

Abb. 2: Vertikale Verbreitung von *Orchis prisca* auf Kreta (Rasterfeld: 5 km x 100 m)

Jean Claessens & Jacques Kleynen

## Die Systematik der europäischen Orchideen, illustriert an Hand von Makro-Fotos

Inhalt	Seite
Inhalt	
Keywords	
Zusammenfassung/Summary/Résumé	
1. Einleitung	96
A. Allgemeiner Teil	
2. Taxonomie	96
3. Familien	97
4. Die Orchidaceae	99
5. Beschreibung der Unterfamilien der Familie Orchidaceae	101
5.1 Unterfamilie Neottioideae	101
5.2 Unterfamilie Orchidoideae	101
5.3 Unterfamilie Epidendroideae	102
5.4 Unterfamilie Vandoideae	102
6. Triben	102
6.1 Tribus Cyripediceae	102
6.2 Tribus Epipacticeae und Neottieae	102
6.3 Tribus Orchideae	103
6.4 Tribus Malaxideae, Epipogieae en Calypsoeae	104
6.5 Tribus Maxillarieae	104

## B. Besprechung der Genera

7. Beschreibungen	
7.1 Die Familie Cyripediaceae	105
7.1.1 Unterfamilie: Cyripedioideae	
Tribus: Cyripedieae	
Genus: <i>Cypripedium</i>	
7.2 Die Familie Orchidaceae	106
7.2.1 Unterfamilie: Neottioideae	
Tribus: Epipactieae	
Genera: <i>Epipactis</i> , <i>Cephalanthera</i> , <i>Limodorum</i>	
7.2.2 Unterfamilie: Neottioideae	107
Tribus: Neottieae	
Genera: <i>Listera</i> , <i>Neottia</i> , <i>Spiranthes</i> , <i>Goodyera</i>	
7.2.3 Unterfamilie: Orchidoideae	108
Tribus: Orchideae	
Genera: <i>Herminium</i> , <i>Habenaria</i> , <i>Gennaria</i> , <i>Platanthera</i> , <i>Coeloglossum</i> , <i>Gymnadenia</i> , <i>Leucorchis</i> , <i>Nigritella</i> , <i>Neottianthe</i> , <i>Chamorchis</i> , <i>Barlia</i> , <i>Dactylorhiza</i> , <i>Orchis</i> , <i>Steveniella</i> , <i>Comperia</i> , <i>Neotinea</i> , <i>Traun-</i> <i>steinera</i> , <i>Anacamptis</i> , <i>Serapias</i> , <i>Himantoglossum</i> .	
7.2.4 Unterfamilie: Epidendroideae	111
Tribus: Malaxideae	
Genera: <i>Liparis</i> , <i>Malaxis</i> en <i>Hammarbya</i>	
7.2.5 Unterfamilie: Epidendroideae	111
Tribus: Epipogieae	
Genera: <i>Epipogium</i>	
7.2.6 Unterfamilie: Epidendroideae	112
Tribus: Calypsoeae	
Genera: <i>Calypso</i>	
7.2.7 Unterfamilie: Vandoideae	112
Tribus: Maxillarieae	
Genera: <i>Corallorrhiza</i>	
8. Abbildungen	113
9. Literatur	122

## Keywords

Orchids; Taxonomy, family, subfamily, tribe, genus; column, anther, rostellum, stigma, pollinia, bursicle, acrotone, basitone (Article in German with a summary in English and French) (received 28.12. 1994, accepted 6.2.1995)

## Zusammenfassung

Claessens, J. & Kleynen, J. (1995): Die Systematik der europäischen Orchideen, illustriert an Hand von Makro-Fotos. - Jour. Eur. Orch. 27 (1): 93 - 124. 1995.

Die Systematik der europäischen Orchideen. Die maßgebenden charakteristischen Merkmale für die taxonomische Strukturierung der europäischen Orchideen werden behandelt. Für die Aufteilung der Orchidaceae sind die Unterschiede im Bau der Säule maßgebend. Anhand von Macrobildern wird versucht die charakteristischen Merkmale zu verdeutlichen.

## Summary

Claessens, J. & Kleynen, J. (1995): Die Systematik der europäischen Orchideen, illustriert an Hand von Makro-Fotos. - Jour. Eur. Orch. 27 (1): 93 - 124. 1995.

This article treats the classification of the European orchids. The European orchids are classified on the basis of the structure of the flowers, and particularly of the male and female reproductive organs. The different arrangements of the stigma and the modifications of the rostellum are of great importance in the general classification of the family. Pictures show the great difference of characters of the column, rostellum etc.

## Résumé

Claessens, J. & Kleynen, J. (1995): Die Systematik der europäischen Orchideen, illustriert an Hand von Makro-Fotos. - Jour. Eur. Orch. 27 (1): 93 - 92. 1995.

La systématique d'orchidées d'Europe.

Les orchidées européennes sont classifiées en familles, sous-familles, divisions et tribus. La structure florale et spécialement les arrangements différents des stigmas et les modifications du rostellum sont d'une grande importance pour la classification générale. Des macrophotos expliquent les grandes différences des caractères des gynostèmes.

\* \* \*

### 1. Einleitung

Wer sich mit Orchideen beschäftigt, hat automatisch mit der Ordnung der gefundenen Arten zu tun. Mit Hilfe einer Flora kann ein Anfänger gut feststellen, zu welchen Genera seine Funde gehören. Ist man mehr geschult, dann genügt meistens eine schnelle Inspektion, um den Fund zu ordnen.

Äußerliche, morphologische Merkmale sind dabei ein gutes Hilfsmittel, und oft realisiert man nicht, daß am Ende die Merkmale der Geschlechtsorgane (bei den Orchideen vereint zu einem Organ, das Gynostemium oder Säulchen) die Einteilung der Orchideen mitbestimmen.

Dieser Artikel will an Hand von extremen Makro-Fotos die Klassifikation der Orchideen verdeutlichen.

#### A: Allgemeiner Teil

### 2. Taxonomie

Um die ihn umringende Welt in Griff zu bekommen, versucht der Wissenschaftler eine logische und möglichst abschließende Ordnung zu entwerfen, die soviel wie möglich übereinstimmt mit dem, was er in der lebenden Natur beobachtet.

Taxonomie ist die Wissenschaft, die sich mit der Klassifikation beschäftigt. Über den großen Rahmen innerhalb des Pflanzenreiches ist man sich unter Taxonomen schon einig. Das Pflanzenreich wird in immer kleinere Einheiten unterteilt. Dabei hat man ein System gewählt, das von der zunehmenden Spezialisierung der Struktur der Geschlechtsorgane ausgeht. So wird das Pflanzenreich aufgeteilt in Divisionen, woraus verschiedene Klassen entstehen (die Orchideen gehören dann zu den Einkeimblättrigen, die Monocotyledones), die an ihrer Stelle wieder in Ordnungen aufgegliedert werden.

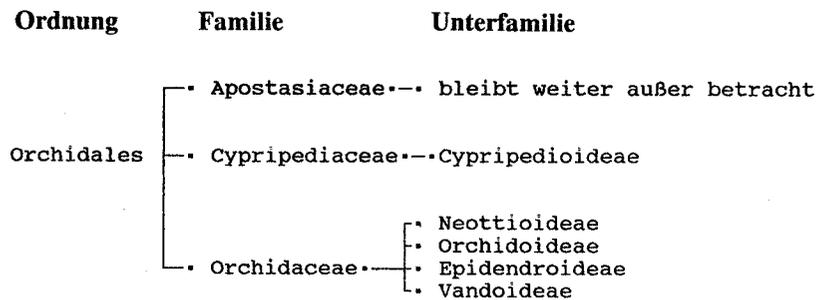
Die Orchideen werden traditionell eingeteilt in die Ordnung der Orchidales (z. B. VERMEULEN 1968; RASMUSSEN 1985 aber teilt die Orchideen ein bei den Liliales s.l., eine Einteilung worauf wir nicht weiter eingehen werden, weil wir uns beschränken zur Einteilung unter dem Niveau der Ordnung).

Abhängig der Auffassung der Autoren werden die Orchidales weiter unterteilt, sei es in eine Familie Orchidaceae mit verschiedenen Unterfamilien (die Auffassung von DRESSLER 1981) oder in drei Familien, die auf Grund der Anzahl von Staubfäden gut zu unterscheiden sind (die Einteilung von RASMUSSEN 1985). Diese Einteilung wird auch benutzt von BUTTLER 1986 und REINHARD ET AL 1991. Wir schließen uns der Unterteilung in drei Familien an.

### 3. Familien

Wir kommen zur einer Einteilung in Apostasiaceae (drei fertile Staubfäden), Cyripediaceae (zwei fertile Staubfäden) und Orchidaceae (einen fertilen Staubfaden). Weil die Apostasiaceae nicht in Europa vorkommen, lassen wir diese Familie weiter außer Betracht. Wir beschränken uns bei der weiteren Besprechung des taxonomischen Aufbaus auf die in Europa vorkommenden Genera. Die Familie der Cyripediaceae kennt in Europa nur einen Vertreter, nämlich *Cypripedium*. Anders liegt es bei der Familie der Orchidaceae, die von Rasmussen (l.c.) in vier Unterfamilien aufgeteilt wird, nämlich die Neottioideae, Orchidoideae, Epidendroideae und Vandoideae.

Die taxonomische Klassifizierung, wie sie bis jetzt präsentiert ist (wobei wir die Ordnung als Ausgangspunkt nehmen,) sieht so aus:



Anhand der lateinischen Benennung kann die taxonomische Position eines Namens verdeutlicht werden. In diesem Schema wird das deutlich gemacht (nach DRESSLER 1981).

Kategorie	Ausgang	Beispiel
Orden	-ales	Orchidales
Familie	-aceae	Orchidaceae
Unterfamilie	-oideae	Orchidoideae Neottioideae
Tribus	-eae	Orchideae Malaxideae
Subtribus	-ineae	Orchidineae Spiranthineae
Genus	liegt nicht fest	Orchis, Ophrys
Species	liegt nicht fest ist natürlich wohl mit dem Genusnamen verbunden	Orchis morio, Ophrys insectifera

Alle Orchidaceae gehören zu den Monandreae, das heißt Orchideen mit nur einem fruchtbaren Staubfaden. Überbleibsel der unfruchtbaren Staubfäden sind die Staminodialpunkte bei Ophrys. Daß es sich hier tatsächlich um rudimentäre Staminodien handelt, kann man aus der Tatsache ablesen, daß sie Gefäßbündel besitzen.

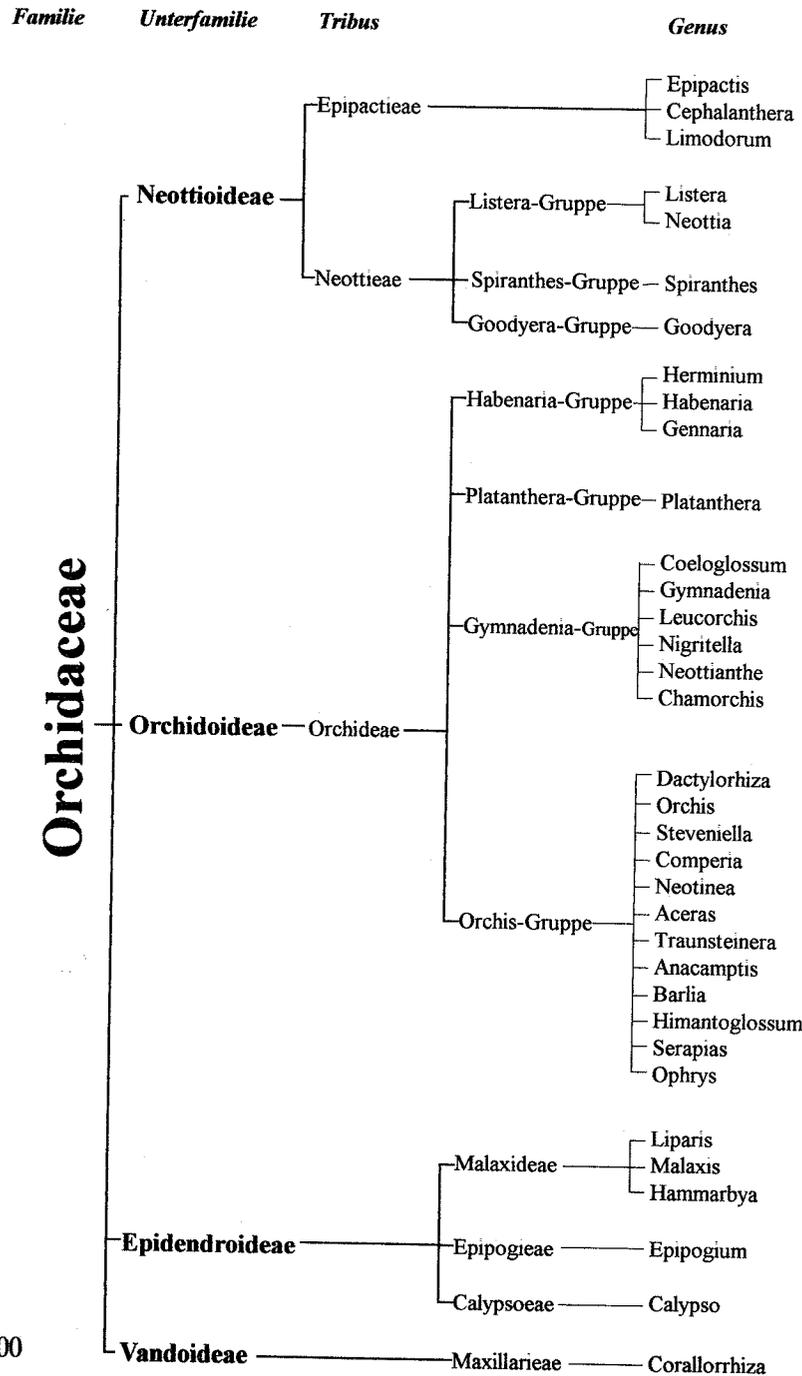
Wie wir gesehen haben wird die Familie der Orchidaceae unterteilt in vier Unterfamilien, die an ihre Stelle wieder aufgespaltet werden: in Triben. Bei dieser fortschreitenden Einteilung spielen die nachfolgenden Merkmale eine Rolle (RASMUSSEN 1985). Die Tabelle von Rasmussen ist in dem Sinne geändert, daß nur die für europäische Orchideen wichtige Merkmale genannt werden.

1. **Pollinien:** weiche und lockere bis zu wachsartiger Struktur, wohl oder nicht sektil (= Pollenkörner die durch elastische Fäden miteinander verbunden sind).
2. **Caudiculae** (Stielchen der Pollinien): anwesend oder nicht.
3. **Viscidium** (Klebscheibchen): anwesend oder nicht.
4. **Wie sind Pollinien und Viscidium miteinander verbunden:** an der Basis (basiton) oder an der Spitze (akroton).
5. **Wie ist die Position und Form der Anthere (Staubbeutel:** aufrecht stehend oder liegend bis umgebogen; lang und spitz oder kurz und breit; über das Rostellum reichend oder nicht?
6. **Anzahl der Pollinien.**
7. **Form und Länge des vorausstehenden Teils des Rostellums** (Rasmussen definiert das Rostellum als den medianen Teil der Narbe und den modifizierten hervorstehenden Teil, der z. B. bei *Epipactis* gut zu sehen ist).

#### 4. Die Orchidaceae

Weil der Blütenbau bei der Familie der Orchidaceae sehr vielgestaltig ist, wird diese Familie in viele Triben und Gattungen verteilt. In der Schemaform sieht die Einteilung wie nachfolgend aus (auch hier sind nur die europäischen Arten aufgenommen). Für die vollständige Einteilung verweisen wir auf RASMUSSEN 1985, p. 259.

In der folgenden Tabelle (S. 100) können wir sehen, wie die 35 in Europa vorkommenden Genera gruppiert sind.



## 5. Beschreibung der Unterfamilien der Familie Orchidaceae

### 5.1. Unterfamilie Neottioideae

Die Genera der Neottioideae besitzen im allgemeinen primitive Merkmale. Sie haben immer Wurzeln niemals Pseudobulben z. B. Wurzeln von *Epipactis* oder *Neottia*). Die Anthere ist aufrechtstehend oder leicht nach vorne übergeneigt und enthält zwei oder vier zweiteilige, sanftkörnige oder sektile Pollinien, oft ohne Caudiculae. Die Pollinien sind gewöhnlich mit ihrer Spitze (akroton) an das Viscidium befestigt. Die Art der Befestigung ist sehr wichtig für die taxonomischen Einteilung der Orchideen. Bei einer basitonen Orchidee befinden sich die Klebscheibchen an der Basis der Pollinien (z. B. bei der *Ophrys*-Gruppe). Dagegen befindet sich bei den akrotonen Orchideen das Klebscheibchen (Viscidium) an der Oberseite der Pollinien (z. B. das Rostellum bei *Epipactis*).

In der Vergangenheit basierte die systematische Einteilung auf dieser Position der Klebscheibchen an den Pollinien, wie bei SUMMERHAYES 1951, p. 107 und 108. Heute wird aber anerkannt, daß auch Zwischenformen vorkommen (wie bei der australischen Gattung *Diuridea*), die man Mesotonie nennt.

### 5.2. Unterfamilie Orchidoideae

Die Genera der Orchidoideae besitzen Pseudobulben (z. B. *Orchis* und *Ophrys*). Die Anthere ist gewöhnlich aufrechtstehend oder stark umgebogen. Es gibt immer einen verlängerten Konnektivfortsatz (z. B. der spitz hervorragende Konnektivfortsatz bei *Ophrys apifera* oder *Serapias*). Das Rostellum geht lateral auseinander und kann Viscidia (Klebscheibchen) bilden, die bei den Orchideae immer durch Caudiculae (Stielchen) mit den Pollinien verbunden sind. Die Pollinien können akro-, meso- oder basiton an den Viscidien befestigt werden und sind sektil (sektile Pollinien sind sanfte, körnige Pollinien die aus Pollenpaketen, die s.g. Massulae bestehen, die durch elastische Fäden miteinander verbunden sind; z. B. an die Pollinien bei *Orchis*). Der Vorteil von sektilen Pollinien ist, daß mit einem Pollinium mehrere Blüten bestäubt werden können. Auf jeder Narbe bleiben dann einige Pollenpakete kleben.

### 5.3. Unterfamilie Epidendroideae

Die Epidendroideae besitzen eine liegende Anthere mit einem breiten Konnektivfortsatz. Die Pollinien sind meistens ziemlich hart, mit oder ohne Caudiculae.

### 5.4. Unterfamilie Vandoideae

Hier finden wir eine stark nach innen gebogene Anthere und ein Rostellum; harte, wachsartige Pollinien, meistens vier Stück. Das Viscidium kann entfernt werden. Stipes sind klein und schmal (Stipes ist ein bändförmiges Verbindungsstück zwischen Viscidium und Pollinien. Man findet es vor allem bei den tropischen Orchideen, z. B. bei den meisten Vandoideae).

## 6. Triben

Nach der kurzen Beschreibungen der Unterfamilien sind wir auf der Ebene der Triben angekommen.

In einer Tribe sind eine Anzahl der Genera versammelt, die eine Anzahl von Merkmale gemeinsam haben. Innerhalb der Triben unterscheiden RASMUSSEN und BUTTLER noch eine Anzahl von Gruppen, die von anderen Autoren als Aggregate betrachtet werden. Bei der Besprechung wird immer ausgegangen vom Schema auf Seite 100.

### 6.1. Tribus Cyripedieae

Von den Cyripedieae kommt in Europa nur eine Tribe mit einer Gattung vor, nämlich die Tribe Cyripedieae mit der Gattung *Cyripedium*. Charakteristisch sind die zwei fertilen Staubfäden. Die Cyripedieae sind in Europa die einzigen Vertreter der Diandreae (die Orchideen mit zwei fertilen Staubfäden).

### 6.2. Tribus Epipactieae und Neottieae

Die Unterfamilie Neottioideae wird unterteilt in zwei Triben, die Epipactieae und Neottieae. Innerhalb der Tribe der Epipactieae findet

man die Genera mit den meist primitiven Merkmalen (CLAESSENS & KLEYNEN 1991, 1995). Sie besitzen verlängerte Rhizome mit mehr oder weniger gruppierten dünnen Wurzeln. Die Lippe ist gespornt oder sackartig und oft gegliedert in Hypo-, Meso- und Epichil. Die Anthere ist leicht vorübergebogen. Die Pollinien sind sehr weich und körnig. Die Tribe der Neottieae ist gekennzeichnet vor allem durch eine dorsale, aufgerichtete Anthere und ein dazu gehörendes verlängertes, spitzes Rostellum.

Die meisten Genera innerhalb dieser Triebe haben zweiteilige Pollinien (es scheinen nur zwei Pollinien zu sein, aber bei näherer Betrachtung zeigt sich, daß diese aus zwei engverbundenen Teilen aufgebaut sind). Die Pollinien enden in einer Spitze und haben Kontakt mit einem deutlichen, lösbaren Rostellum. Die Gattung *Listera* hat ein sehr sensibles Viscidium, so daß bei der leisesten Berührung der Klebstoff freigesetzt wird.

### 6.3. Tribus Orchideae

Die Orchideae sind gekennzeichnet durch eine aufrechte bis umgebogene Anthere. Die Basis der Anthere ist verwachsen mit dem Säulchen, wodurch sie in einer guten Position bezüglich der Pollinien steht. Die Anthere enthält zwei doppelte Pollinien, immer mit Caudiculae (Stielchen, wie z. B. bei *Orchis* oder *Dactylorhiza*). Die exakte Position der Anthere, und also auch der Pollinien ist wichtig, weil eine Verbindung zustande kommen muß zwischen Caudiculae (die ein Teil der Pollinien sind) und den Klebscheibchen, die vom Rostellum gebildet werden. Die Pollinien werden an ihrer Basis (basiton) an dem Viscidium befestigt.

Die Orchideae können in vier Gruppen eingeteilt werden:

- A: Die *Habenaria*-Gruppe ist gekennzeichnet durch Thecae (Fächer) die mehr oder weniger auseinander stehen. Das Rostellum bildet keine Bursicula. Die mehr oder weniger langgestielte Narbe ist in zwei konkave Teile geteilt.
- B: Bei der *Platanthera*-Gruppe sind die Fächer parallel (*Platanthera bifolia*) oder gegeneinander gewinkelt (*Platanthera chlorantha*). Das Rostellum bildet keine Bursicula. Die Narben sind flach bis konkav.

- C: Die *Gymnadenia*-Gruppe besitzt handförmige, geteilte Knollen und nackte Klebscheibchen, ohne *Bursicula*.
- D: Die *Orchis*-Gruppe hat parallele Staubbeutelächer. Die Basis der *Caudiculae* (Stielchen) mündet in ein oder zwei *Bursiculae* aus, die die Klebscheibchen enthalten. Die bekanntesten Vertreter dieser Gruppe sind *Orchis* mit eiförmigen Knollen und *Dactylorhiza* mit handförmigen, geteilten Knollen.

#### 6.4. Tribus Malaxideae, Epipogieae und Calypsoeae

RASMUSSEN (1985) unterscheidet hier drei Triben.

Die Malaxideae haben gewöhnlich Pseudobulben, entstanden aus einigen Internodien. Die Anthere enthält vier ziemlich harte Pollinien, ohne *Caudiculae*. Das Säulchen kann lang und schlank (*Liparis*) bis kurz und dick sein (*Malaxis*).

Die Epipogieae haben in Europa nur einen Vertreter. Es sind sukkulente, blattlose, obligat-mykotrophe Arten, die ein Rhizom besitzen.

Auch von den Calypsoeae kennt man nur eine Art mit nur einem plikativen (mehrere Male gefaltetes) Blatt und einer solitären, ziemlich großen Blüte. Die systematische Position dieser Art ist noch nicht geklärt.

#### 6.5. Tribus Maxillarieae

Die Vertreter dieser Triben haben meistens vier Pollinien. Die Gattung *Corallorrhiza* verdankt ihren Namen dem korallenartig verzweigten Rhizom und ist vollständig mycotroph. Die vier Pollinien hängen zusammen; das *Viscidium* ist abnehmbar. Die *Stipes* (bandförmige Verbindung zwischen *Viscidium* und Pollinien) ist klein und schmal.

## B. Besprechung der Genera

### 7. Beschreibungen und Abbildungen

Im nachfolgenden Teil wollen wir an Hand von Text und Fotos der Säulchen die Systematik der europäischen Orchideen verdeutlichen. Eine ausführliche Beschreibung der Teile der Blüte finden Sie in CLAESSENS & KLEYNEN 1995.

#### 7.1 DIE FAMILIE der CYPRIPEDEACEAE

##### 7.1.1 Unterfamilie: *Cypripedioideae*

Tribus: *Cypripedieae*

Genus: *Cypripedium*

Wie oben schon genannt, sind die *Cypripedieae* die einzigen Orchideen mit zwei fertilen Staubfäden, auf dem Foto deutlich sichtbar, seitlich von der Narbe (Abb. 1). Der dritte, unfruchtbare Staubfaden (= *Staminodium*) ist umgeformt zu einem schildförmigen Organ oberhalb der Narbe. Aus ontogenischen Untersuchungen (KURZWEIL 1992) geht hervor, daß die winzige Erhebung am Fuße des *Gynostemiums* auch ein *Staminodium* ist (Abb. 2).

Am Ende der knieartig gebogenen Griffel befindet sich die Narbe, die deutlich dreilappig ist, wobei der mediane Lappen viel größer ist.

Der Blütenstaub besteht aus losen, klebrigen Körnern, sogenannten Monaden. Man kann ihn deutlich als glänzende Oberfläche auf den Staubfäden erkennen.

Die Lippe funktioniert als Insektenfalle. Durch "Fenster", hellere Teile in der Seitenwand der Lippe in der Nähe der Narbe, und durch die in der Richtung der Narbe gestellten Haare wird das Insekt zur Narbe geleitet, wo sich eine enge Öffnung zwischen Narbe und Lippenrand befindet. Aber zuerst muß das Insekt entlang der Narbe kriechen, um so die von anderen Blüten mitgebrachten Pollenkörner auf die klebrige Narbe zu reiben. Danach kommt es an einem der beiden Staubfäden vorbei und empfängt neue Pollenkörner, wonach das Insekt wieder frei ist. Selbstbestäubung ist auf dieser Weise unmöglich. Die Orchideen mit zwei fertilen Staubfäden nennt man auch "Diandrae".

## 7.2 DIE FAMILIE der ORCHIDACEAE

### 7.2.1 Unterfamilie: Neottioideae

Tribus: Epipactieae

Genera: *Epipactis*, *Cephalanthera*, *Limodorum*

Wie oben schon erwähnt, bestehen die Orchidaceae aus vier Unterfamilien. Die erste, die Neottioideae, ist wieder eingeteilt in zwei Triben, die Epipactieae und die Neottieae.

Die Epipactieae sind die primitiveren Genera. Das zeigt sich durch das Vorkommen eines Wurzelstockes (Rhizom) statt Pseudobulben, die mehr oder weniger spiralförmige Anordnung der Blätter und die Art und Weise wie die Blätter während ihrer Entwicklung gefaltet oder aufgerollt sind. Bei primitiven Gruppen sind die Blätter in der Knospe aufgerollt (= konvolut). Auch das Rostellum dieser Gruppe ist noch sehr primitiv.

Bei der Gattung *Cephalanthera* sehen wir überhaupt kein Rostellum. Die Pollinien können von einem besuchenden Insekt mitgenommen werden, indem das Insekt bei der Nektarsuche mit dem Rücken gegen die Narbe stößt und auf diese Weise von der Narbenflüssigkeit klebrig wird. Beim Zurückziehen können dann die Pollinien auf dem Rücken haften.

Bei ausbleibendem Insektenbesuch ist Selbstbestäubung ganz einfach, weil die Pollinien direkt oberhalb des Stempelrandes stehen (Abb. 3). Fallen die Pollinien aus der Anthere, dann landen sie direkt auf der Narbe (Abb. 4). Dadurch können die Pollenschläuche, aktiviert vom Stempelschleim, via Narbe und Griffel bis zu den Eizellen wachsen.

Bei der Gattung *Epipactis* sehen wir die nächste Phase in der Entwicklung des Rostellums. Hier sind mittlere Narbenlappen und Klebdrüse schon deutlich verschieden. Diese Klebdrüse, auch wohl angedeutet als Rostellum (im engeren Sinne) ist Teil des mittleren Narbenlappens und kein separates Organ, wie VERMEULEN (1968) schon gezeigt hat.

Auch hier wird die Verbindung zwischen Pollinien und Klebdrüse von einem besuchenden Insekt zustande gebracht. Der Klebstoff in der

Klebdrüse ist umgeben von einer sehr dünnen Membran, die bei Berührung aufspringt und so Insekt und Pollinien miteinander verbindet (Abb. 5 + 6). Bei mehreren *Epipactis*-Arten (z. B. *E. helleborine*, *E. purpurata* und *E. atrorubens*) besteht vorher schon eine Verbindung zwischen Pollinien und Klebdrüse. Bei den primitiven Arten wie *Epipactis*, *Cephalanthera* und *Limodorum* steht die Anthere aufrecht und parallel zur Achse des Säulchens. Die Anthere ist mit einem mehr oder weniger deutlichen Stielchen (Filament) mit der Basis des Säulchens verbunden. Sehr schön kann man das bei *Cephalanthera rubra* sehen, wenn die Pollinien entfernt sind. Die Anthere kann man dann abheben und ganz deutlich erkennen, wie diese Anthere nur mit einem dünnen Stielchen mit der Säulchenbasis verbunden ist.

### 7.2.2 Unterfamilie: Neottioideae

Tribus: Neottieae

Genera: *Listera*, *Neottia*, *Spiranthes*, *Goodyera*

Die Neottieae bestehen aus drei Gruppen, nämlich die *Listera*-, *Spiranthes*- und *Goodyera*-Gruppe.

Die Vertreter der *Listera*-Gruppe sind gekennzeichnet durch ein sehr sensibles, schnabelartiges Rostellum, das bei der geringsten Berührung nach unten klappt und dabei in einem Bruchteil einer Sekunde einen Tropfen Klebstoff freisetzt, wodurch das besuchende Insekt die Pollinien mitnehmen kann (Abb. 7). Bei *Listera* befindet sich oberhalb der Anthere eine Art Kappe, deren Herkunft noch nicht geklärt ist. Die Pollinien bei *Listera* sind länglich, ohne Caudiculae (genau so wie z. B. bei *Epipactis*), und nur locker zusammenhängend.

Bei *Neottia* kann man beobachten, daß sowohl Kreuz- als auch Selbstbestäubung möglich ist. Wenn die Blüte nach einigen Tagen noch nicht bestäubt ist, sehen wir, daß die Pollinien, die an sich schon eine sehr lockere Struktur haben (Abb. 8), aufschwellen und auf die Narbe gelangen. Auch können sie von kleinen Insekten, wie z. B. Thrips, die oft auf den Blumen zu sehen sind, transportiert werden.

Beim Vertreter der *Spiranthes*-Gruppe, die Gattung *Spiranthes*, sieht das Rostellum ganz anders aus. Es ist hier ein langes, flaches und

dünnes Klebscheibchen (Viscidium), woran beide Pollinien befestigt sind (Abb. 9 + 10). Ein Insekt, das nach Nektar sucht in der schmalen Röhre, gebildet vom Perianth, stößt gegen das sehr sensible Ende des Klebscheibchens, so daß Klebscheibchen und Pollinien an der Zunge befestigt werden. Sehr deutlich kann man bei *Spiranthes* beobachten, daß diese Art ein abnehmbares Viscidium besitzt. Nach Entfernung der Pollinien (Abb. 11) sieht man deutlich an der ovalen Einschneidung des Narbenrandes, wo das Viscidium sich befand.

Während der Zeit, in der die Pollinien reif sind, ist der Eingang zur Blüte sehr eng und die Narbe ist noch nicht völlig entwickelt. Später wird der Abstand zwischen Lippe und Säulchen größer, so daß das Insekt jetzt wohl die entwickelte und mit klebriger Flüssigkeit bedeckte Narbe erreichen kann. Ältere Blüten werden also immer mit dem Blütenstaub jüngerer Blüten bestäubt. Man hat tatsächlich festgestellt, daß die besuchenden Insekten immer unten an der Blütenöhre landen und in einer Spiralförmigkeit nach oben kriechen und so zuerst bestäuben und danach neuen Blütenstaub auf sich befestigt bekommen. Die Pollinien besitzen eine feste Struktur und sind nicht sektiv.

Als Vertreter der *Goodyera*-Gruppe ähnelt *Goodyera repens* dem Blütenbau *Spiranthes* sehr. Das Rhizom ist bei beiden Arten verschieden. Ein anderer wichtiger Unterschied besteht darin, daß *Goodyera* sektiv Pollinien besitzt. Wir haben es hier mit typisch akrotonen Blüten zu tun, wobei die Verbindung zwischen Pollinien und Viscidium an der Spitze des Säulchens stattfindet. Auch bei *Goodyera* kann der Nektar nur mittels eines engen Einganges, vom Perianth gebildet, erreicht werden. Das Säulchen steht vertikal. An der Spitze der Narbe befindet sich ein rundes, sehr empfindliches Viscidium, das für die Anheftung der Pollinien an der Zunge des Insektes sorgt (Abb. 12). Auch *Goodyera repens* besitzt ein abnehmbares Viscidium (Abb. 13).

### 7.2.3 Unterfamilie: Orchidoideae

Tribus: Orchideae

Genera: *Herminium, Habenaria, Gennaria, Platanthera, Coeloglossum, Gymnadenia, Leucorchis, Nigritella, Orchis, Neottianthe, Chamorchis, Barlia, Steveniella, Comperia, Dactylorhiza, Neotinea, Traunsteinera, Anacamptis, Serapias, Himantoglossum*

Die Tribus der Orchideae wird, wie oben erwähnt, in vier Gruppen unterteilt. Von der *Habenaria*-Gruppe fehlen uns leider Fotos der Säulchen. Typisch sind die auseinanderstehenden Theken und das Rostellum, das keine Bursicula formt. Von Rasmussen bei der *Habenaria*-Gruppe eingeteilt, aber von Buttler und Reinhard c.s. als separate Gruppe unterschieden, ist die *Platanthera*-Gruppe. Die Theken stehen parallel zueinander oder stehen auseinander, das Rostellum bildet Klebscheibchen ohne Bursicula (was bei einer Anzahl der Vertreter der Orchideae wohl der Fall ist).

Die *Platanthera*-Gruppe ist ein Beispiel der weitergehenden Entwicklung des Rostellums, das hier nicht wie bei *Epipactis*, eine Klebdrüse am Rande des mittleren Narbenlappens bildet. Hier haben sich aus dem Rostellum zwei Klebscheibchen gebildet, die zusammen mit den Stielchen (Caudiculae) der Pollinien das verbindende Glied zwischen Pollinien und Bestäuber bilden. Der Bestäubungsmechanismus wird also immer komplexer.

Nachdem die Pollinien von *Platanthera* aus den Theken entfernt sind, machen sie eine einwärts schwenkende Bewegung, um so die Pollinien in die richtige Position bezüglich der Narbe zu bringen. Man kann auf dem Foto deutlich das Rostellum sehen, das wie ein schmales Band oberhalb der Narbe sitzt, und das die Verbindung zwischen beiden Klebscheibchen bildet (Abb. 14 + 15).

Bei *Platanthera bifolia* kann man deutlich sehen, daß ein Pollinium eigentlich aus zwei Teilen besteht. Entfernt man z. B. mit einem Bleistift ein Pollinium, dann sieht man, daß die beide Teile mehr oder weniger auseinander weichen und nur an der Spitze und am Ende zusammengehalten werden. Gute Unterscheidungsmerkmale sind, neben der Form des Sporns und dem Divergieren bzw. Nichtdivergieren der Theken die Länge der Caudiculae.

Die Caudiculae sind bei *Platanthera bifolia* kurz ( $\pm 0,5$  mm.) und bei *Platanthera chlorantha* signifikant länger ( $\pm 1,8$  mm) (NILSSON 1983). Die Gattung *Platanthera* ist spezialisiert auf den Besuch von Schmetterlingen (darauf weist schon der lange Sporn hin).

Die *Gymnadenia*-Gruppe umfaßt sechs Arten und wird gekennzeichnet von geteilten Knollen und nackten Klebscheibchen. Bei *Coeloglossum* stehen die Theken deutlich auseinander und besitzen gut sichtbare Auriculae. Typisch für diese Art ist, daß kein Bursicula gebildet wird (darüber bei *Dactylorhiza* mehr), aber daß die Klebscheibchen wohl von einem dünnen Häutchen bedeckt werden. Oberhalb der dreieckigen bis nierenförmigen Narbe ist wieder deutlich das hochgefaltete Rostellum zu sehen (Abb. 16 + 17).

*Nigritella* hat ein kurzes, stumpf-kegelförmiges Säulchen und verhältnismäßig große Pollinien. Zwischen den Caudiculae kann man die zusammengefaltete Rostellumfalte sehen (Abb. 18 + 19). *Nigritella* ist eine Art mit sektilen Pollinien; die Zusammenstellung in viele Pollenpaketchen ist auf dem Foto gut zu sehen. Weil, wie bekannt, der Fruchtknoten von *Nigritella* nicht  $180^\circ$  dreht, stehen die Blüten mit der Lippe nach oben. Das bedeutet, daß die Anthere sich unterhalb der Narbe (die unter den Sporeneingang liegt) befindet. Dadurch ist Selbstbestäubung ausgeschlossen. Die Pollinien werden an der Unterseite der Zunge des besuchenden Insekts befestigt (der Sporn-eingang befindet sich ja oberhalb der Klebscheibchen!). Bei *Nigritella* kommen auch apomiktische (= sich ungeschlechtlich vermehrende) Arten vor.

Die Orchis-Gruppe enthält nicht weniger als zwölf Genera. Die Gattung *Dactylorhiza* hat handförmige Knollen und zwei Klebscheibchen in einem gemeinsamen Bursicula (Abb. 20 + 21). Ein besuchendes Insekt muß zuerst das an der Hinterseite gelenkige Bursicula wegschieben, wonach der Kontakt mit den beiden Klebscheibchen zustande kommen kann. Das Säulchen von *Aceras* ist sehr kurz, ebenso wie der stumpfe Staubbeutel, der aus zwei parallelen Theken mit zwei kleinen Auriculae besteht. Das sehr kurze Rostellum, sichtbar zwischen den beiden Theken, bildet eine Bursicula, worin sich beide, sehr eng zusammen liegende Klebscheibchen befinden (Abb. 22 + 23). *Aceras* hat damit

eine Zwischenstellung innerhalb der Orchis-Gruppe. An der einen Seite gibt es zum Beispiel *Dactylorhiza* und *Ophrys*, deren Pollinien einfach separat entfernt werden können und andererseits Arten, wie *Himantoglossum* und *Anacamptis*, die ein gemeinschaftliches Klebscheibchen besitzen.

*Ophrys* hat ein aufrechtstehendes Säulchen mit zwei parallelen Theken und auch mal einen typischen schnabelförmig verlängerten Konnenktivfortsatz (wie z. B. bei *Ophrys apifera*). Das Rostellum bildet zwei separate Bursicula, die beide ein Klebscheibchen enthalten (Abb. 24 + 25). Der mittlere Narbenlappe ist viel größer als die beiden Seitenlappen.

#### 7.2.4 Unterfamilie: Epidendroideae

Tribus: Malaxidea

Genera: *Liparis*, *Malaxis*, *Hammarbya*

*Liparis*, eines der drei Genera der Malaxideae, hat ein ziemlich langes, in der Mitte eingeschnürtes Säulchen. Die Anthere ist in zwei Teile geteilt und hat also auch zwei doppelte Pollinien. Oberhalb der Narbe sitzt ein kleines, bogenförmiges Rostellum, das in zwei kleinen Höckern endet, die den Klebstoff bilden, wodurch immer ein Paar Pollinien entfernt werden können (Abb. 26 + 27). Die Pollinien sind hart und wachsartig. Über die Bestäubung von *Liparis* ist wenig bekannt. Nach FÜLLER (1976) gleiten die Pollinien nach Öffnung der Blüte aus der Anthere und bleiben auf der Narbe kleben, wonach die Pollenschläuche auswachsen. Das erklärt den guten Fruchtansatz bei *Liparis*. Er meint aber, daß der Transport von Pollinien wohl möglich ist.

#### 7.2.5 Unterfamilie: Epidendroideae

Tribus: Epipogieae

Genera: *Epipogium*

Die Epipogieae kennen nur einen Vertreter. Die Art ist saprophyt und durch sektilen Pollinien mit Caudiculae gekennzeichnet. Das Säulchen ist lang und ziemlich aufrecht mit einer starken Einschnürung des Mittelteils.

Die Anthere ist typisch für dieses Genus und ist ziemlich dick,

kurzgestielt und nicht zu vergleichen mit irgend einer anderen Orchideen-Anthere (Abb. 28 + 29). Die Pollinien sind eiförmig, in einer Spitze auslaufend und mittels Caudiculae mit dem großen, herzförmigen Klebscheibchen verbunden. Die Caudiculae sind mit der Spitze der Pollinien verbunden (akroton), dies im Gegensatz zu den Orchideae, die immer basiton mit den Klebscheibchen verbunden sind. Insektenbesuch wird nur selten beobachtet. REINHARDT (1988) nennt das Nichtvorhandensein von Bestäubern und die geringe Anzahl von Pflanzen pro Standort (wodurch sich die Chance auf Bestäubung natürlich auch verringert) als Ursache. Er vermutet, daß die Blütenbildung zwar noch (genetisch bestimmt) stattfindet, aber für die Erhaltung der Art nicht mehr notwendig ist. Die Art vermehrt sich vor allem vegetativ.

**7.2.6 Unterfamilie: Epidendroideae**  
 Tribus: Calysocae  
 Genera: *Calypso*

Von den Calypsoeae mit der Art *Calypso* haben wir kein Fotomaterial. Die Blüte bildet vier Pollinien in zwei Paaren auf ein deutlich gebildetes Viscidium. Die einlappige Narbe steht nach vorne.

**7.2.7 Unterfamilie: Vandoideae**  
 Tribus: Maxillarieae  
 Genera: *Corallorrhiza*

Von der Tribe Maxillarieae kennen wir in Europa nur *Corallorrhiza*. Das Säulchen ist lang und leicht nach vorne geneigt. Die Anthere ist nierenförmig, nach vorne gerichtet auf dem Klinandrium liegend. Sie wird schnell braun und fällt dann ab. Die Narbe ist dreieckig. Oberhalb der Narbe befindet sich ein kleines, rundliches Rostellum. Es gibt vier rundliche oder etwas eckige Pollinien (Abb. 30 + 31). Nach FÜLLER (1977) ist das Rostellum degeneriert und deshalb nicht geeignet für die Anheftung der Pollinien an das Insekt. Autogamie scheint die Regel zu sein, was den sehr guten Fruchtansatz erklärt.

## 8. Abbildungen (S. 113 - 121)

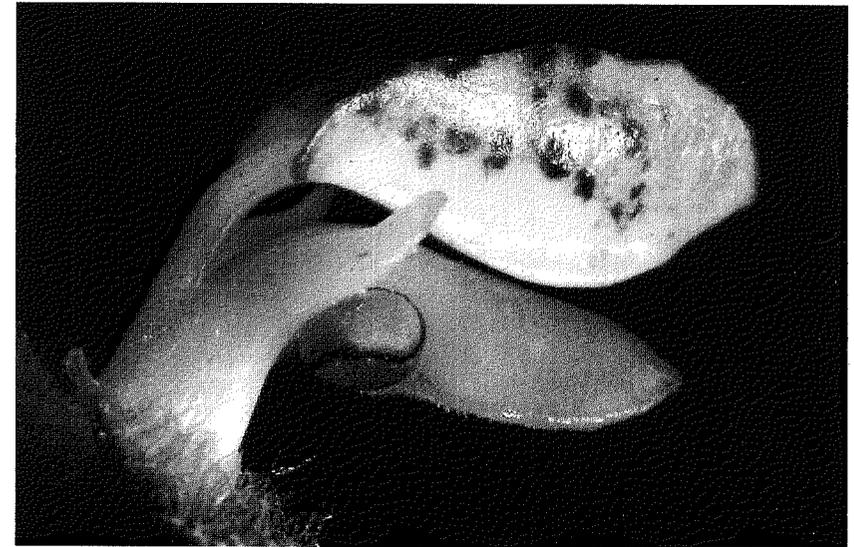


Foto 1: *Cyripedium Calceolus*;  
 Seitenansicht des Säulchens

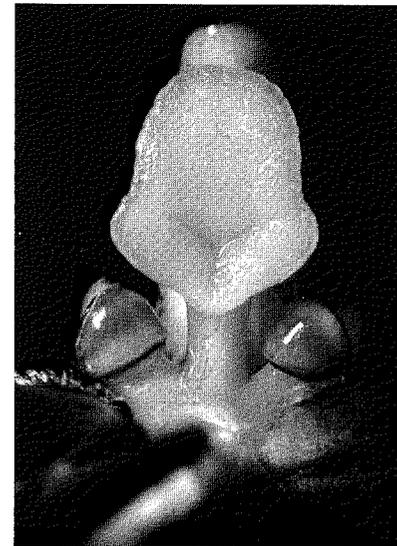


Foto 2: *Cyripedium calceolus*;  
 Unteransicht

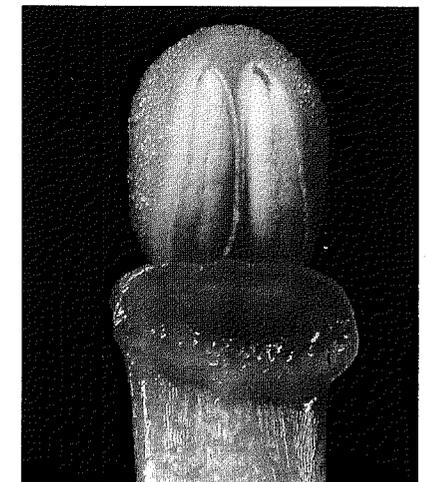


Foto 3: *Cephalanthera damasonium*;  
 Voransicht des Säulchens. Deutlich ist zu sehen, daß kein Rostellum gebildet wird

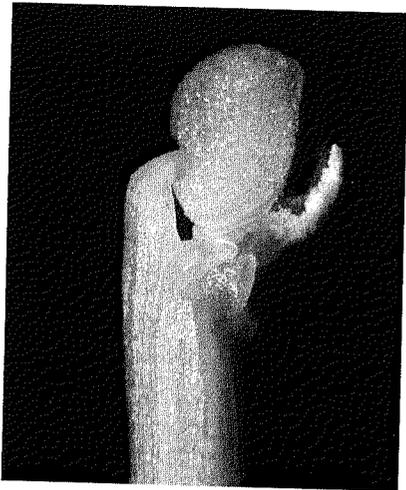


Foto 4: *Cephalanthera damasonium*;  
Seitenansicht des Säulchens. Die Pol-  
linien sind aus der Anthere geschoben  
und haften auf dem oberen Narbenrand

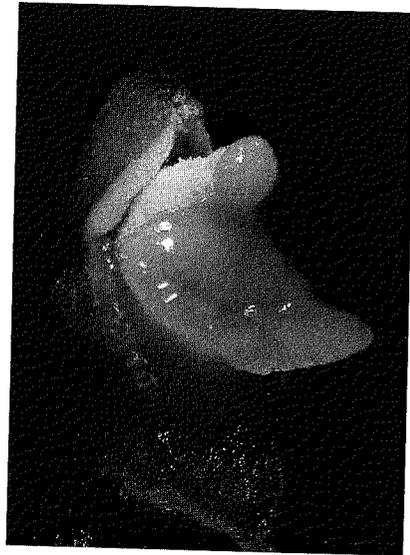


Foto 5: *Epipactis helleborine*;  
Unter- / Seitenansicht der Narbe

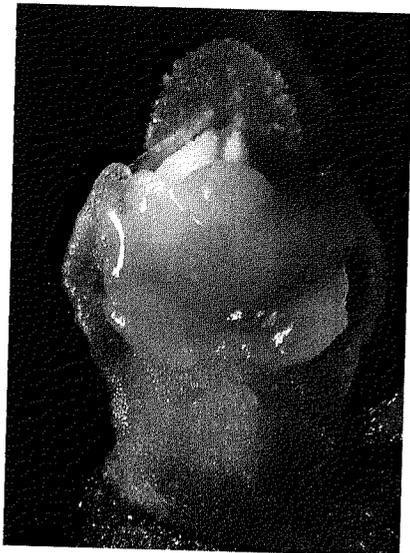


Foto 6: *Epipactis atrorubens*;  
Unteransicht des Säulchens



Foto 7: *Listera ovata*;  
Seitenansicht des Säulchens

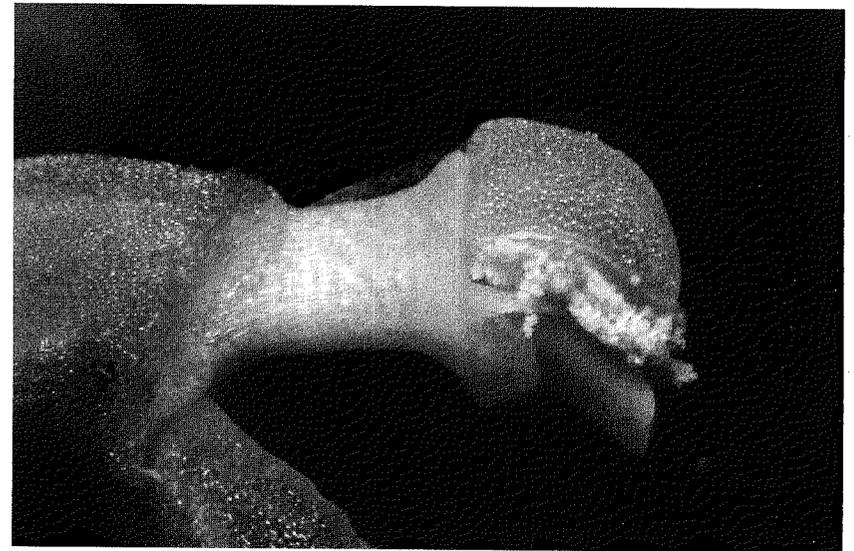


Foto 8: *Neottia nidus-avis*;  
Seitenansicht des Säulchens

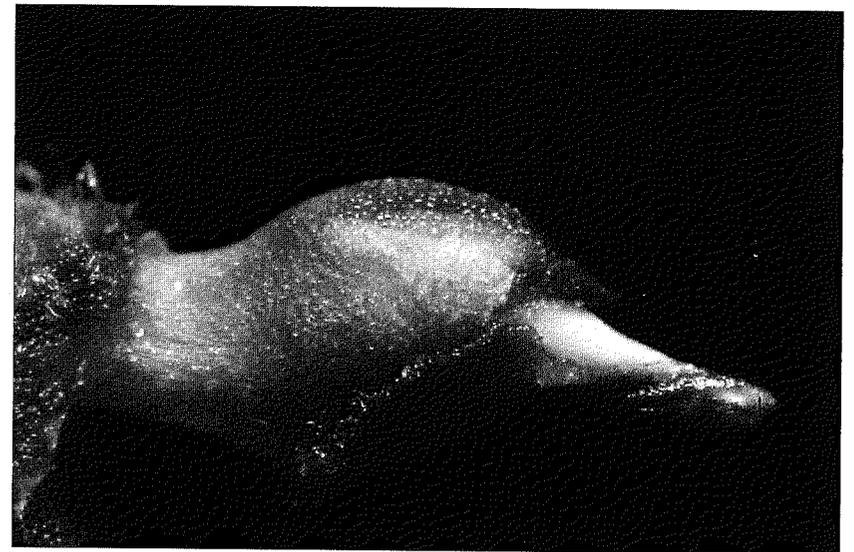


Foto 9: *Spiranthes spiralis*;  
Seitenansicht des Säulchens

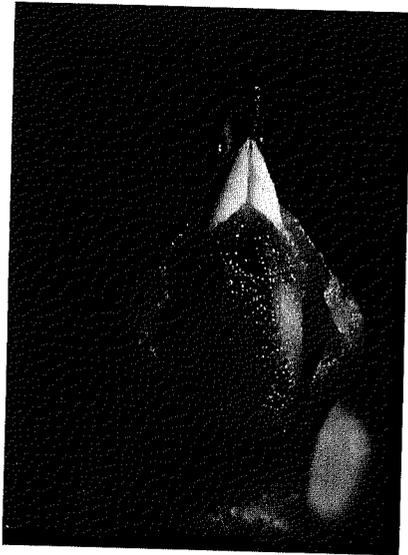


Foto 10: *Spiranthes spiralis*;  
Obenansicht des Säulchens

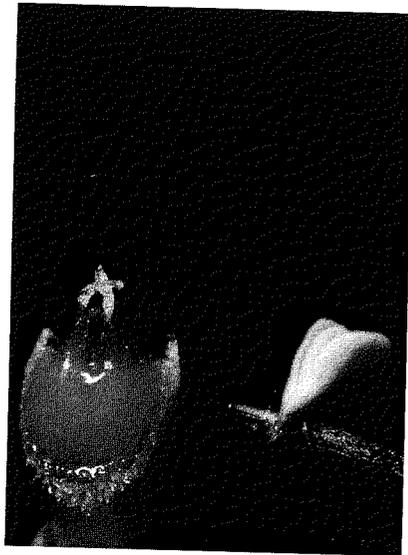


Foto 11: *Spiranthes spiralis*; die Pol-  
linien und das Viscidium sind entfernt



Foto 12: *Goodyera repens*;  
Seitenansicht des Säulchens

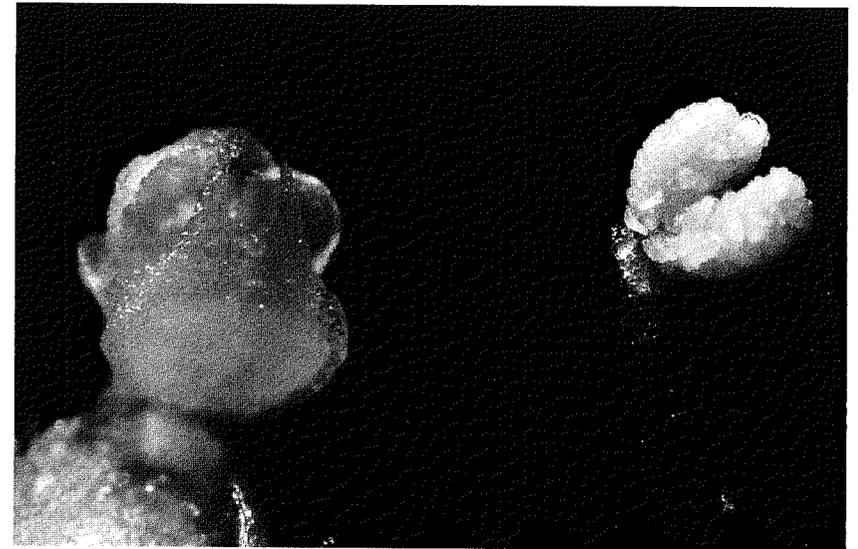


Foto 13: *Goodyera repens*;  
Ansicht des Säulchens von unten

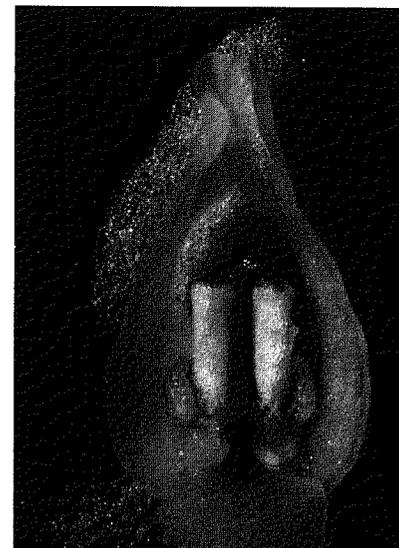


Foto 14: *Platanthera bifolia*

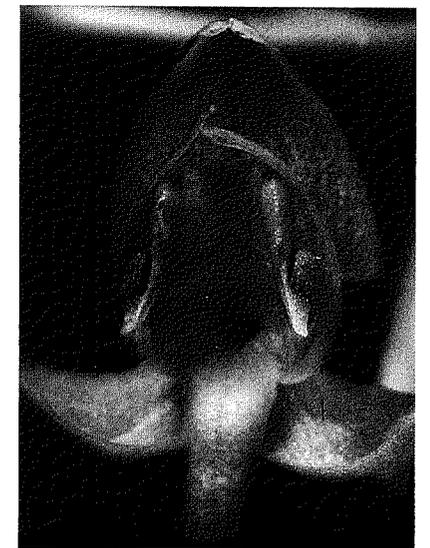


Foto 15: *Platanthera chlorantha*



Foto 16: *Coeloglossum viride*



Foto 17: *Coeloglossum viride*

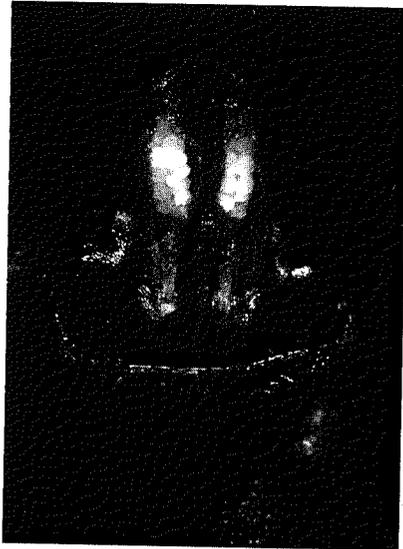


Foto 18: *Nigritella nigra*

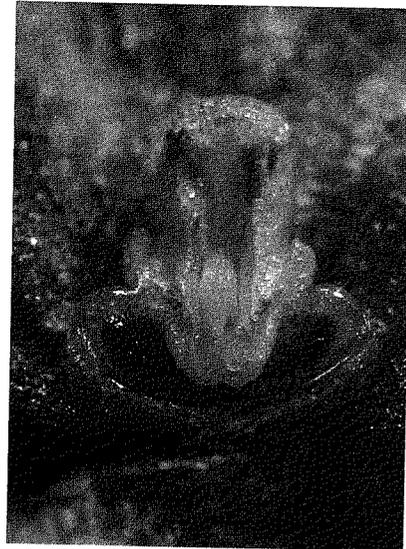


Foto 19: *Nigritella widderi*

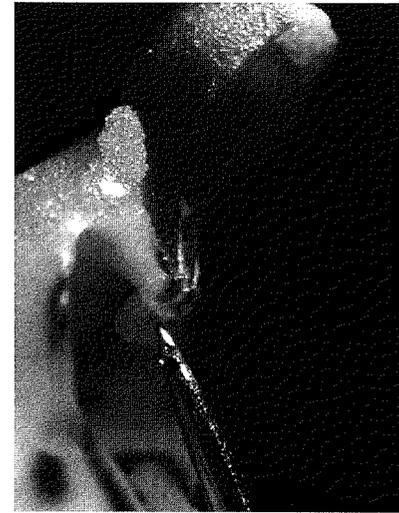


Foto 20: *Dactylorhiza fuchsii*;  
Bursicula nach hinten geschoben, die  
Klebscheibchen werden so frei gelegt



Foto 21: *Dactylorhiza praetermissae*;  
Narbe belegt mit Pollenkörner

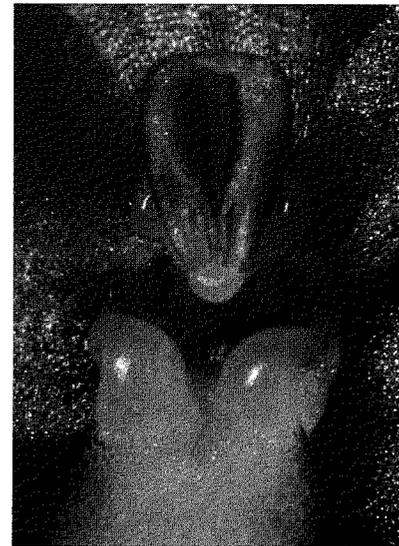


Foto 22: *Aceras anthropophorum*



Foto 23: *Anacamptis pyramidalis*;  
das hufeisenförmige, gemeinsame  
Klebscheibchen ist deutlich zu sehen



Foto 24: *Ophrys apifera*

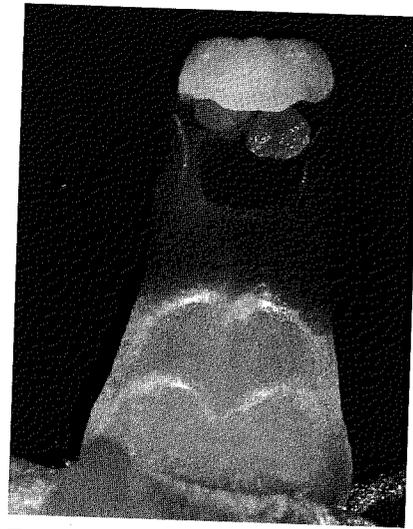


Foto 26: *Liparis loeselii*; Voransicht des Säulchens. Pollinien teilweise aus der Anthere auf der Narbe geschoben

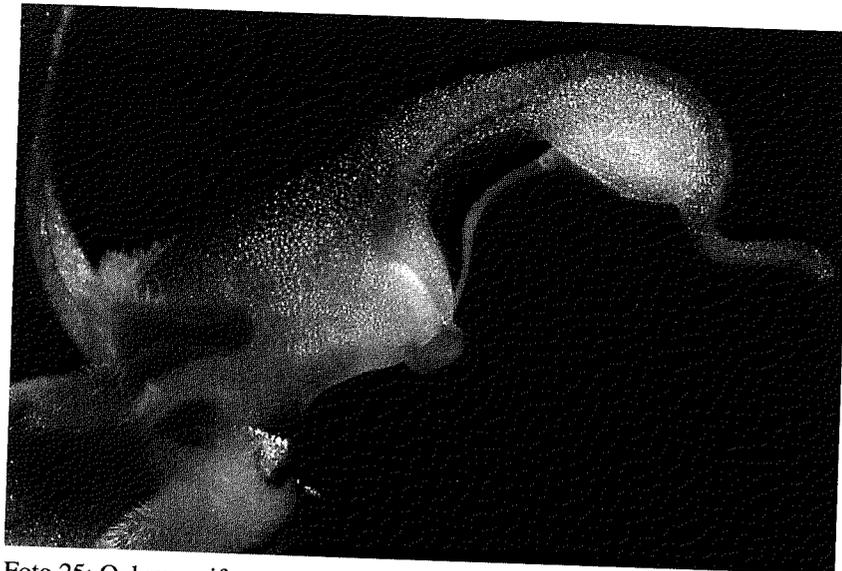


Foto 25: *Ophrys apifera*



Foto 27: *Liparis loeselii*; Seitenansicht der Narbe

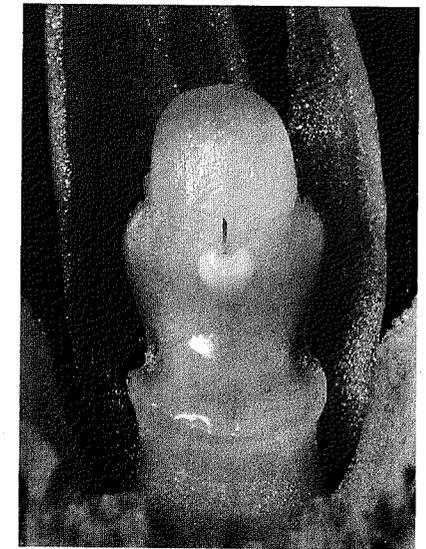


Foto 28: *Epipogium aphyllum*; Voransicht des Säulchens



Foto 29: *Epipogium aphyllum*; Pollinien

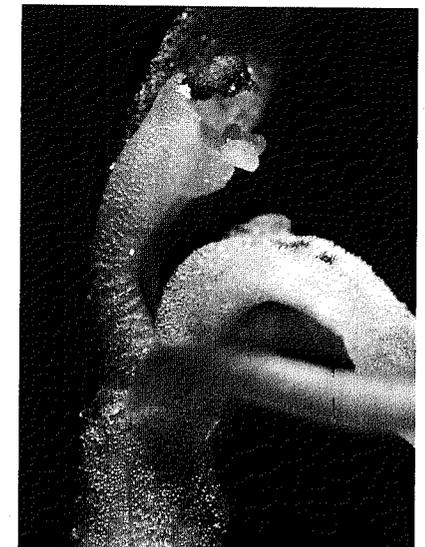


Foto 30: *Corallorrhiza trifida*; Seitenansicht des Säulchens



Foto 31: *Corallorrhiza trifida*;  
Voransicht des Säulchens

## 9. Literatur

- Buttler, K. P. (1986): *Orchideen*. - Mosaik Verlag, München.
- Claessens, J. & Kleinen, J. (1991): Het geslacht *Epipactis* in de Benelux: Bloembologische beschrijvingen en soorttypische kenmerken. *Eurorchis* 3, 5 - 30.
- Claessens, J. & Kleynen, J. (1995): Het zuiltje der Europese orchideeën nader bekeken. - *Eurorchis* 7.
- Dressler, R. L. (1986): *The Orchids*. - Harvard University Press, London.
- Füller, F. (1970): *Aceras, Anacamptis, Serapias*. - Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- (1972): *Alpine und Nordischalpine Orchideen*. - Ziemsen Verlag, Wittenberg.

- (1976): *Malaxis, Hammarbya, Liparis*. - Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- (1977): *Limodorum, Epipogium, Neottia, Corallorhiza*. - Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- (1978): *Platanthera, Gymnadenia, Leucorchis, Neottianthe*. - Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- (1981): *Frauenschuh und Riemenzunge*. - Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- (1982): *Ophrys*. - Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- (1983): *Orchis und Dactylorhiza*. - Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- (1984): *Goodyera und Spiranthes*. - Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- (1986): *Epipactis und Cephalanthera*. - Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- Gareus, R. (1991): Untersuchungen der Pollen von fränkischen Orchideen. - *Mitt.Bl.Arb.Kr.Heim.Orch. Baden-Württ.* 23(3), 369 - 448.
- Kurzweil, H. (1992): Developmental studies in orchid flowers IV Cypripedioid species. - *Nord.J.Bot.* 13 (4): 423 - 430.
- Nilsson, L. A. (1983): Processes of isolation and introgressive interplay between *Platanthera bifolia* (L) Rich. and *P. chlorantha* (Custer) Reichb. (*Orchidaceae*). - *Botanical Journey of Linnean Society*, 325 - 350.
- Rasmussen, F. (1985): *Orchids*. In: Dahlgren, R., Clifford, H & Yeo, P. (eds), *The families of the monocotyledons*. Berlin, Heidelberg, New York, Tokio, 249 - 274.
- Reinhard, H., P. Gözl et al (1991): Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete. - *Fotorotar A.G., Egg*.
- Reinhardt, J. (1988): *Epipogium aphyllum* SW. Bemerkungen zu einer seltenen Orchideenart in der DDR. - *Mitt. Bl. Arb. Kr. Heim. Orchid. DDR* 17, 7 - 13.
- Summerhayes, V. (1951): *Wild orchids of Britain*. - Collins, London.
- Vermeulen, P. (1955): The rostellum of the *Ophrydaceae*. - *Amer. Orch. Soc. Bull.* April 1
- (1958): *Orchidaceae*. In: *Flora Neerlandica* Bd.1 Fasc. 5.
- (1965): The place of *Epipogium* in the system of *Orchidales*. - *Acta Bot. Neerl.* 15.
- (1966): The system of the *Orchidales*. - *Proceed. of the 5th World Orch. Conf., Long Beach, Cal., U.S.A.*

- (1966): The system of the Orchidales. - Acta Bota. Neerl. 15.
- (1968): De systematiek van de orchideeën. - Orchideeën 30 (1).
- (1976): Die Säulchenstruktur von Gymnadenia, Platanthera, Habenaria und verwandten Genera. - Jahresber. Nat. Wiss. Ver. Wuppertal 1976, 144 - 152.

Jean Claessens,  
Moorveld 3a,  
NL-6243 AW Geulle,  
Niederlande

Jacques Kleynen,  
P. Constantijnlaan 6,  
NL-6241 GH Bunde,  
Niederlande

Jour. Eur. Orch.  
27 (1): 125 - 177. 1995

**AHO** Ba-  
Wit

Karl Robatsch

**Beiträge zur Kenntnis der europäischen Epipactis-Arten (Orchidaceae) und zur Evolution der Autogamie bei europäischen und asiatischen Gattungen der Neottioideae.**

mit Zeichnungen von A. Ch. Mrkvicka

**Keywords**

Orchids; phylogenetic investigations; subfamily Neottioideae; autogamous genera; european, african and asian Epipactis-species (Article in German with a short summary in English) (received 19.11.94, accepted 5.1.1995)

**Zusammenfassung:**

Robatsch, K. (1995): Beiträge zur Kenntnis der europäischen Epipactis-Arten (Orchidaceae) und zur Evolution der Autogamie bei europäischen und asiatischen Gattungen der Neottioideae. - Jour. Eur. Orch. 27 (1): 125 - 177. 1995.

Anhand neuester Literatur und eigenen Untersuchungen der Unterfamilie Neottioideae wird der Evolutionsverlauf bei ausgewählten Gattungen dargestellt und Vergleiche zur Autogamie bei Epipactis gezogen. In einem speziellen Teil werden die Neuentdeckungen und Erweiterungen des Kenntnisstandes zu mitteleuropäischen Epipactis-Arten kurz vorgestellt.

**Summary**

Robatsch, K. (1995): Beiträge zur Kenntnis der europäischen Epipactis-Arten (Orchidaceae) und zur Evolution der Autogamie bei europäischen