweist jedoch MASSALONGOs vorsichtige Stellungnahme gegen eine Zuordnung zu den Orchidaceae. Außerdem diskutiert MASSALONGO auch die mögliche Zugehörigkeit einiger seiner Funde zu den Araceae, die er für eng verwandt mit den Orchideen hält.

Die Beurteilung der umstrittenen Fossilien MASSALONGOs ist widersprüchlich. Entgegen MASSALONGOs eigener Zuordnung hält GARAY (1972, zit. in SCHMID & SCHMID 1977) einige der Stücke für echte Orchideen. Seiner Ansicht nach ist unter allen Fossilien, deren Zugehörigkeit zu den Orchideen diskutiert worden ist, *Protorchis monorchis* der wahrscheinlichste Vertreter dieser Familie auf Grund seiner großen Ähnlichkeit zu *Orchis pallens*. Auch ROSA (1975) sieht in *Protorchis monorchis* eine echte Orchidee, da sie der rezenten venezolanischen Art *Platystele ornata* GARAY sehr ähnlich sähe. Dagegen kommt van STEENIS (1973, zit. in SCHMID &

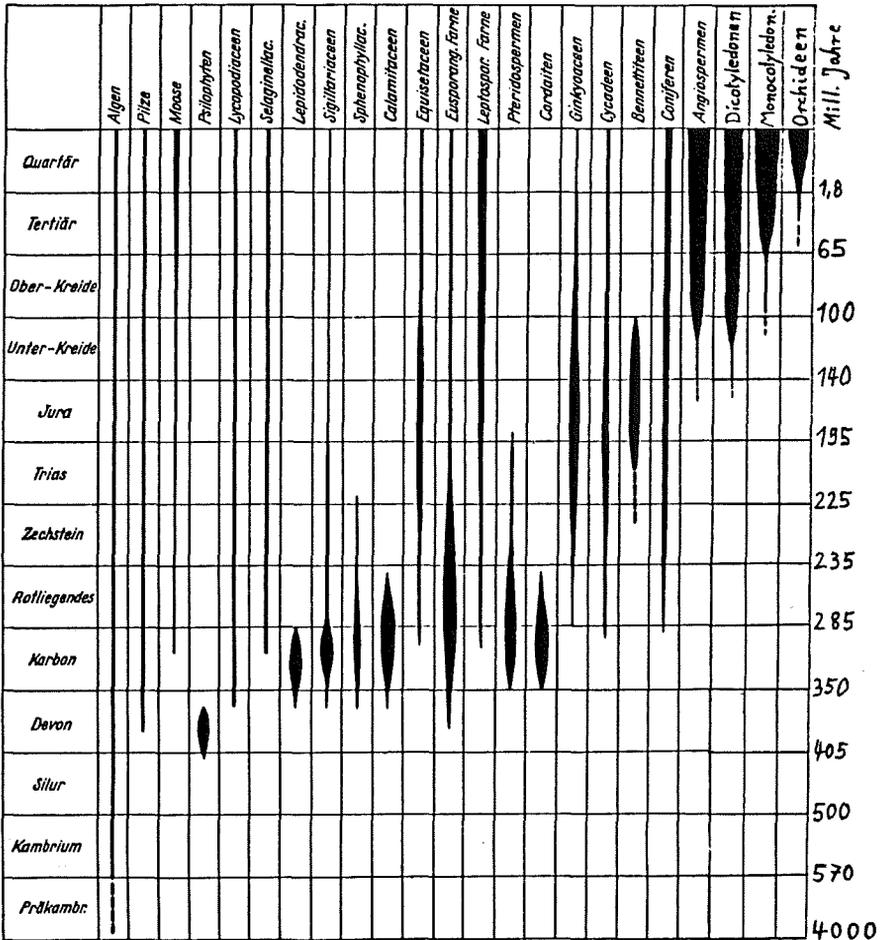


Abb. 15: Erstes Auftreten und Entfaltung der wichtigsten Pflanzengruppen während der Erdgeschichte (nach MÄGDEFRAU 1953 mit Ergänzungen).

SCHMID 1977) zu der Auffassung, daß die sterilen Exemplare von *Protorchis monorchis* fast zu jeder beliebigen Knollenpflanze mit juvenilen Blättern gehören könnten und daß diese Art keineswegs als Beweis für die fossile Überlieferung der Orchideen gewertet werden kann. Auch die Deutung von *Palaeorchis rhizoma* als Orchidee ist nicht aufrecht zu erhalten. MESCHINELLI & SQUINABOL (1893) sehen in dieser Art einen möglichen Vertreter der Butomaceen. SCHMID & SCHMID (1973, 1977) halten ebenfalls eine Zuordnung von *Protorchis* und *Palaeorchis* zu den Orchideen für äußerst fraglich. Das einzige, was auf Grund der mäßig erhaltenen fossilen Strukturen überhaupt ausgesagt werden kann, ist die Feststellung, *Protorchis* und *Palaeorchis* gehören zu den Monocotyledonen.

Zusammenfassung und Ausblick

Die Diskussion fossiler Orchideen-Funde erlaubt es, folgende Tatsachen und Überlegungen festzuhalten:

1. Fossile Orchideenreste sind ausgesprochen selten. Die große Seltenheit solcher Funde erklärt sich einerseits leicht aus dem äußerst geringen Fossilisationspotential dieser Pflanzenfamilie und andererseits aus dem bisher mangelhaften Interesse, gezielt nach entsprechenden Belegen der erdgeschichtlichen Vergangenheit zu suchen. Für letzteres ist besonders die weitverbreitete, aber unbegründete Ansicht, Orchideen seien eine sehr junge Pflanzengruppe, verantwortlich zu machen.

2. Nahezu alle gemeldeten fossilen Belege der Orchideen sind umstritten. Dies liegt daran, daß sich fossile Befunde mit steigendem geologischen Alter verständlicherweise immer schwieriger mit rezenten Formen vergleichen lassen. Dadurch wird die Beurteilung für „Rezent-Botaniker“ besonders schwierig. Hier sind in Zukunft Paläobotaniker verstärkt gefordert. Die Ansicht, Orchideen seien eine sehr junge Gruppe, hat ebenfalls dazu beigetragen, fossile Reste schneller als Vertreter der Orchideen abzulehnen, als es vielleicht bei kritischer Überprüfung gerechtfertigt wäre.

3. Trotz der Ablehnung einzelner fossiler Orchideen-Funde erscheint es nicht geraten, ein hohes stammesgeschichtliches Alter der Orchideen zu verneinen. Meines Erachtens erlaubt es der Gesamtbefund durchaus, auch im Hinblick auf die Evolution verschiedener, mit den Orchideen eng verwandter Pflanzengruppen von einer erdgeschichtlich frühen Entstehung und Entwicklung der Orchideen auszugehen. Die Tatsache, daß sich die Orchideen auch heute noch in einer sehr aktiven Phase der Evolution zu befinden scheinen, muß im übrigen nicht im Widerspruch zu einer längeren erdgeschichtlichen Entwicklung dieser Pflanzengruppe stehen.

4. Auch der hohe Organisationsgrad, den Orchideen wahrscheinlich bereits im Miozän erreicht haben, setzt eine lange vorangegangene Phase der Entwicklung voraus. Ebenfalls spricht die Tatsache, daß Orchideen als überaus erfolgreiche, spezialisierte Pflanzen fast jedes Biotop von subarktischen und montanen Regionen bis in tropische Bereiche hin erobert haben, für eine lange Evolution und damit für ein hohes stammesgeschichtliches Alter.

5. Theoretische Überlegungen im Hinblick auf die Evolution der Bienen fordern geradezu ein hohes stammesgeschichtliches Alter der Orchideen. Die Zusammenhänge zwischen der Entwicklung der Bienen als typischen Bestäubern von Angiospermen-Blüten mit dem immer komplizierter werdenden Bau der Orchideen-Lippe (z. B. *Ophrys*) setzt eine lange koevolutive Phase voraus. Da entsprechende Bienenformen zumindest seit dem Beginn des Tertiärs (vor 65 Millionen Jahren) eindeutig fossil belegt sind, ist es sehr wahrscheinlich, daß z. B. die Ausformung der Orchideen-Lippe auch zu diesem Zeitpunkt ihren Anfang genommen hat. Weitere Untersuchungen an fossilen Bienen könnten somit auch indirekt Hinweise auf die Evolution der Orchideen erbringen.

6. Um die hier aufgeführten Beobachtungen und Überlegungen zu erhärten, ist es dringend erforderlich, verstärkt nach fossilen Belegen zu suchen. Bei entsprechenden Anstrengungen ist zu erwarten, daß neue fossile Pflanzenfunde uns bald mehr Erkenntnisse über die Vergangenheit der Orchideen erbringen werden. Paläontologische Untersuchungen sind auch auf fossile Bienen auszuweiten. Dabei wäre z. B. auf anhaftende Pollinien bei fossilen Bienen zu achten. Glücklicherweise gibt es besonders aus Süd-Frankreich und dem mediterranen Raum reiches fossiles Bienenmaterial tertiären Alters, welches ausgiebig untersucht werden mußte.

7. Da sich aus all den aufgeführten Beobachtungen ein hohes stammesgeschichtliches Alter der Orchideen ableiten läßt, entbehren sämtliche Vorstellungen über vermeintliche regionale

Zentren der Entstehung und Ausbreitung dieser Pflanzengruppe, die auf ihrer heutigen Verbreitung beruhen, jeglicher Grundlage, zumal sich infolge mehrfacher, globaler Klima-Änderungen in den letzten 40 Millionen Jahren die Vegetation weltweit einschneidend verändert haben dürfte.

Literaturverzeichnis:

- ANDREWS, H. N. jr.: Index of generic names of fossil plants, 1820–1965. – U.S. Geol. Surv. Bull., No. **1300**; Washington D.C.; 1970.
- ARDITTI, J. (Hrsg.): *Orchid Biology, reviews and perspectives*; Vol. I u. II; London (Cornell Univ. Press); 1977.
- BLAZER, A. M.: Index of generic names of fossil plants, 1966–1973. – U.S. Geol. Surv. Bull., No. **1396**; Washington D.C.; 1975.
- BRIEGER, F. G.: On the phytogeography of orchids. – Proc. 2d World Orchid Conf., 189–200; Honolulu; 1958.
- BRIEGER, F. G.: Geographic distribution and phylogeny of orchids. – Proc. 3rd World Orchid Conf., S. 328–333; London; 1960.
- CHANDLER, M. E. J.: The Lower Tertiary floras of southern England. I. Palaeocene floras: London Clay Flora (supplement). – British Museum (Natural Hist.) Monogr.; London; 1961.
- CHANDLER, M. E. J.: The Lower Tertiary floras of southern England. Part IV: A summary and survey of findings in the light of recent botanical observations. – British Museum (Natural Hist.) Monogr.; London; 1964.
- COCKERELL, T. D. A.: Notes on orchids. – Bot. Gaz., **59**, 331–333, 1915.
- CRANWELL, L. M.: New Zealand pollen studies: the monocotyledons: a comparative account. – Bull. Auckland Inst. and Mus., No. **3**, 1–91; Auckland und: Harvard Univ. Press; Cambridge, Mass.; 1953.
- DARRAH, W. C.: Supposed fossil orchids. – Amer. Orchid. Soc. Bull., **9**, 149–150; Cambridge/Mass., 1940.
- DRESSLER, R. L. & DODSON, C. H.: Classification and phylogeny in the Orchidaceae. – Ann. Missouri Bot. Gard., **47**, 25–68, 1960.
- EYDE, R. H.: Note on geologic histories of flowering plants. – Brittonia, **24**, 111–116, 1972.
- GARAY, L. A.: On the origin of the Orchidaceae. – Proc. 3rd World Orchid Conf., S. 172–196; London; und in: Bot. Mus. Leaflets, Harvard Univ., **19**, 57–96; New York, 1960.
- GARAY, L. A.: Evolutionary significance of geographical distribution of orchids. – Proc. 4th World Orchid Conf., S. 170–187; Singapore; 1964.
- GARAY, L. A.: On the origin of the Orchidaceae, II. – J. Arnold Arb., **53**, 202–215, 1972.
- GODWIN, H.: Prehistoric wooden trackways of the Somerset Levels: their construction, age and relation to climatic change. – Proc. Prehistor. Soc. (London), Ser. 2, **26**, 1–36, 1960.
- GODWIN, H.: Pollen-analytic evidence for the cultivation of Cannabis in England. – Rev. Palaeobot. Palynol., **4**, 71–80, 1967.
- GODWIN, H.: Studies of the Post-Glacial history of British vegetation. XV: Organic deposits of Old Buckenham Mere, Norfolk. – New Phytol., **67**, 95–107, 1968.
- GODWIN, H.: The history of the British flora: a factual basis for phytogeography. – 2. Aufl.; Cambridge (Univ. Press); 1975.
- GOTHAN, W. & WEYLAND, H.: Lehrbuch der Paläobotanik. – 3. Aufl.; München; 1973.
- GREGOR, H.-J.: *Subtropische Elemente im europäischen Tertiär IV (Onagraceae, Rutaceae, Vitaceae, Theaceae, Elaeagnaceae)*. – Documenta naturae; München; **16**, 1–37, 1984.
- KIRCHHEIMER, F.: Die Laubgewächse der Braunkohlezeit. – Halle/Saale; 1957.
- KRACKOWIZER, F.: Orquideas fósseis. – Orquidea Rio de Janeiro, **26**, 39–40, 1964.
- MACGINITIE, H. D.: Fossil plants of the Florissant beds, Colorado. – Carnegie Inst. Wash. Publ., **599**, 1–198, 1953.
- MACHIN, J.: Plant microfossils from Tertiary deposits of the Isle of Wight. – Ney Phytol., **70**, 851–872, 1971.
- MÄGDEFRAU, K.: Paläobiologie der Pflanzen. – 2. Auf.; Jena; 1953.
- MASSALONGO, A. B.: Vorläufige Nachricht über die neueren paläontologischen Entdeckungen am Monte Bolca. – N. Jb. Mineral., Geogn., Jg. **1857**, 775–778, 1857.
- MASSALONGO, A. B.: Palaeophyta rariora formationis tertiariae agri Veneti. – Atti R. Inst. Veneto Sci., Ser. 3, **3**, 729–793, 1858.
- MASSALONGO, A. B.: Specimen photographicum animalium quorundam plantarumque fossilium agri Veronensis. – Verona; 1859a.
- MASSALONGO, A. B.: Syllabus plantarum fossilium hucusque in formationibus tertiariis agri Veneti detectarum. – Verona; 1859b.

- MEHL, J.: *Eorchis miocaenica* nov. gen., nov. sp. aus dem Ober-Miozän von Öhningen, der bisher älteste fossile Orchideen-Fund. – Ber. Arb. Heim. Orch. (Hanau), **1**, (1), 9–21, 1984.
- MEHL, J.: *Eorchis miocaenica* du Haut-Miocène d'Öhningen (Allemagne) la plus ancienne orchidée fossile découverte à ce jour. – Bull. Soc. Franç. Orchidophilie; 1986.
- MELCHIOR, H.: Reihe *Microspermae* (*Orchidales, Gynandrae*). in: MELCHIOR, H. (Hrsg.): A. ENGLERs Sylabus der Pflanzenfamilien, Bd. 2: Angiospermen; 2. Aufl., S. 613–625; Berlin-Nikolassee; 1964.
- MESCHINELLI, A. & SQUINABOL, X.: Flora tertiaria Italica. – Sumptibus Auctorum Typis Seminarii; Patavi; 1893.
- MULLER, J.: Palynological evidence on early differentiation of angiosperms. – Biol. Rev., **45**, 417–450, 1970.
- PIJL, L. van der & DODSON, C. H.: Orchid flowers: their pollination and evolution. – Coral Gables/Florida; 1966.
- POTONIÉ, R.: Versuch der Einordnung der fossilen *Sporae dispersae* in das phylogenetische System der Pflanzenfamilien. – Forschungsber. Landes Nordrhein-Westf., No. **1761**, 1–310, 1967.
- ROSA, M. D.: Moltiplicazione meristemica delle orchidee. – Rotary Club di Roma Sud Ovest, 15 S.; Rom; 1975.
- ROLFE, R. A.: The evolution of the Orchidaceae. – Orchid. Rev., **17**: 129–132, 193–196, 249–252, 289–292 u. 353–356; **18**: 33–36, 97–99, 129–132, 162–166, 289–294 u. 321–325; **19**: 68–69 u. 289–292; **20**: 204–207, 225–228 u. 260–264; 1909–1912.
- SANFORD, W. W.: The ecology of orchids. – In: WITHNER, C. L. (Ed.): The Orchids; scientific studies; New York; 1974.
- SCHMID, R. & SCHMID, M. J.: Fossils Attributed to the Orchidaceae. – Amer. Orchid Soc. Bull., **42**, 17–27, 1973.
- SCHMID, R. & SCHMID, M. J.: On Massalongo's fossils: *Protorchis* and *Palaeorchis*. – Amer. Orchid. Soc. Bull., **43**, 213–216, 1974.
- SCHMID, R. & SCHMID, M. J.: Fossil History of the Orchidaceae. – In: ARDITTI, J.: Orchid Biology, Vol. 1, 25–45; London; 1977.
- SCHULTES, R. E.: Native orchids of Trinidad and Tobago. – New York; 1960.
- STEBBINS, G. I. jr.: Variation and evolution in plants. – New York; 1950.
- STRAUS, A.: Beiträge zur Pliozänflora von Willershausen, IV: Die Monocotyledonen. – Palaeontographica Stuttgart; Abt. B, **96**, 1–11; 1954.
- STRAUS, A.: Beiträge zur Kenntnis der Pliozänflora von Willershausen, VII: Die Angiospermen-Früchte und Samen. – Argumenta Palaeobotanica Münster; **3**, 163–197, 1969.
- SUNDERMANN, H.: Europäische und mediterrane Orchideen. – 3. Aufl.; Hildesheim; 1980.
- TOMLINSON, P. B.: Development of the stomal complex as a taxonomic character in the monocotyledons. – Taxon, **23**, 109–128, 1974.
- TURNER, J.: Post-Neolithic disturbance of British vegetation. – In: WALKER, D. & WEST, R. G. (Eds.): Studies in the vegetational history of the British Isles; Essays in honour of Harry GODWIN; Cambridge (Univ. Press); 1970.
- VENT, W.: Neue Pflanzenfunde aus den interglazialen Illtaltravertinen von Weimar-Ehringsdorf. – Geologie Berlin; **14**, 198–205, 1965.
- WILLIAMS, N. H.: Stomatal development in *Ludisia discolor* (Orchidaceae): mesoperigenous subsidiary cells in the monocotyledons. – Taxon, **24**, 281–288, 1975.

Dr. Johannes Mehl, Forschungsstelle für Interdisziplinäre Paläontologie, Universität Erlangen-Nürnberg, Harfenstraße 16, D-8520 Erlangen

Naturschutz und Kultur europäischer Orchideen: Utopie oder Realität?

Meine Antwort sei vorweg gegeben: Ich möchte dafür plädieren, daß beides, der Naturschutz und die Kultur der europäischen Orchideen, als Realitäten gesehen werden. In der Praxis ist ja auch heute beides bereits Realität, der Naturschutz schon lange, die Möglichkeit der wirklich erfolgreichen Kultur erst seit kurzer Zeit. Unter erfolgreich verstehe ich den gesamten Weg von der Aussaat bis zum Heranziehen und Vermehren blühender Pflanzen. *Leider besteht nach wie vor die Gefahr, daß Vertreter des orthodoxen Naturschutzes einerseits und diejenigen, die sich mit der Kultur befassen, andererseits sich mit einer gegenseitigen Reserviertheit gegenüber stehen, die jedoch keinesfalls zu einer gegenseitigen Ablehnung, zu Mißtrauen oder gar zu Angriffen gegeneinander führen darf. Sonst nämlich besteht die Gefahr, daß wir in der Tat auf Utopien zusteuern, nämlich wenn jeder die Augen verschließen würde vor der guten Absicht und dem nachweisbaren Erfolg des anderen. Engagierte Vertreter des Naturschutzes zeigen Skepsis gegen diejenigen, die heute – erfolgreich – europäische Orchideen aussäen, vermehren, kultivieren und in ihren Vorstellungen soweit gehen, künstliche, von Menschenhand geschaffene Biotope entstehen zu lassen und dort kultivierte Orchideen einzubringen. Auf die vorgebrachten Einwände gehe ich gleich ein.*

Zunächst zum Wunschbild, nämlich der Erhaltung natürlicher Biotope. Ich sage nicht Orchideen-Biotope. Das nämlich wäre eine am Ziel vorbeigehende und einseitige Vereinfachung. Orchideen sind nur Bestandteil einer großen Lebensgemeinschaft mit anderen Pflanzen, Tieren – Insekten zum Beispiel –, die gemeinsam im Lauf langer Zeiträume sich zu einem fein ausbalancierten Gleichgewicht entwickelt haben. Diese Ideal-Biotope auf lange Sicht in ihrem paradiesischen Zustand erhalten zu wollen, diese Vorstellung freilich halte ich als alleinige diskussionswürdige Maßnahme für eine Utopie. Gewiß, wir alle möchten dies wohl, aber das wird dem aktivsten Naturschutz in unserer heutigen Zeit nicht gelingen. Weltweite Industrialisierung und zunehmende Weltbevölkerung stehen dem entgegen.

In der Deutschen Orchideen-Gesellschaft trete ich schon immer dafür ein, nicht einseitig zu denken und zu handeln. Selbst gutgemeinte sogenannte Pflegemaßnahmen zur Erhaltung natürlicher Biotope können problematisch sein, dann nämlich, wenn die Orchideenfreunde dabei nur eben an ihre Orchideen denken, die Vogelfreunde nur an ihre Vögel, um nur Beispiele zu nennen. Denn dann besteht die Gefahr, daß man es zwar gut meint, aber der Umwelt anderer Lebewesen Schaden zufügt.

Deshalb möchte ich hier dringend darum bitten, solche Maßnahmen nur in Absprache mit anderen Interessengruppen zu koordinieren, es sollte dies auch Aufgabe der zuständigen Naturschutzbehörde sein, mit der ja grundsätzlich solche Pflegemaßnahmen abzustimmen sind. Auf diese Weise hier und da ein Stück Natur zu erhalten, hat gewiß Aussicht auf Erfolg. Aber auf wie lange Zeit? Wohl nur so lange, wie wir in unserem Lande eine Wohlstandsgesellschaft haben, die sich einen solchen Naturschutz leisten kann. Für den weitaus größten Teil unserer Erde trifft dies aber leider nicht zu, so daß alle noch so gut gemeinten Maßnahmen zum Schutz und zur Erhaltung der Natur auf internationaler Ebene etwas Utopisches haben, ganz zu schweigen von ihrer praktischen Durchführbarkeit. Gerade weil ich von Einseitigkeit nichts halte, erwähne ich dies, denn letztlich muß es uns doch um das Erhalten aller Orchideen gehen, auch der tropischen, und darüber hinaus um das Erhalten aller Pflanzen und Tiere.

Bei einer ganzen Reihe tropischer Orchideen sind die Befürchtungen längst eingetroffen, durch Zerstörung ihrer Biotope. Für sie ist der Fortbestand der Art heute nur noch gesichert durch die

Vermehrung und Kultur. Damit sind wir beim Ansatzpunkt der Einwände gegen eine Kultur unserer europäischen Orchideen. Ihre Kultur führt oder verführt zu ihrer Vermarktung, das Interesse an ihnen wird größer, die allerletzten werden dann auch noch ausgegraben. Wenn man das Interesse an europäischen Orchideen für eine Gefährdung ansieht, dann wäre es eine ehrliche Konsequenz, jegliche Publikation über sie zu unterlassen. Gerade aber auf diesem Gebiet ist die Anzahl der Autoren besonders groß und stammt vornehmlich aus den Reihen der engagierten Naturschützer. Für denjenigen, der etwas Seltenes um jeden Preis haben will, ist es gleichgültig, ob er auf das Vorkommen dieser Orchideen in der Natur aufmerksam gemacht wird oder ob er sie zum Erwerb angeboten bekommt. Bei den tropischen Orchideen jedenfalls, bei denen man Aussaat und Kultur auch für seltene und gefährdete Arten in den meisten Fällen beherrscht, trägt dies sicherlich zur Erhaltung dieser Arten bei. Auf lange Sicht werden sie überhaupt nur noch so zu erhalten sein, ihre Naturstandorte fallen stärkeren menschlichen Interessen zum Opfer, wie bereits ausgeführt.

Was nun die befürchtete Vermarktung bei europäischen Orchideen angeht, so mag dem ein durchaus akzeptables Motiv zugrunde liegen. Ich glaube, es ist eine Art von ethischem Motiv, weil es bei ihnen um die Geschöpfe der eigenen Heimat geht, denen wir uns stärker verbunden fühlen. Hierzu ist zu sagen: Jedes Ergebnis wissenschaftlicher Forschung kann mißbraucht werden, es ist üblich, hier die Atombombe zu zitieren. Aber es gehört nun einmal zum Menschen und seiner Wissenschaft, das Erforschbare zu erforschen. Auch die Aussaat und die Kultur der europäischen Orchideen ist ein Stück Orchideenforschung. Nicht immer ist in der Wissenschaft eine unmittelbare Nutzenanwendung erkennbar, noch läßt sich ein Mißbrauch der Ergebnisse voraussehen oder verhindern. Die Kultur der europäischen Orchideen, wie sie heute von einigen Spezialisten untersucht wird, kann auch unter dem Aspekt einer Vorsorgemaßnahme gesehen werden, die es erlaubt, diese Orchideen auch außerhalb ihrer natürlichen Biotope heranzuziehen. Dieses Wissen und diese Pflanzen stehen dann bereit für künstliche Biotope, etwa in Botanischen Gärten, wenn es eines Tages trotz aller Naturschutzbemühungen nicht mehr möglich sein wird, alle Naturbiotope zu erhalten. Ich weiß sehr wohl, daß für einige diese Vorstellung von einem „Orchideenzoo“ eine Horrorvision bedeutet. Sie sagen: wenn wir unsere Orchideen nicht mehr in ihrer freien Natur erhalten können, dann lieber gar nicht. Ich bin nicht dieser Ansicht, für mich steht die Erhaltung des Lebewesens, und sei es auch in einem von Menschenhand geschaffenen Kulturraum, im Vordergrund. Aber das ist wohl, in beiden Fällen, eine Art Weltanschauung.

Noch ein Aspekt. Für manchen mögen „Orchideenkultur“ und „Orchideensystematik“ wie Extreme erscheinen, die nichts miteinander zu tun haben. Erfolgreiche Vermehrung und Kultur aber kann, auch bei europäischen Orchideen, durchaus Antworten geben auf Fragen wie: steril? fertil? kompatibel? und damit sogar durch die Erzeugung künstlicher Bastarde zur Klärung von Verwandtschaftsverhältnissen beitragen. Herr SUNDERMANN hat gerade gestern in einem Vortrag anläßlich einer anderen Veranstaltung in diesem Hause darauf hingewiesen.

Somit: Die Kultur europäischer Orchideen ist eine Realität. Sie kann, richtig und verantwortungsvoll eingesetzt, einen wertvollen Beitrag zur Arterhaltung und damit zum aktiven Naturschutz beitragen. Und ebenso: Naturschutz ist selbstverständlich eine Realität. In seiner wünschenswertesten Form, dem Biotopschutz, hat er jedoch die Erhaltung der gesamten diffizilen Lebensgemeinschaften im Auge zu behalten, nicht nur irgendeiner Pflanzen- oder Tiergruppe. Ob dies langfristig möglich sein wird, daran habe ich meine Zweifel, und ich habe diese begründet. Die Überlebenschance für unsere Orchideen sind vielleicht größer als für andere bedrohte Lebewesen. Aber nur durch Zusammenarbeit und gegenseitiges Verständnis, durch praktischen Gedankenaustausch können wir unseren Orchideen diese Chance noch möglichst lange erhalten.

Emil Lückel, Bornemannstraße 2, D-6000 Frankfurt/M.

Probleme der Vermehrung und Ausbringung heimischer Orchideen

Zusammenfassung: Wegen des starken Rückganges der heimischen Orchideen ist die Vermehrung und Ausbringung in die Natur notwendig. Für die meisten Arten ist die in vitro-Kultur heute keine Schwierigkeit mehr. Es wird ein Überblick über die verschiedenen Vermehrungs-Methoden gegeben. Der Übergang von der in vitro-Kultur auf die Kultur in Substraten ist oft noch schwierig. Es werden Instruktionen angegeben. Umsetzungen vom Kultursubstrat in natürliche Biotope gelingen bisher nur bei etwa 20 % der Versuche. Die Ursachen für die Mißerfolge sowie Maßnahmen für die Verringerung der Risiken werden angegeben.

Summary: The problems of propagation and transplanting of native orchids.

Because of the strong decrease of native orchids it is necessary to propagate and translate them into the nature. For the most species the in vitro-cultivation is not difficult. A survey of the different methods of propagation is given. The change-over from the in vitro-cultivation to the one in substratum is often still difficult. Instructions are given. Transplantations from substratum-cultivation into natural biotops are successful on an average of only 20 % of the attempts. Reasons of failures as well as provisions for the decrease of risks by transplantations into the nature are given.

Das Thema Vermehrung und Ausbringung muß in engem Zusammenhang mit dem Artenschutz allgemein gesehen werden. Artenschutz ist und bleibt in erster Linie Biotopschutz.

1. Weshalb vermehren und ausbringen?

Für die Notwendigkeit, jetzt schon parallel zum Biotopschutz Vermehrungen und Ausbringungen vorzunehmen, sollen zwei Argumente hervorgehoben werden.

1.1. Dem Biotopschutz mit all' seinen möglichen Maßnahmen sind Grenzen gesetzt. Diese Erfahrung mußten die im Naturschutz engagierten Gruppen in den letzten Jahren immer häufiger machen. Genannt seien hier nur die fehlende oder unzureichende Unterschutzstellung oder auch unterlassene bzw. mangelhafte Biotoppflege. Biotoppflege muß über sehr große Zeiträume hinweg durchgeführt werden. Sie bleibt abhängig von engagierten Gruppen oder Einzelpersonen und ist in den Naturschutzgesetzen nicht geregelt.

1.2. Andererseits verringern sich wegen der ständig abnehmenden Zahl der Standorte zunehmend die Chancen für eine natürliche Ausbreitung. Dieses hat in erster Linie anthropogene Ursachen (Farbtafel 4/Abb. 1 und 2), kann aber auch die Folge von Naturkatastrophen sein (Farbtafel 5/Abb. 3). Es wurde versucht, den Rückgang der Orchideen graphisch darzustellen (Diagramm 1). Die Verläufe haben, was die quantitativen Angaben betrifft, natürlich hypothetischen Charakter. Hinsichtlich der Tendenz aber dürfte an der Richtigkeit wohl kein Zweifel bestehen.

Bemerkungen zum Diagramm:

Die Ausbreitungschancen verringern sich mit abnehmender Zahl der Standorte schneller als diese selbst. Die Ausbreitung setzt eine gewisse Standortdichte und eine gewisse Anzahl potentieller Biotope voraus. Wird eine kritische Dichte unterschritten, nimmt die Ausbreitung rapide ab. Das Gefährdungspotential ist heute für diejenigen Arten am größten, die schon früher selten waren.

Wichtig ist meines Erachtens festzustellen, daß nicht der Rückgang der Artenzahl, sondern die wesentlich schneller verlaufende Abnahme der Ausbreitung für die Beurteilung der Situation wichtig ist. Das gilt nicht nur für unsere Orchideen.

Aus dem Diagramm läßt sich folgern, daß die Vermehrung und Ausbringung bedrohter Arten von zunehmender Bedeutung ist: Die für eine natürliche Ausbreitung notwendige Standortdichte ist zunehmend nicht mehr gegeben. Anders betrachtet: Eine natürliche Ausbreitung wird selbst

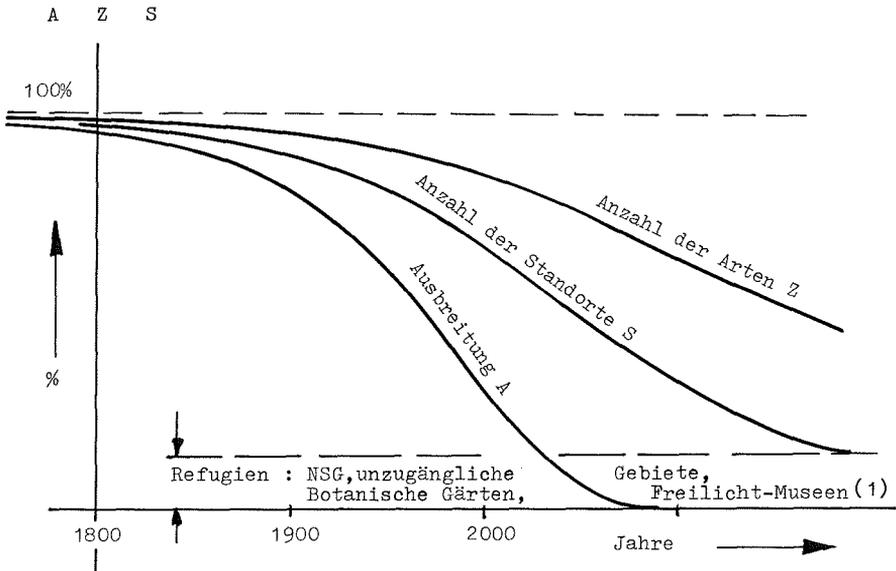


Diagramm 1: Rückgang von Orchideen.

dann kaum mehr stattfinden, wenn die geringe Zahl potentieller Biotope gleichbleibt. Sie nimmt jedoch ab; es zeigt sich aber – gerade weil Orchideen oft Kulturfolger sind –, daß immer noch geeignete Biotope entstehen und mit viel Mühe auch aufgespürt werden können.

Zwei weitere Argumente sollen der Aktualität wegen genannt werden. In Schleswig-Holstein wird immer häufiger beobachtet, daß die Infloreszenzen (und nur diese) von Rehwild abgefressen werden. In einer Population von 2000 Exemplaren *Dactylorhiza incarnata* wurden nur noch vereinzelt Blütenstände vorgefunden. Dieses reduziert die natürliche Ausbreitung radikal. Zum andern wird zunehmend festgestellt (Dr. KRETZSCHMAR, AHO Niedersachsen), daß die Bestäuber gerade bei den seltenen Arten ausbleiben. Es wird vermutet, daß die Bestäuber durch Insektizide vernichtet werden (siehe Punkt 2.2.1.2.6.).

Die Notwendigkeit des Artenschutzes durch Vermehrung und Ausbringung ist längst auch von den Landesnaturschutzbehörden erkannt worden. In Schleswig-Holstein wurde z. B. ein Artenschutzprogramm (vgl. Literaturverzeichnis) aufgestellt. Das Landesamt in Kiel fördert die Arbeit der AHO.

2. Vermehrung

2.1. Stand und zukünftige Entwicklung

Die Vermehrung der heimischen Orchideen hat in den letzten Jahren, sowohl was die Methoden als auch was die Kultur bis zur blühfähigen Pflanze betrifft, große Fortschritte gemacht. Seit einigen Jahren befassen sich auch zunehmend wissenschaftliche Institute mit Teilproblemen der Vermehrung. Die große Schwierigkeiten war jahrelang die Weiterkultur der Jungpflanzen nach dem Umpikieren in unsterile Substrate (siehe Punkt 3.2.).

Es sei daran erinnert, daß HARBEK 1961 bis 1972 erstmalig sowohl mit der Aussaat als auch mit der Kultur beachtliche Erfolge erzielte (*Dactylorhiza*, *Ophrys*, *Cephalanthera*, *Epipactis* u. a. m.). In einem Rohmanuskript (unveröffentlicht) gab er u. a. bewährte Substrate für diese Gattungen an. Seine Erfahrungen sind bis heute von großem Nutzen.

Die Probleme der Anzucht und Ausbringung wachsen jedoch mit der Seltenheit der Arten, d. h. mit ihren ökologischen Ansprüchen. Wahrscheinlich gelingen hier größere Fortschritte nur bei Anwendung der symbiotischen in-vitro-Kultur, wie sie von SEITZ erprobt wurde, von BORRISS fortgeführt und vor allem am Botanischen Garten in Canberra/Australien intensiv verfolgt wird. Um z. B. *Cephalanthera*, *Limodorum* oder *Corallorhiza* reproduzierbar zu kultivieren und erfolgreich auszubringen, sind noch viele Ideen und zahlreiche Untersuchungen erforderlich; das wird noch viele Jahre in Anspruch nehmen. Der Weg dahin führt über eine Optimierung der Anzucht bis zur Blühreife bei den einfachen Arten hin zu jenen mit zunehmender Spezialisierung; das sind in der Regel Arten, die vorübergehend oder dauernd auf die Pilzsymbiose angewiesen sind. Die Optimierung muß die Reproduzierbarkeit der Ergebnisse bei Keimung, Jungpflanzenaufzucht, Kultur und Ausbringung umfassen. Das wird wie bisher in vielen einzelnen Schritten verlaufen. Arbeitsteilung und Mitteilung aller Erfahrungen und Ergebnisse können zu schnelleren Fortschritten führen.

Bevor auf die oben genannten Probleme eingegangen wird, ist es sinnvoll, zunächst einen Überblick über die verschiedenen Vermehrungsmethoden zu geben und Gesichtspunkte für eine Bewertung der Methoden zu nennen. Der Begriff „Vermehrung“ wurde dabei sehr weit gefaßt. Eine quantitative Bewertung anzugeben, wäre verfrüht.

2.2. Vermehrungsmethoden, Übersicht:

2.2.1.	generativ		
2.2.1.1.	asymbiotisch	2.2.1.1.1.	in vitro (auf Nährboden)
2.2.1.2.	symbiotisch	2.2.1.2.1.	in arttypischen natürlichen Biotopen
		2.2.1.2.2.	in vitro auf Pilzkulturen
		2.2.1.2.3.	Simulation natürlicher Biotope
		2.2.1.2.4.	durch Separierung
		2.2.1.2.5.	durch Biotoppflege
		2.2.1.2.6.	durch künstliches Bestäuben
2.2.2.	vegetativ (klonen)	2.2.2.1.	Knollenteilung
		2.2.2.2.	Rhizom bzw. Ausläufertrennung
		2.2.2.3.	Knollenabtrennung
		2.2.2.4.	in extremen Substraten
		2.2.2.5.	Sproßentfernung
		2.2.2.6.	Meristemvermehrung
2.2.3.	kombiniert generativ-vegetativ		

zu 2.2.1. generative Vermehrung

2.2.1.1.1. Aussaat auf sterile Nährböden. Für die Massenvermehrung kommt neben der symbiotischen nur diese Vermehrungsart in Betracht. Sie wird z. Z. am häufigsten angewendet. Aus der Sicht des Naturschutzes ist diese Methode die sinnvollste; es werden nur sehr geringe Saatenmengen vom natürlichen Standort entnommen. Liegen einwandfreie Nachzuchten vor, dann sind keine Eingriffe in natürliche Bestände notwendig. Die Methode ist wenig ökonomisch: arbeitsintensiv, zeitaufwendig und immer noch mit mehr oder minder großen Ausfällen verbunden.

2.2.1.2.1. Aussaat in arttypischen, natürlichen Biotopen, in denen bisher keine Orchideen auftraten. Diese Methode ist aufwendig. Bis zu einem Erfolg sind zahlreiche Versuche nötig, weil es sehr schwierig ist, geeignete Biotope auffindig zu machen. Wir hatten innerhalb von 4 Jahren bei 4 Versuchen 2mal Erfolge an Quellhängen des Nord-Ostseekanals.

In besonders geeignet erscheinende Biotope wurde auch dann ausgesät, wenn die Gefahr des Ausgrabens groß war. Bei Erfolg werden die Pflanzen, bevor sie blühhfähig sind, in weniger gefährdete Biotope umgesetzt.

Da großflächig ausgesät werden muß, ist der Saatbedarf sehr groß. Wir nahmen Saat von Kulturpflanzen. Für eine gezielte Ausbringung wurde die Saat mit feuchtem Sand gemischt.

2.2.1.2.2. in-vitro auf Pilzkulturen. Diese Methode hat folgende Vorteile: Für Keimung, Aufzucht und Ausbringung der dauernd oder vorübergehend auf die Pilzsymbiose angewiesenen Arten ist diese Methode nachweislich erfolgversprechender (pers. Mitt. Prof. BORRIS). Saat von Arten, deren Keimung mittels der asymbiotischen Methode bisher nicht gelungen ist, keimt in der Regel bei Aussaat auf geeigneten Pilzkulturen. Der relativ große Aufwand bei der Isolierung der Pilze ließe sich dadurch reduzieren, daß Isolate ausgetauscht werden (Pilz-Bank). Zweifellos wird diese Methode zukünftig häufiger angewendet werden.

2.2.1.2.3. Simulation natürlicher Biotope (FAST 1985); z. B. Feuchtwiese, Quellhang, Trockenhang. Die in den letzten Jahren zunehmenden Erfolge mit künstlichen Feuchtbiotopen lassen darauf schließen, daß die Reproduzierbarkeit immer häufiger gelingt. Zwei Mitgliedern des AHO Schleswig-Holstein sind Massenvermehrungen gelungen. Noch ist diese Methode auf Arten mit großer ökologischer Amplitude beschränkt: verschiedene *Dactylorhiza*-Arten, *Epipactis palustris* u. a. m.

Besonders erfolgversprechend scheint aufgrund zahlreicher Beobachtungen an natürlichen Standorten ein künstlicher Quellhang zu sein. Ein praktischer Vorschlag dazu wurde auf der Wuppertaler Tagung gemacht. Es würde den Rahmen dieses Artikels sprengen, darüber hinreichend ausführlich zu berichten. Deshalb soll eine Veröffentlichung zu einem späteren Zeitpunkt erfolgen.

Künstliche Biotope anzulegen, ist bei einigem Geschick relativ einfach. Ihr Vorteil liegt vor allen Dingen darin, daß sie pflegearm sind. Es ist jedoch oft schwierig, die Pflanzen für das Ausbringen weitgehend unverletzt zu entnehmen, da sie oft sehr dicht stehen.

2.2.1.2.4. Vermehrung durch Separierung am natürlichen Standort. Dieser Methode liegen zwei eigene Beobachtungen und eine von Herrn MÖLLER/Hannover zugrunde.

An einem Quellhang der Ostsee-Stellküste mit einem Bestand von ca. 1200 *Dactylorhiza maculata* ssp. *fuchsii* wurde folgendes festgestellt: Die Bestandsdichte betrug z. T. 30 Exemplare auf einem viertel Quadratmeter. Über mehrere Jahre wurde an diesen Stellen eine stetige Abnahme der Zahl der kleineren Exemplare beobachtet.

Bei einem Versuch, am natürlichen Standort von *Orchis mascula* durch Knollenteilung eine vegetative Vermehrung herbeizuführen, wurden in nur wenigen Zentimetern Tiefe unmittelbar neben der „Mutterpflanze“ ca. 10 ein- bis zweijährige Sämlinge gefunden. 2 Jahre danach wurden oberirdisch keine Jungpflanzen vorgefunden.

Herr MÖLLER machte im NSG „Weper“ eine gleichartige Beobachtung bei *Orchis mascula*. Beim Entfernen der Oberflächenschicht zeigten sich große Mengen von Sämlingspflanzen in einer wesentlich größeren Dichte, als sie dem umgebenden Bestand an erwachsenen Pflanzen entsprach.

Die natürliche Produktion von Sämlingen betrug also jeweils ein Vielfaches dessen, was an blühhfähigen Pflanzen übrigbleibt. Als Ursache für dieses Verhalten wird Eigenkonkurrenz vermutet.

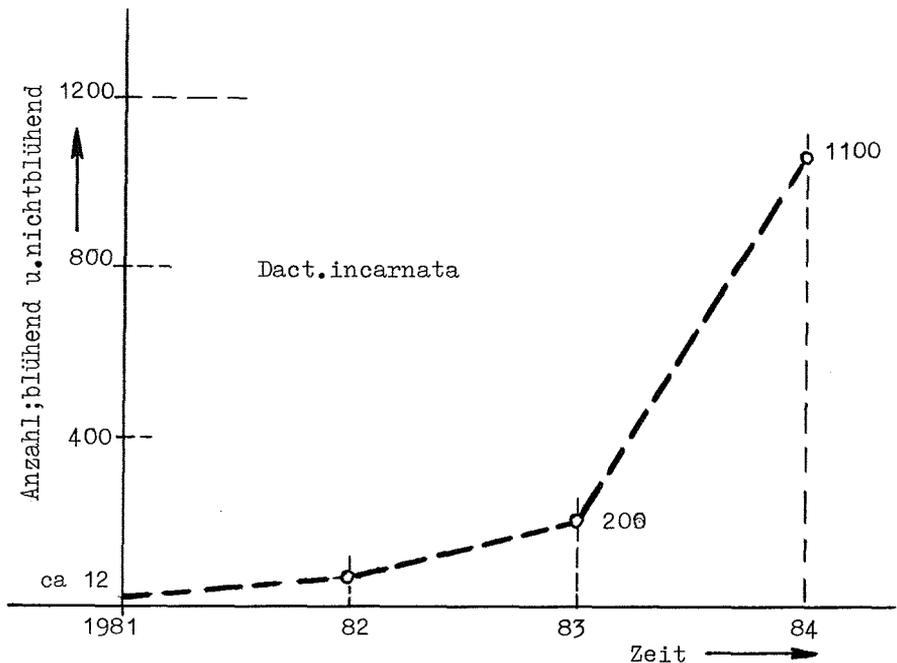


Diagramm 2: Populationsentwicklung von *Dactylorhiza incarnata* nach Schilfmahd an einem Binnensee.

Durch Separieren der Pflanzen, d. h. durch Umsetzen in Bereiche geringerer Pflanzendichte, könnte man eine Vermehrung erzielen.

2.2.1.2.5. Vermehrung durch Biotoppflege. Biotoppflege betreiben alle AHOs in der Bundesrepublik. Sie ist die geeignetste Methode zur Arterhaltung. Häufig werden jedoch auch beachtliche Vermehrungen beobachtet. Wir haben einmal die Bestandsentwicklung an einem Standort von *Dactylorhiza incarnata* in einem Schilfgürtel nach der 1. Mahd verfolgt. Das verblüffende Ergebnis zeigt das Diagramm 2. Nach der Mahd hat sich der Bestand innerhalb von 3 Jahren auf fast das 100fache vergrößert. Dieser Erfolg ist sicherlich eine große Ausnahme und, was die Auswahl des Biotops betrifft, ein glücklicher Zufall.

2.2.1.2.6. Vermehrung durch künstliches Bestäuben
Diese Methode wird zunehmend öfter angewendet. Über Erfolge ist mehrfach berichtet worden. Vornehmlich für seltene Arten, die anderweitig noch nicht oder nur schwierig zu vermehren sind, ist dieses die geeignetste Methode der Arterhaltung (siehe Punkt 1.2.).

zu 2.2.2. vegetative Vermehrung

Über dieses Thema ist bereits ausführlicher berichtet worden (REINECKE 1982, 1983). Deshalb soll nur kurz darauf eingegangen werden. Aus vegetativer Vermehrung stammende Pflanzen kommen für die Ausbringung nur in Ausnahmefällen infrage (siehe Punkt 4.6.1.). Die Bedeutung der vegetativen Vermehrung liegt vor allem in der Nutzung durch Gartenbaubetriebe, welche diese Methode zunehmend anwenden. Sicher ist dieses ein heikles Thema, über das ausführlicher diskutiert werden müßte.

Führt man sich rückblickend die verschiedenen Methoden der vegetativen Vermehrung vor Augen, so ist es erstaunlich, daß einschneidende Operationen von den Pflanzen nicht nur überstanden werden, sondern daß sie im Gegenteil sogar eine intensive Vermehrung auslösen können. Dies läßt den Schluß zu, daß manche Arten im Verlauf ihrer Entwicklung eine erstaunliche Überlebensstrategie entwickelt haben. Die genannten „Methoden“ sind dann z. T. möglicherweise nichts anderes als „Umwelteinflüsse“ in frühen Entwicklungsphasen, die jedoch so langsam verliefen, daß eine Anpassung durch Selektion möglich war. Entwicklungsgeschichtlich kann man dann die heutigen drastischen Umweltveränderungen nur als Katastrophen ansehen, die zuerst die Arten mit geringer ökologischer Amplitude, also die hochspezialisierten Arten in vielen Gebieten unabänderlich aussterben lassen, was ja bekanntlich für einige Arten, insbesondere in den letzten 20 Jahren, schon eingetreten ist. Hieraus läßt sich wiederum schließen, daß alle Maßnahmen zum Erhalt der seltenen Arten nur aufschiebenden Charakter haben können.

zu 2.2.3. kombiniert generativ-vegetative Vermehrung

Diese wurde meines Wissens zuerst von FAST angewendet. Generativ auf Nährböden gezogene Cypripeden wurden durch Rhizomteilung vermehrt und in vitro weiterkultiviert.

2.3. Gesichtspunkte für eine Bewertung der Methoden

Eine konkrete Bewertung der angegebenen Methoden vorzunehmen wäre verfrüht, da in vielen Fällen noch keine ausreichenden Erfahrungen vorliegen und – was die Eingriffe in natürliche Bestände betrifft – noch zu viel Brisanz in diesem Thema liegt. Deshalb sollen nur einige wesentliche Gesichtspunkte, Bedenken und Forderungen genannt werden:

- Eingriffe in natürliche Bestände (Saat- bzw. Pflanzenentnahme)
- Reproduzierbarkeit der Methoden
- Dauer der Kultivierung bis zur Blüte
- Möglichkeit zur Massenvermehrung
- Aufwand (Materialien und Zeit)

Zu den Möglichkeiten zur Massenvermehrung wurde auf der Wuppertaler Tagung die Konstruktion einer „Vorrichtung für Sterilkultur“ gezeigt, mit der es möglich ist, ökonomischer und risikoreicher als mit den bisher bekannten Mitteln Massenvermehrungen vorzunehmen. Es erscheint nicht angemessen, im Rahmen dieses Aufsatzes darüber so ausführlich wie notwendig zu berichten. Deshalb soll dieses zu einem späteren Zeitpunkt nachgeholt werden.

Da für die Ausbringung in den nächsten Jahren vorwiegend Pflanzen aus der asymbiotischen Vermehrung infrage kommen, soll eine Beschränkung auf dieses Thema erfolgen, aber hier wiederum soll – wegen der Aktualität – nur auf einige wesentlich erscheinende Punkte bei der Kultur der Sämlinge in Substraten eingegangen werden.

3. Zur Kultur der Sämlinge in Substraten

Der Übergang von der in vitro-Kultur auf die Kultur in Substraten ist für viele Arten immer noch ein grundsätzliches Problem. Einzelne Ergebnisse sind oft nicht nachvollziehbar. Es wäre eine große Hilfe, besonders für den Nachwuchs auf diesem Gebiet, wenn diejenigen, die Erfolge aufzuweisen haben, ihre Erfahrungen ausführlicher mitteilen würden. Hierzu ein Beitrag:

3.1. Pflanzgefäße:

Balkonkästen aus Plastik oder Eternit. Ein Wasserabzug, der ca. 2 cm über dem Boden liegt, trägt zu einer länger anhaltenden Feuchtigkeit des Substrates bei. Tontöpfe trocknen zu schnell aus, es sei denn, man bettet sie in feuchten Torf ein.

3.2. Zeitpunkt des Pikierens in Substrat:

Dieser bestimmt in starkem Maß das Gelingen der Sämlingskultur. Wesentlich ist, daß man sich an den natürlichen Vegetationsrhythmus hält. Für Arten ohne Winterlaub liegt der gün-

stigste Zeitpunkt 2 bis 3 Wochen vor Vegetationsbeginn (beginnendem Sproßwachstum; also im Frühjahr). Für Arten mit wintergrünem Laub (z. B. *Orchis morio*, *Ophrys apifera*) pikiert man entsprechend im Herbst.

3.3. Substrate: Über die Verwendung geeigneter Substrate gehen die Meinungen weit auseinander. Es werden mit sehr unterschiedlichen Substraten Erfolge erzielt. Das liegt meines Erachtens überwiegend daran, daß dieses Problem in engem Zusammenhang damit gesehen werden muß, ob eine Feuchtigkeitsregelung des Substrates vorgenommen wird oder ob durch Sprühen bewässert wird. Eine Automatisierung ist in der Regel sehr teuer, aber eben risikoarm. Das manuelle Sprühen ist sehr wartungsintensiv und erfordert dauernde Beobachtung, um ein Austrocknen oder Nässe zu vermeiden. Die folgenden Bemerkungen gelten für das manuelle Sprühen, den Regelfall.

Ein Einheitssubstrat für Arten von sauren und basischen Böden ist nicht empfehlenswert. Eben-
sowenig haben sich artspezifische Böden vom natürlichen Standort bewährt. Das Substrat soll
grundsätzlich eine große Durchlässigkeit für Luft und Wasser haben. Dazu wählt man zweck-
mäßig Sand oder Vermikulit mit unterschiedlicher Korngröße zwischen 1 und 4 mm. Das Sub-
strat soll das Wasser möglichst lange speichern – Vermikulit erfüllt dieses schon weit besser als
Sand. Dazu eignen sich Sphagnum und Torf. Ein Verschlemmen des Substrates darf nicht auf-
treten. Deshalb sollte auch die erste Befeuchtung des Substrates durch Tauchen erfolgen. Die
Substratoberfläche wird durch Feinsprühen feucht gehalten. Vorbeugend sollte das Substrat
gedämpft werden; z. B. in einem Einmachkessel mit Bodenrost. Das in ein Tuch eingeschlagene
Substrat dämpft man etwa 20 Min. Die Kulturgefäße sollten in einem Raum stehen, der einen Bef-
all mit Schädlingen ausschließt. Insektizide sollten nicht verwendet werden.

Besonders gut bewährt hat sich für *Dactylorhiza*-Arten eine Mischung aus Vermikulit mit Sand
und Torf im Volumen-Verhältnis 9:3:1 (Korngröße 3 bis 8 mm) als Grundsicht. Eine Deck-
schicht von 2 bis 3 cm Höhe der gleichen Zusammensetzung, aber geringerer Korngröße (1 bis
3 mm) und einem Zusatz von zerkleinertem, frischem Sphagnum ist die eigentliche Pikier-
schicht. Für neutrale und kalkliebende Arten gibt man der Deckschicht basisch reagierende
Mineralstoffe (möglichst vom natürlichen Standort der Art) zu; das kann z. B. Jura-Kalk oder
Kalkmergel sein.

Der Botanische Garten in Canberra/Australien verwendet für die Sämlingskultur australischer Erdorchideen Substrate fast gleicher Zusammensetzung.

Die Erfahrung zeigt jedoch (siehe oben), daß sich viele Arten auch einfach in Moos kultivieren lassen, zumindest während der Vegetationszeit. Aus früheren Versuchen mit ausgewachsenen Exemplaren von *Dactylorhiza*-Arten (REINECKE 1982) ist z. B. bekannt, daß ein starkes Wachstum und eine starke vegetative Vermehrung einsetzt, wenn die Kultur bei Vegetationsbeginn vorübergehend (ca. 5 Monate) in frischem, feuchtem und lockerem Sphagnum erfolgt. Worauf dieses zurückzuführen ist, ist nicht bekannt. Sämlinge von *Dactylorhiza*-Arten lassen sich ebenfalls in verschiedenen Moosarten kultivieren. Auch *Goodyera repens* entwickelt sich sehr gut in einem lockeren, langsam wachsenden Moos (*Drepanocladus adunctus*) aus einem Kalkflachmoor. Stauende Nässe ist jedoch bei Kultur in Moosen zu vermeiden.

Die Vorteile von Moosen, nämlich ihre pilzhemmende Wirkung, ihre oft große Wasserhaltefähigkeit und ihre Eigenschaft, Feuchtigkeit ohne zu Nässen an ihre Umgebung stetig abzugeben, lassen sie als „Begleitpflanze“ der Sämlingspflanzen auch für vorwiegend mineralische Substrate als geeignet erscheinen, ein günstiges Mikroklima in unmittelbarer Umgebung der Sämlinge zu erzeugen. Von der stetigen Feuchtigkeitsabgabe profitieren vor allem die Blattunterseiten, deren Cutikula eine größere Permeabilität als die der Blattoberseiten aufweist. Siedeln sich auf dem Substrat Moose nicht von selbst an, dann hilft man entsprechend nach. Die Verwendung von Moosen reduziert den Wartungsaufwand.

3.4. „Starhilfen“

Die kritische Phase der Pflanzenentwicklung sind die ersten Wochen nach dem Pikieren in das Substrat. Es sollte also alles unternommen werden, „Starhilfen“ zu geben.

3.4.1. Die hohe Luftfeuchtigkeit (80–90 % rel. Feuchte) während der in vitro-Kultur muß nach dem Umsetzen in das Substrat unbedingt beibehalten werden. Hierzu ist bei Massenaufzucht eine Feuchtigkeitsregelung erforderlich. Automatische, von einem Hygrostaten gesteuerte Sprüh- oder Vernebelungsanlagen sind von großem Vorteil. Eine gegenüber der in vitro-Kultur für ca. 3 Wochen erhöhte Temperatur (um ca. 5 °C) fördert das Wachstum ebenfalls. Danach sollten die Container in einem Kalthaus stehen.

3.4.2. Als Flüssigdünger wird zunächst die gleiche Nährlösung wie die zuletzt bei der in vitro-Kultur verwendete genommen, jedoch mit wachstumsfördernden Zusätzen. Die Jungpflanzen werden mit dieser Nährlösung einzeln mittels einer Spritze in das Substrat eingespült (bessere Vernetzung). Die weitere Düngung erfolgt mit handelsüblichem Universaldünger (Wuchsal, Substral o. a., jedoch mit einem Viertel der Konzentration, die angegeben ist) mittels eines Drucksprühgerätes (Blatt- und Substratdüngung).

3.4.3. Eine Belüftung mittels Ventilator trägt wesentlich zur Abhärtung der Jungpflanzen bei und reduziert die Gefahr der Algen- und Pilzinfektion. Es lohnt sich, die Anzucht in einem mit Styropor wärmeisolierten Kasten vorzunehmen (Luftansaugung über Filter). Dieses führt zu einer Kostensenkung und verringert die Infektionsgefahr.

Das Gelingen der Anzucht hängt in starkem Maße jedoch von der ständigen Beobachtung und der Kunst, daraus die richtigen Schlüsse zu ziehen („grüne Hand“), ab. Dafür lassen sich keine Normen nennen.

In der AHO Schleswig-Holstein befassen sich 3 Mitglieder mit der asymbiotischen Vermehrung (Farbtafel 5–6/Abb. 4 und 5).

4. Ausbringung

4.1. Was versteht man darunter?

Es ist empfehlenswert, sich an die von SUKOPP in einem Tagungsbericht „Ausbringen von Wildpflanzen“ angegebenen Begriffsbestimmungen zu halten.

Kurz formuliert versteht man darunter „das Aussäen, Pflanzen oder Verpflanzen von heimischen Arten außerhalb des besiedelten Bereiches oder innerhalb desselben in nicht intensiv gartenbaulich oder landwirtschaftlich genutzten Gebieten“.

Zum Ausbringen zählt man:

- das Sichern durch Umsetzen
- die Wiedereinbürgerung
- die Verstärkung von Populationen

Unter Ansalben versteht man die Aussetzung von Pflanzen außerhalb ihres ursprünglichen Verbreitungsgebietes zwecks Verwilderung.

4.2. Probleme beim Ausbringen

Vorangestellt werden soll die Definition „Erfolgreiche Ausbringung“. Wir haben sie uns folgendermaßen vorgegeben: Eine erfolgreiche Ausbringung liegt vor, wenn sich die Pflanzen entweder generativ oder vegetativ vermehrt haben oder eine Aussaat im ursprünglichen Biotop gelungen ist.

In der Literatur findet man nur wenige Hinweise über Versuche, Orchideen auszubringen. Interessant und lehrreich sind 3 Aufsätze aus der DDR von HAMEL (1981, 1982) und RIETHER (1980).

Fast ausnahmslos verliefen alle Versuche erfolglos; über die Ursachen wurden keine Angaben gemacht.

Es ist allgemein bekannt, daß die heimischen Orchideen in wesentlich stärkerem Maße als die meisten tropischen Arten spezialisiert sind. Das ist ja auch der hauptsächliche Grund für ihre Seltenheit. Diese Spezialisierung bezieht sich auf Klima- und Bodenansprüche, auf die Symbiose mit Pilzen, auf die Bestäuber, auf Begleitpflanzen und vieles andere mehr. Es sei hier schon einmal gesagt: Das Maß dieser Spezialisierung erfährt man in besonders enttäuschender Weise durch die Mißerfolge beim Ausbringen. Man muß sich auch einmal vor Augen führen, daß an einem Standort die Orchideen über viele Jahrzehnte hinweg mehrtausendfach, oft millionenfach in großem Umkreis Samen verbreitet und – gemessen an der Zahl der Samen – nur in extrem seltenen Fällen eine Nische für Keimung und Wachstum gefunden haben.

Die Ursachen für die Mißerfolge zu nennen, macht – abgesehen von groben Fehlern in den ersten Jahren – sehr große Schwierigkeiten. Zunehmend häufiger angestellte spezielle Untersuchungen, so z. B. Untersuchungen der Symbiose, mikrobiologische Bodenuntersuchungen und Bodenuntersuchungen nach pflanzenverwertbaren chemischen oder organischen Verbindungen führten zu Ergebnissen, die – auf ihre Anwendbarkeit beim Ausbringen bezogen – eine Bedeutung immer nur in Zusammenhang mit zahlreichen anderen Wachstumsfaktoren haben. Für die Anzucht und Kultur können sie mitunter praktikabel sein.

Die ökologische Amplitude einer Art, als alle Wachstumsfaktoren zusammenfassende Größe, ist in der Regel ein geeigneter Maßstab für die Chancen einer erfolgreichen Ausbringung. Wie groß sie sein kann, zeigt die Beobachtung, daß die gleiche Art in extrem verschiedenen Böden optimales Wachstum zeigen kann. *Dactylorhiza purpurella* vermehrt sich z. B. generativ und vegetativ sehr gut am natürlichen Standort auf Kreideboden mit sehr geringem Humusanteil, aber auch in Kultur vegetativ in kalkfreiem Humusboden mit niedrigerem pH-Wert (pH 4).

Ein anderes Beispiel: Zahlreiche *Dactylorhiza*-Arten vermehren sich sehr stark vegetativ bei Kultur in reinem Sphagnum (REINECKE 1983).

Diese und weitere Beobachtungen führten zu der Vermutung, daß ein gutes Wachstum möglicherweise von einer Kombination nur weniger Faktoren abhängen kann. Einzelne Faktoren scheinen auch noch gegeneinander austauschbar zu sein. Die Zusammenhänge sind jedoch noch viel zu komplex, so daß auch in naher Zukunft noch keine Schlußfolgerungen für die Ausbringung daraus gezogen werden können.

Eine der wesentlichen Ursachen für die Mißerfolge beim Ausbringen liegt zweifellos in der mangelnden Kenntnis der Standortfaktoren, aber auch darin, vorhandene Kenntnisse beim Ausbringen praktisch anzuwenden. Nach relativ ausführlichen Untersuchungen von SUNDERMANN – veröffentlicht schon 1961 bis 1963 in einer achteiligen Artikelfolge in „Die Orchidee“ – sind außer in einigen Monographien nur noch wenige einschlägige Veröffentlichungen hinzugekommen.

Wesentliche, d. h. praktikable Erkenntnisse tauchen nur sporadisch auf, so z. B. folgende: für *Hammarbya paludosa* heißt es, sie tritt in Sphagnummooren auf. WALDVOGEL hat festgestellt, daß sie zumindest in Norddeutschland nur in *Sphagnum subsecundum* wächst. Dieses Torfmoos ist also ein Indikator zum Auffinden bzw. für das Ausbringen von *Hammarbya paludosa*. Die Ausfallrate bei *Dactylorhiza* läßt sich reduzieren, wenn in der Feuchtwiese der Indikator *Caltha palustris*, die Sumpfdotterblume, wächst.

Die vermehrte Kenntnis einfacher Indikatoren führt zu rationellen, erfolgreicherer Ausbringungen. Aus dem bisher Gesagten erkennt man, daß nur für wenige Arten hinreichend anwendbare Erfahrungen vorliegen, mit deren Hilfe die Ausfallrate reduziert werden kann.

4.3. Ausbringungen in Schleswig-Holstein

Die AHO Schleswig-Holstein hat während der letzten 4 Jahre 18 Ausbringungen vorgenommen. Die Pflanzen stammten zum geringen Teil aus vegetativer Vermehrung (z. B. *Epipactis palustris*), aus symbiotischer Vermehrung, aber zunehmend aus asymbiotischer Vermehrung. Der Ausbringung in Biotope, in denen bisher keine Orchideen auftraten, wird der Vorzug gegeben, um eine früher vorhandene bessere Vernetzung der Standorte zu erreichen. Jede Ausbringung wird sorgfältig dokumentiert und dem Landesamt für Naturschutz sowie dem Botanischen Institut der Universität Kiel schriftlich mitgeteilt.

Eine Ausbringung von *Orchis morio* im NSG Wallnau/Fehmarn zeigt Abb. 6 der Farbtafel 5 mit einem Vertreter des Landesamtes für Naturschutz, dem Verwalter des Vogelschutzgebietes und einem Botaniker (WALDVOGEL).

Erfahrungen:

Die Anzahl der Mißerfolge beträgt ein Vielfaches der vorläufigen Erfolge. Im Durchschnitt betrug die Ausfallrate etwa 85 %. Bei den Anpflanzungen im Botanischen Garten Kiel betrug sie ca. 50 %.

Es wurden Erfahrungen gesammelt, die zu der Aussage berechtigen, daß die Erfolgsrate in den nächsten Jahren erhöht werden kann. Dazu müssen jedoch erheblich mehr Pflanzen herangezogen werden, was wieder ökonomischere Vermehrungsmethoden erfordert.

Man muß sich an den Gedanken gewöhnen, daß diese Aufgabe erheblich arbeits-, kosten- und zeitaufwendiger ist, als allgemein bekannt ist.

4.4. Im folgenden werden die Ursachen für die Mißerfolge zusammengefaßt und durch weitere Erkenntnisse bzw. Erfahrungen ergänzt.

4.4.1. Mangelnde Biotopkenntnisse (z. B. Bodenkenntnisse, Begleitflora). Abhilfe: Zusammenarbeit mit Feldbotanikern und Naturschutzämtern (Biotopkartierung). Dieses ist möglich und wird von diesen Stellen begrüßt.

4.4.2. Unzureichende Kenntnis der Standortansprüche. Dieses ist das größte Handicap. Es ist für die nächsten Jahre nicht zu erwarten, daß insbesondere für die selteneren Arten Standortansprüche (FAST 1985) angegeben werden können, welche die Überlebenschancen beim Ausbringen wesentlich vergrößern.

4.4.3. Unkenntnis des Vorhandenseins geeigneter Biotope, insbesondere für die seltenen und vom Aussterben bedrohten Arten. Abhilfe (wie bei 4.3.1.): Zusammenarbeit mit den Naturschutzämtern (Biotopkartierung) und Botanischen Instituten. Die AHO Schleswig-Holstein hat diese Möglichkeiten bereits mehrfach genutzt.

4.4.4. Mangel an Mitarbeitern für das Ausbringen, die Beobachtung und Pflege der Standorte. An einer Ausbringung sollten möglichst immer teilnehmen: der Grundstücksbesitzer oder Verwalter, ein Vertreter der Naturschutzbehörde und ein Feldbotaniker (wie ausgebildet). Dieses ist jedoch aus Gründen der Koordination selten möglich.

4.4.5. Die Anzahl der ausgebrachten Pflanzen einer Art am gleichen Standort war zu gering. Je größer die Anzahl, um so größer ist die Möglichkeit zur Streuung der Pflanzstellen und um so geringer ist das Risiko. Abhilfe: Beschränkung auf weniger Arten bei der Vermehrung; mehr Pflanzen der gleichen Art heranziehen. Arbeitsteilung mit anderen Gruppen.

4.4.6. Mangelnde Kennzeichnung (Kennzeichnungsmöglichkeit) des Standortes. Die Pflanzen wurden nicht wiedergefunden. Zu auffällige Kennzeichnung begünstigt das Ausgraben. Abhilfe: Standortfoto, Bandmaß, Kompaß; Markierung standortferner Punkte und Festlegung der Standorte zu diesen Punkten.

4.4.7. Extreme Wetterverhältnisse in den letzten Jahren; längere Trockenzeiten, aber auch zu lange anhaltende Überschwemmungen. Liegen geeignet erscheinende Biotope vor, sollte bei Mißerfolgen die Ausbringung wiederholt werden.

4.4.8. Entwendung der Pflanzen. In Schleswig-Holstein wurden in den letzten Jahren zunehmend mehr Pflanzen ausgegraben (und verkauft!). Wir versuchen, die Pflanzen an weniger auffälligen Stellen oder in Naturschutzgebiete auszubringen.

4.5. Maßnahmen zur Verringerung des Risikos beim Ausbringen.

4.5.1. Risikoverringerung durch Berücksichtigung der Vergesellschaftung der Orchideenarten miteinander und ihre Verteilung auf verschiedene Vegetationstypen. Die bekannte, mitunter häufige Beobachtung, daß verschiedene Arten aus derselben Gattung oder aus verschiedenen Gattungen im selben Vegetationstyp vorkommen, legt es nahe, Arten in solchen Vegetationstypen auszubringen, wo diese zwar selbst nicht vorkommen, aber bereits andere Arten vorhanden sind. SUNDERMANN (1980) macht dazu in seinem Buch „Europäische und mediterrane Orchideen“, 3. Auflage, Angaben.

4.5.2. Zeitpunkt der Ausbringung. Der günstigste Zeitpunkt ist nach der häufigsten Ansicht das Ende der Vegetationszeit, etwa vom Ende der Blüte bis unmittelbar vor dem Einziehen der oberirdischen Pflanzenteile. In dieser Phase ist die Bildung der Speicherorgane und Sproßanlagen nahezu abgeschlossen. Das Risiko ist jedoch meines Erachtens geringer, wenn man eine wichtige Erfahrung aus der Vermehrung nutzt. Das Umpikieren vom Nährboden in unsteriles Substrat gelingt meist nur dann, wenn es einige Wochen vor Vegetationsbeginn erfolgt. Umsetzungen in Substrate und Ausbringungen haben eine Schwächung der Pflanzen zur Folge (Beschädigung der Wurzeln, Verlust der Wurzelhaare, Anpassung an das neue Bodenmilieu). Die Schwächung wird während des Vegetationsbeginns meist besser verkraftet.

4.5.3. Risiko-Reduzierung durch Berücksichtigung der Mykorrhiza. Maßgeblich, insbesondere für die stärker mykotrophen Arten, wird es sein, ob das Pilzmycel am Ort der Ausbringung vorhanden ist bzw. ob es gelingt, es dort anzusiedeln. Die Ausbringung dürfte z. B. erfolgreicher verlaufen, wenn symbiotisch herangezogene Pflanzen ausgebracht werden. Die Pilzinfektion kann aber auch dadurch erfolgen, daß man vor dem Ausbringen die Pflanzen mit dem Symbiosepilz infiziert (BORRISS) oder den Boden mit Erde vom natürlichen Standort mischt, der aus der unmittelbaren Umgebung der betreffenden Art stammt. Nach VOIGT/DDR könnten „durch die schon induzierten, begrenzten Abwehrmechanismen andere potentiell pathogene Mikroorganismen über die Orchideenwurzel abgewehrt werden“. Die hier aufgezählten Maßnahmen sind dringend untersuchenswert.

4.5.4. Risikoverringerung durch Ausbringung in verschiedenartige Kleinbiotope des artspezifischen Vegetationstyps. Innerhalb des für die Art geeigneten Vegetationstyps wird es immer Kleinbiotope geben, die sich hinsichtlich Pflanzengesellschaft, Mikroklima, Exposition, Wasserführung, Wasserkapazität, Nährstoffgehalt, pH-Wert und anderes mehr oder minder unterscheiden. Man kann das Risiko reduzieren, wenn man jeweils eine Pflanze in verschiedene Kleinbiotope setzt.

4.5.5. Verringerung des Risikos durch intensive Pflegemaßnahmen in den ersten Jahren nach dem Ausbringen. Zweifellos spielt der Konkurrenzdruck in den ersten Jahren nach dem Ausbringen eine wesentliche Rolle für die Überlebenschance und die natürliche Ausbreitung. Schon bei der Wahl des Standortes innerhalb des Biotops sollte konkurrenzarmen Stellen der Vorzug gegeben werden, insbesondere dann, wenn die Ausbringung an weit entfernten Standorten erfolgt, weil dann die Beobachtungs- und Pflegemöglichkeiten in der Regel geringer sind. Pflegemaßnahmen sind vor allem vom Austrieb der Pflanze bis zum Ende der Entwicklung der Speicherorgane wichtig.

4.5.6. Nutzung der Kenntnisse von Standortindikatoren für einzelne Arten oder Artengruppen. Hierzu sind noch umfangreiche Untersuchungen wünschenswert, deren Ergebnisse jedoch praktikabel sein müssen.

4.5.7. Parallel zur Ausbringung von Pflanzen sollte möglichst auch eine durch Saat erfolgen. Die Aussaat sollte großflächig vorgenommen werden, um die Erfolgchancen zu vergrößern. Erfolge beim Aussäen tragen dazu bei, Biotope besser beurteilen zu lernen.

4.6. Gefahren beim Ausbringen und Vermehren

4.6.1. Geklonte Pflanzen sollten nicht oder nur in Ausnahmefällen als selbständige Population oder in eine natürliche Population ausgebracht werden, weil sich dann durch generative Vermehrung eher Individuen mit verminderter Anpassungsfähigkeit an Umweltveränderungen entwickeln können, als dieses z. B. in der ungestörten, natürlichen Population (mit großem Genpool) der Fall ist.

4.6.2. Zunehmend beobachtet man Pflanzenmißbildungen, die auf Erbgutveränderungen durch Umwelteinflüsse zurückzuführen sind. Gefährlicher sind jedoch Erbgutveränderungen, die sich nicht im äußeren Erscheinungsbild der Pflanze zeigen. Saatgut sollte also aus Populationen entnommen werden, in deren Nähe keine Mißbildungen auftreten.

4.6.3. Saatgut sollte auch nicht aus Erhaltungskulturen entnommen werden, da hier die Gefahr der Bastardierung und unnatürlichen Selektion mitunter groß ist. In Kiel wurde vor einigen Jahren zufällig der Bastard *Dactylorhiza* × *braunii* (mit den Eltern *D. majalis* und *D. maculata* [*fuchsii*?]) in vielen Exemplaren gezogen. Bastarde, auch die natürlichen, sollten nicht ausgebracht werden.

4.6.4. Allgemein kann es als Folge des Ausbringens zu zusätzlichen Bastardbildungen kommen; dann nämlich, wenn Arten in Gebiete ausgebracht werden, in deren Nähe Arten vorkommen, die bisher mit der ausgebrachten nicht benachbart waren.

4.6.5. Die Saatentnahme am natürlichen Standort und erst recht bei Kulturpflanzen erfolgt häufig von einer einzigen Pflanze. Als Gesichtspunkt für die Selektierung werden oft Form, Farbe und Größe der Blüte gewählt. Dieses führt zu einer genetischen Verarmung. Es sollte also möglichst Saat von mehreren verschiedenen Pflanzen genommen werden.

4.6.6. Bevor Pflanzen ausgebracht werden, sollten sie am Kulturstandort geblüht haben, um sicher zu sein, welche Art vorliegt und um Bastarde und Mißbildungen auszuschließen. Das verzögert zwar die Ausbringung mitunter um Jahre; aus Vorsicht sollte jedoch so verfahren werden.

Die hier erörterten Gedanken sollen aufzeigen, daß der Artenschutz durch Vermehrung und Ausbringung verantwortungsvolles Handeln einschließen muß.

Literaturverzeichnis

- AKADEMIE für Naturschutz und Landschaftspflege, Laufen/Salzach (Hrsg.): Freilandmuseen – Chance für die Erhaltung seltener Arten. Tagungsbericht 4; 1979.
- AKADEMIE für Naturschutz und Landschaftspflege, Laufen/Salzach (Hrsg.): Ausbringung von Wildpflanzen. Tagungsbericht 5/80; 1980.
- FAST, G.: Zur Ökologie einiger mitteleuropäischer Waldorchideen unter besonderer Berücksichtigung der Bodenverhältnisse in Bayern. Die Orchidee **36**, 148-152, 1985.
- HAMEL, G.: Ansaat und Umsetzung als Methode der Orchideen-Erhaltung?; Mitt. Arb. Heim. Orch. DDR, **10**, 21-46, 1981.
- HAMEL, G.: Grundsätze zu Methoden der künstlichen Arterhaltung und Populationsentwicklung bei heimischen Orchideen – eine Aufforderung zur Diskussion. Mitt. Arb. Heim. Orch. DDR; **11**, 13-19, 1982.
- MINISTER für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten (Hrsg.): Artenschutzprogramm Schleswig-Holstein; 23 S., 1983.

- REINECKE, F.: Zur gezielten Vermehrung einheimischer Orchideen. *Die Orchidee* **33**, 58-62, 1982.
- REINECKE, F.: Über zwei neue Methoden zur vegetativen Vermehrung von *Dactylorhiza fuchsii*. In Sonderheft „Probleme der Taxonomie, Verbreitung und Vermehrung europäischer und mediterraner Orchideen“ von *Die Orchidee* **34**, 105-108, 1983.
- RIETHER, W.: Möglichkeiten des aktiven Naturschutzes heimischer Orchideen. *Naturschutzarbeit (DDR)*. **22**, 10-18, 1980.

F. Reinecke, Achterkamp 103, D-2300 Kiel 1

Vermehrungskultur, eine Möglichkeit zur Erhaltung des Genpools vom Aussterben bedrohter Orchideen

Zusammenfassung: Die Vermehrungskultur ist eine Möglichkeit zur Erhaltung des Genpools vom Aussterben bedrohter Orchideenpopulationen, wenn alle herkömmlichen Naturschutzaktivitäten keinen Erfolg bringen. Erfolgreiche Einzelbeispiele aus der Kulturpraxis des Autors werden geschildert.

Summary: Propagation, a possibility of maintaining the genepool of threatened orchids. When all conventional activities of nature conservation fail, the propagation of orchids is an important possibility to maintain threatened populations. Successful examples from practical culture by the author are described.

Das Waldsterben ist heute in aller Munde. Namhafte Wissenschaftler sind der Ansicht, daß unter anderem die Schädigung der Pilzmyzelien durch den „sauren Regen“ dafür verantwortlich ist. Wie VÖTH feststellte, beträgt die Lebensdauer einer blühenden Orchidee im Durchschnitt 5 bis 15 Jahre. Da europäische Orchideen den Symbiosepilz zur Keimung benötigen, besteht die traurige Möglichkeit, daß so manche heute noch blühende Orchideenpopulation erlöschen muß, da keine Keimlinge mehr möglich sind.

Bis wir eines Tages unsere Umweltprobleme im Griff haben, wird es wohl für manche Orchideenart unserer näheren Heimat zu spät sein. Dabei ist es auch wenig tröstlich, daß eventuell diese Arten im mediterranen Raum noch blühen.

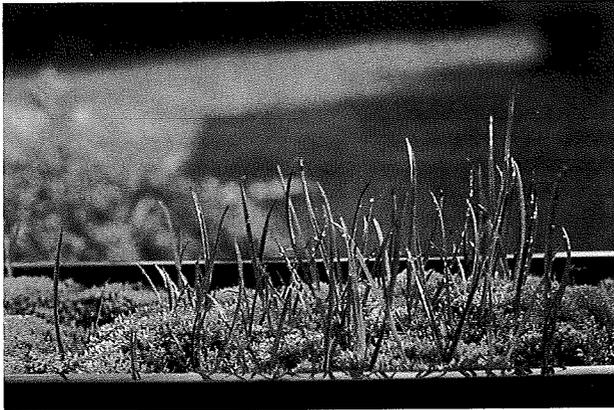


Epipactis Sabine

Foto: Ferro



Orchis morio



Dactylorhiza incarnata



Ophrys holoserica



In dieser Situation wird uns leider weder die Biotoppflege noch strenger Artenschutz helfen.

Eine erste Hilfe stellt jedoch die Vermehrungskultur zur Erhaltung des Genpools dar. Sie ist die für die Natur schonendste Methode, da man nur eine einzige Samenkapsel der Natur entnehmen muß. Meine Arbeiten auf diesem Gebiet haben ein Stadium erreicht, das hoffen läßt. Für sehr viele Arten ist mir bereits heute die Vermehrung, teilweise sogar eine Massenvermehrung möglich, leider jedoch noch nicht für alle Arten. Die von mir aus Samen herangezogenen Jungpflanzen haben in der Regel im Alter von zwei bis drei Jahren geblüht.

Eine bis heute noch offene Frage ist die weitere Vorgehensweise. Es hat sich in den letzten Jahren gezeigt, daß die von mir asymbiotisch herangezogenen Pflanzen jedes Umpflanzen und Auspflanzen (in Gärten) gut vertragen. Dies bedeutet jedoch nicht, daß ein „Ansalben“ in der Natur auf die Dauer erfolgversprechend sein muß:

Ohne den bzw. die Symbiosepilze ist langfristig keine Population zu erhalten.

Ein Impfen der Jungpflanzen mit dem Pilz ist, wie BURGEFF zeigte, meist wenig erfolgreich, was in der Natur des Pilzes begründet liegt.

Meines Erachtens bieten sich heute zwei Möglichkeiten an:

1. Verstärkung von schwachen, nicht mehr überlebensfähigen Populationen, bei denen die Ursachen des Rückgangs erkannt und beseitigt wurden.
2. Die in Vermehrungskultur gehaltenen Pflanzen dienen als Samenspender. Mit diesen Samen testet man in für diesen Genpool geeigneten Biotopen im ursprünglichen Verbreitungsgebiet, ob Symbiosepilze vorhanden sind und sich damit Populationen aufbauen lassen.

Aus Gründen der Florenverfälschung sind jedoch alle Aktionen abzulehnen, die Genmaterial aus entfernten Biotopen zur Ausbringung verwenden. Der Selektionsdruck hat das Erbmaterial unserer Orchideen oft deutlich geändert, um die Unbilden an den Arealgrenzen überleben zu können (Winterblattbildung, Wuchshöhe, Auslösetemperatur des Sproßwachstums . . .). Sammentnahme und Wiederausbringung sollten immer im selben Naturraum stattfinden (z. B. südliches hessisches Ried).

Entsprechende Versuche in der freien Natur konnten von mir bisher nicht durchgeführt werden, da mir aus naheliegenden Gründen weder Saat noch Mutterpflanzen aus geeigneten Biotopen meiner Heimat zur Verfügung standen. Heute (seit 1984) besitze ich dank der Hilfe einiger engagierter Orchideenfreunde eine Ausnahmegenehmigung zur Entnahme von Saat in Hessen. Dies bedeutet jedoch noch nicht, daß mir Ausbringungsversuche genehmigt sind.

Eine für den Naturschutz nicht zu unterschätzende Arbeit ist das Züchten gartenwürdiger Orchideen. Durch Kreuzung und Selektion lassen sich Orchideen züchten, die an „Schönheit“, Wuchsfreudigkeit und Größe die Wildarten weit übertreffen. Solche Pflanzen könnten durch den Gartenbau in beliebiger Menge der Bevölkerung zur Verfügung gestellt werden. Das würde sicher die Natur entlasten und eine Kontrolle der Naturschutzorgane erheblich erleichtern, da sich die Gartenpflanzen deutlich von den Wildarten abheben. Als Beispiel möchte ich die von mir gezüchtete *Epipactis* Sabine (*E. palustris* × *E. gigantea*) erwähnen.

Literaturverzeichnis:

- FROSCH, W.: Asymbiotische Vermehrung von *Orchis morio* mit der ersten Blüte nach 23 Monaten; Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal **36**, 101–104, 1983.
- FROSCH, W.: Asymbiotische Vermehrung von *Ophrys holosericea* mit Blüten nach 22 Monaten; Die Orchidee **34** (2), 58–61, 1983.
- FROSCH, W.: Asymbiotische Vermehrung von *Cypripedium reginae* mit Blüten drei Jahre nach der Aussaat; Die Orchidee **36** (1), 30–32, 1985.
- FROSCH, W.: *Epipactis* Sabine (*Epipactis gigantea* × *Epipactis palustris*); Die Orchidee **36** (2), 72–73, 1985.
- HABER, W.: Orchideen und Naturschutz; Kosmos **68** (6), 174–178, 1972.
- HOCK, B., BARTUNEK, A.: *Ektomykorrhiza*; Naturwiss. Rundschau, **37**, (11), 437–444, 1984.
- VÖTH, W.: Naturgegebenes Verhalten von *Gymnadenia conopsea* und *Listera ovata*; Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal **33**, 136–145, 1980.
- AKADEMIE für Naturschutz und Landschaftspflege Laufen: Leitlinie zur Ausbringung heimischer Wildpflanzen; Tagungsbericht 5/80.

Werner Frosch, Höhenweg 8, D-6072 Dreieich

Schlußworte

Meine Damen und Herren!

Nachdem wir soeben, wie es der Tradition unserer Tagungsreihe entspricht, anhand ganz besonderer Lichtbilder noch etliche interessante und bemerkenswerte Einzelbeobachtungen zu Gesicht und Gehör bekommen haben, ist die 8. Wuppertaler Orchideentagung zu Ende gegangen. Ich glaube feststellen zu können, daß auch diese Tagung für alle Teilnehmer ein Gewinn war. Wenn wir abschließend noch einmal ihren fachlichen Teil Revue passieren lassen, dann haben wir wohl ganz im Sinn der gestrigen Begrüßungsworte durch Herrn LÜCKEL uns überaus vielseitig um die europäischen Orchideen bemüht: wir haben Vorträge gehört, die sich mit Großsystematik, die sich mit Taxonomie im weiteren und im engeren Rahmen, die sich mit Fragen der Nomenklatur und mit neuen Erkenntnissen hinsichtlich der Verbreitung von Taxa beschäftigt haben. Wir haben vernommen, daß die Orchideen womöglich sehr viel älter sind als wir dies bisher wußten. Wir haben Beiträge gehabt, die sich mit der Problematik der Kultur, allgemein und mit staunenswerten Erfolgen, befaßten, und es klang die Notwendigkeit an, daß wir uns diesem Teilaspekt in Zukunft sehr viel intensiver widmen müssen. Einer der Höhepunkte der Tagung waren gewiß die beiden erlebten Filme, mit denen uns in faszinierender Weise demonstriert wurde, wie blütenbiologische Beobachtungen und Experimente zur Klärung verwandtschaftlicher und taxonomischer Fragen genutzt werden können. Ich schließe meine eigene Beobachtung an, daß nämlich fast alle Teilnehmer bei fast allen Vorträgen anwesend waren, was schließlich besagt, daß wir alle uns für die vielschichtigen Aspekte der europäischen Orchideenkunde zugleich interessieren und verpflichtet fühlen. Dessen sollten wir aber auch jederzeit eingedenk sein, wenn wir Wuppertal wieder verlassen und in der kommenden Vegetationsperiode wieder einem ganz speziellen Problem nachgehen. Sicherlich werden wir alle während der nächsten Zeit noch intensiv an das gestern und heute hier Gehörte und Gesehene zurückdenken. Um so mehr freut es mich, schon in diesem Moment Ihnen mitteilen zu können, daß die Finanzierung des Sonderheftes dieser Tagung bereits gesichert und sein Erscheinen lediglich vom Erhalt der Manuskripte abhängig ist. Ganz zweifellos brachte diese Tagung für jeden einzelnen von uns nicht nur einen fachlichen, sondern ebenso sehr auch einen persönlichen Gewinn. Dies wurde besonders deutlich während der Kaffeepausen, die einen beachtlichen Geräuschpegel aufzuweisen hatten. Die beiden Programmgestalter sind daher froh darüber, daß sie den Wert dieser Pausen für das persönliche Gespräch richtig eingeschätzt und dafür genügend Raum gelassen haben.

Bei zahlreichen Gelegenheiten während beider Tage kam der allgemeine Wunsch nach einer Fortsetzung dieser Tagungsreihe zum Ausdruck. Hinsichtlich des Termins – ob im Frühjahr vor Beginn der mediterranen Reisesaison wie jetzt oder ob im Herbst, Anfang bis Mitte Oktober wie anläßlich der früheren Treffen – ergab eine Tendenzumfrage ein leichtes Übergewicht zugunsten des Frühjahrs. Was den nächsten Tagungsinhalt anbetrifft, so mag uns ein Rückblick behilflich sein: wir hatten zunächst taxonomisch-systematische Rahmenthemen, eines, das der Verbreitung und eines, das der Evolution ganz allgemein galt. Die letzte und diese Tagung waren offen für alle Themen, und die zwischendurch geführten Gespräche zeigten deutlich, daß man auch für die 9. Wuppertaler Arbeitstagung so verfahren sollte. Unüberhörbar war aber auch der Wunsch, sich den beiden immer aktueller werdenden Themen des Naturschutzes und der Erhaltungskultur – wechselseitig ergänzend, aber durchaus auch kontrovers – zu widmen. Wir werden sicher kaum in der Lage sein, zu einem solchen Rahmenthema innerhalb von drei Jahren genügend sachkundige Referenten und erfolgreiche Experimentatoren zur Verfügung zu haben,

um damit ein ganzes Tagungsprogramm zu füllen. Wir sollten aber dennoch versuchen, vorhandene Sachkompetenz in Theorie und Praxis zu gewinnen und diejenigen von Ihnen, die hierzu in drei Jahren einen Beitrag leisten können, zu ermuntern, in dieser Richtung tätig zu werden. Auch wäre an eine Podiumsdiskussion zum genannten Thema zu denken. Sie alle darf ich schon jetzt aufrufen, Vorschläge zur Sache und zu Referenten durchaus schon in nächster Zeit an Herrn SUNDERMANN oder an mich zu machen.

Zum Abschluß möchte ich mich zum Sprecher aller Tagungsteilnehmer machen und herzlichen Dank sagen: an Herrn Dr. KOLBE für die Gastfreundschaft, wieder in seinem Museum und in einem gewohnt angenehmen und behaglichen Rahmen tagen zu dürfen, allen seinen Mitarbeitern für die organisatorische Arbeit im Hintergrund und die freundliche und liebenswerte Betreuung während dieser beiden Tage, an Frau TOUSSAINT-KLOPFENSTEIN für den schönen Rahmen durch ihre Aquarelle, ganz besonders wieder Herrn Professor SUNDERMANN als dem unermüdlichen Promotor dieser schon längst zur Institution gewordenen Wuppertaler Orchideentagungen. Möge die nun beendete bei allen Teilnehmern so viel Resonanz erzeugt und so viel Anregungen eingebracht haben, daß diese zum Nutzen und zur Erhaltung, aber auch zum noch besseren Verständnis unserer Orchideen weiterwirken mögen.

Auf Wiedersehen in drei Jahren!

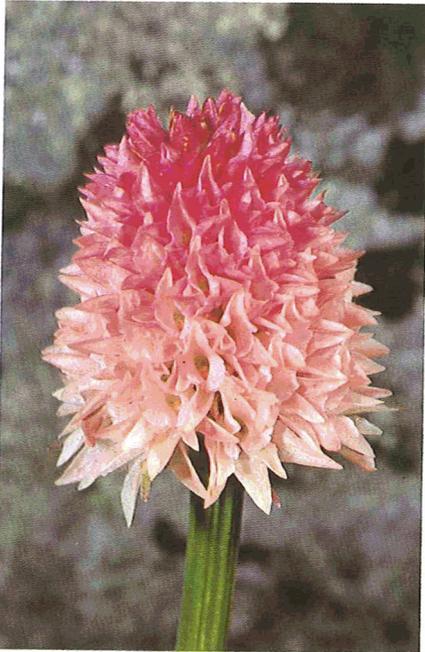


Abb. 1: *Nigritella corneliana*. Piemonte/Torino (It): Colle delle Finestre, 13. 7. 1977

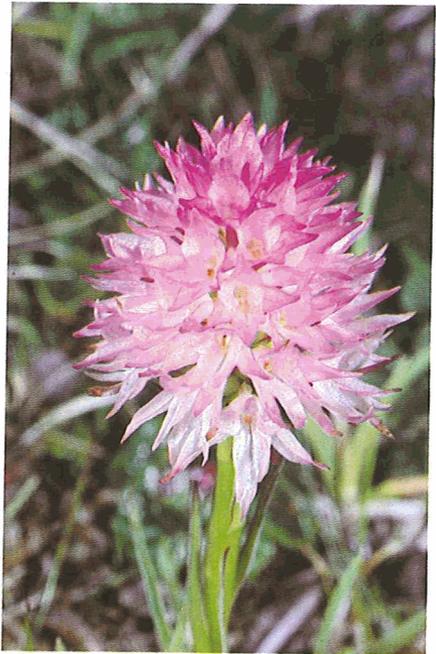


Abb. 2: *Nigritella lithopolitanica*. Kärnten (Au): Hochpetzen, 11. 7. 1982

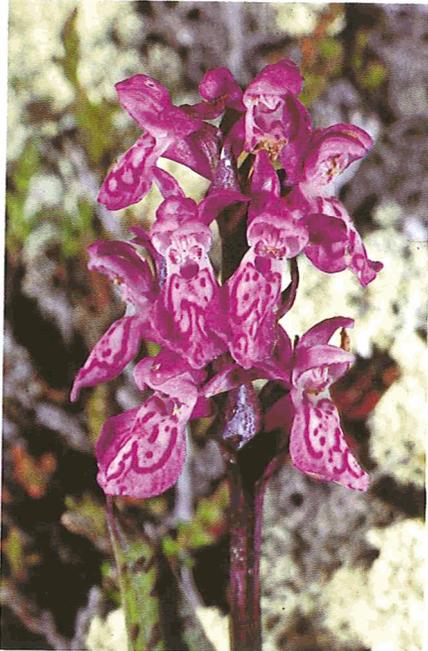


Abb. 3: *Dactylorhiza lapponica*. Oppland (No): Dovre, Tofte, 23. 7. 1984



Abb. 4: *Dactylorhiza lapponica*. Trentino – Alto Adige/Trento (It): Carbonare, 18. 7. 1979



Abb. 1: *Melecta albifrons* ssp. *albovaria* auf *Ophrys cretica*; Kreta 1982



Abb. 2: *Andrena carbonaria* auf *Ophrys garganica*; Mt. Gargano 1985



Abb. 3: *Chalicodoma parietina* auf *Ophrys bertolonii*; S-Apulien 1985



Abb. 4: *Chalicodoma benoisti* auf *Ophrys bertolonii*formis; Mt. Gargano 1984

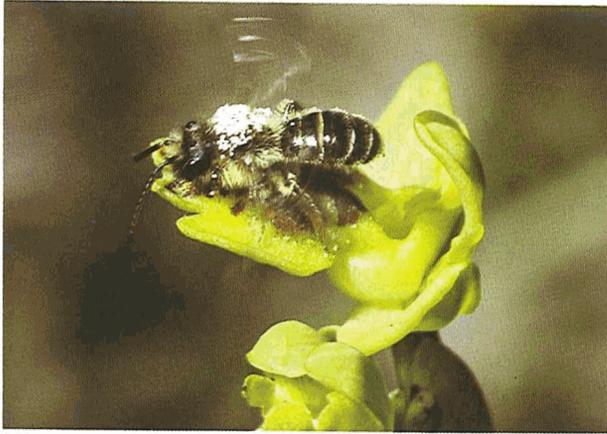


Abb. 5: *Andrena hesperia* auf *Ophrys minor*; Kreta 1984



Abb. 6: *Andrena flavipes* auf *Ophrys fleischmannii*; Israel 1984



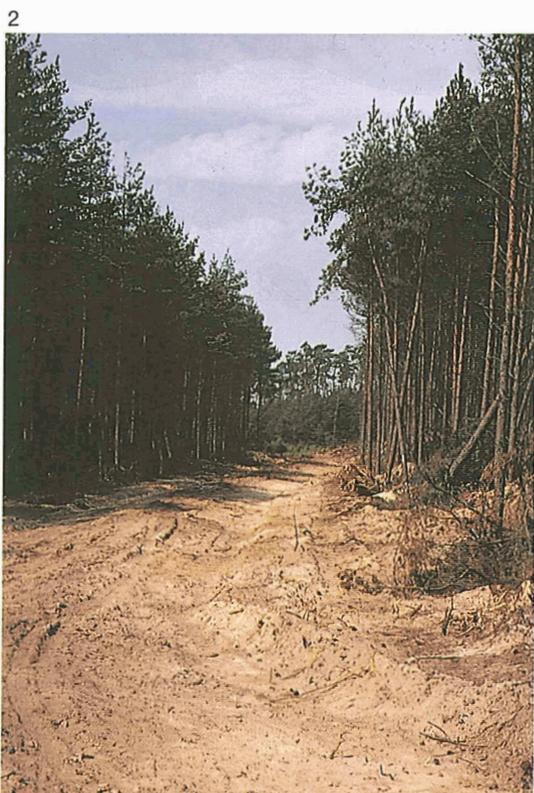
Abb. 7: *Tetralonia berlandi* auf *Ophrys heldreichii*; Kreta 1984



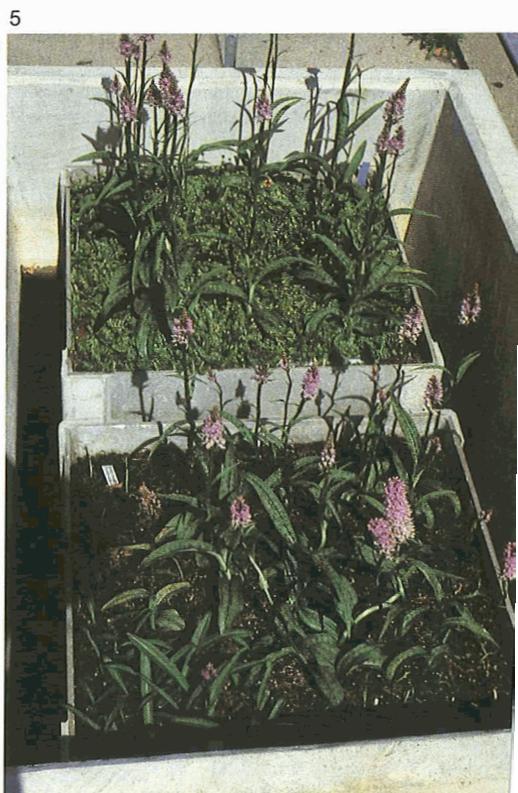
Abb. 8: *Ophrys apulica* (Apulien) und *Ophrys heldreichii* (Kreta); 1985
(vgl. Text S. 78)



1



2

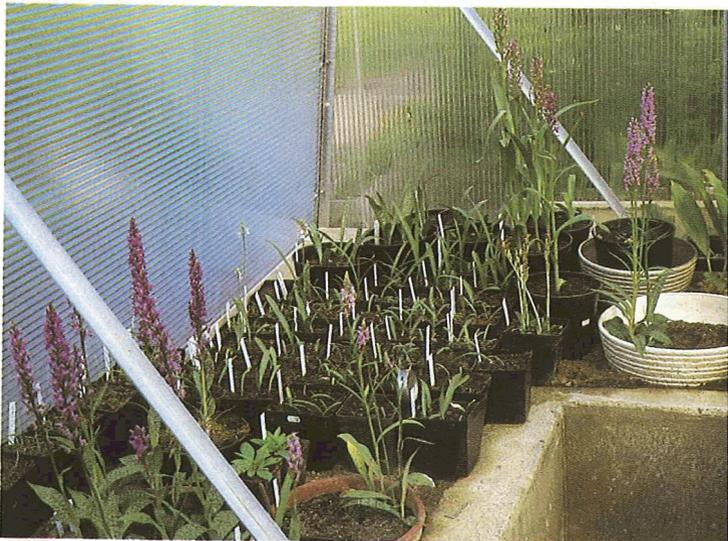


5

Farbtafel 5



3



4

Abb. 1:
Standort von *Goodyera repens*

Abb. 2: Zerstörung dieses Standortes
(Abb. 1), dafür Anlage eines Munitionsdepots.

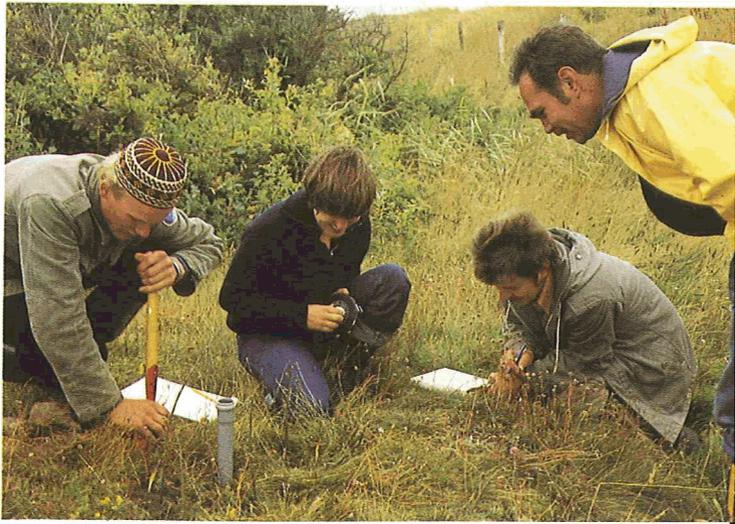
Abb. 3: Standort von *Dactylorhiza maculata* ssp. *fuchsii* und *Platanthera chlorantha*, Küstenabbruch durch Hochwasser.

Abb. 4: Anzuchtkästen (Ausschnitt) im Botanischen Garten Kiel; vorwiegend *Dactylorhiza*-Arten.

Abb. 5: Anzucht im Gewächshaus (Ausschnitt) bei Dr. GEYER, AHO.

Abb. 6: Ausbringung von *Orchis morio* im NSG Wallnau/Fehmarn.

6





Ophrys vernixia ssp. *lusitanica*

(Foto: DANESCH)



Ophrys vernixia ssp. *regis-ferdinandii*



Spiranthes romanzoffiana Cham.
Blütenstand aus Co. Galway.

(Foto: RÜCKBRODT)



Spiranthes sinensis, etwa 5fache Vergrößerung

Foto: M. RÜSSMANN