

# Systematik und Blütenbiologie

Jean Claessens, Jacques Kleynen

## Morphologie des Sälulchens der europäischen Orchideen

### Evolution der Orchideenblüte

Bei Orchideen sind ein oder zwei Staubfäden und die Narbe zu einem Organ zusammengewachsen, dem Sälulchen.

Um den typischen Bau und die Funktion der das Sälulchen bildenden Teile besser zu verstehen, ist es nötig, die (vermutliche) Evolution der Orchideenblüte näher zu betrachten. Es sind nur sehr wenige Funde von fossilisierten Orchideen bekannt; deshalb ist die im nachfolgenden präsentierte Entwicklungslinie eine hypothetische, abgeleitet von den mehr oder weniger primitiven Merkmalen der heutigen Orchideen. Die Beschreibung basiert auf Publikationen von DRESSLER 1961, 1987 und 1993.

Allgemein nimmt man an, daß die Urform der heutigen Orchideen eine lilienähnliche Blüte besaß. Um diese zur Orchideenblüte entwickeln zu können, mußte diese "Proto-Orchidee" einige Voraussetzungen erfüllen. Sie mußte einen unterständigen Fruchtknoten besitzen und die Blütenhülle mehr oder weniger röhrenförmig und nicht verwachsen sein. Die Blüte selbst mußte resupinieren. Eine andere sehr wichtige Voraussetzung war, daß die Narbe weiter nach vorne geschoben war als die Staubfäden.

Die röhrenförmige Blütenhülle war für die Entwicklung sehr wichtig, weil - auch heute noch - eine bestimmte Blütenform spezifische Bestäuber anlockt. In diesem Fall lockt eine solche Form vor allem Wespen und Bienen an. Bienen sind dabei ausgezeichnete Bestäuber, weil sie nicht nur für den eigenen Bedarf sammeln, sondern auch Nektar und Pollen für ihre Nachkommen eintragen. Soziale Bienen sorgen dabei auch für einen Wintervorrat. Bienen bevorzugen zygomorphe Blüten mit einer Landemöglichkeit, oft mit einer Ali Unterlippe.

Wenn man annimmt, daß die "Proto-Orchidee" von Wespen und Bienen (oder deren Vorfahren) bestäubt wurde, dann kann man auch etwas über das Verhalten der Besucher aussagen. Vermutlich landeten sie immer auf dem unteren Kronblatt und krochen immer auf die gleiche Weise in die Blüte. Bedingt durch das gleichbleibende Besuchsritual konnten nur die dorsalen Staubfäden ihre Ladung an einer für die Bestäubung sinnvollen Stelle des Insektenkörpers platzieren. Die Narbe stand unterhalb der oberen Staubfäden, was zur Folge hatte, daß der Pollen, der auf der Seite oder auf dem Bauch des Insektes saß, die vorgeschobene Narbe nicht erreichen konnte.

So verloren die seitlichen Staubfäden ihren Sinn, wurden zurückgebildet und verschwanden z.T. sogar ganz während der Evolution. Dadurch sind von den ursprünglich sechs Staubfäden nur drei übriggeblieben, allerdings nur bei bestimmten tropischen Orchideengattungen wie z.B. *Apostasia* oder *Neuwiedia*. Bei den europäischen Orchideen sind entweder zwei oder nur ein fruchtbarer Staubfaden übriggeblieben. Unfruchtbare Staubfäden, wie man sie z.B. bei der Gattung *Limodorum* sieht, nennt man Staminodien. Sie können auch nur sehr rudimentär entwickelt sein, wie z.B. als Staminodialpunkte bei einigen *Ophrys*-Arten.

Gleichzeitig mit dem Verschwinden der seitlichen Staubfäden entwickelte sich das untere Kronblatt zur "Lippe", die einen idealen Landeplatz für die Insekten darstellt. Dadurch wird deutlich, daß die eine Entwicklung die andere verstärkte. Entscheidend in der Entwicklung von der "Proto-Orchidee" zur Orchidee waren jedoch die Positionen von Staubbeutel und Narbe.

Man nimmt an, daß die frühesten Orchideen noch kein Viscidium besaßen. Der Transport des Pollens geschah dadurch, daß das Insekt mit dem Rücken zuerst gegen die Narbe stieß, dabei etwas vom klebrigen Narbenschleim auf den Rücken gestreift bekam und danach den Pollen berührte. Die Pollenkörner blieben dabei im Narbenschleim kleben und wurden zur nächsten Blüte transportiert. Das konnte aber nur geschehen, weil die Narbe unter und hinter dem Staubbeutel platziert war. Als diese Entwicklung einmal in Gang gesetzt war, evolvierte das Ganze immer mehr in Richtung einer gezielten Anpassung des Blütenbaus an den Bestäuber.

Die Gattung *Cypripedium* fällt etwas aus dem Rahmen, weil sie die einzige europäische Gattung mit noch zwei fertilen Staubbeuteln ist. Ein dritter Staubbeutel hat sich oberhalb der Narbe zu einem schildförmigen Organ, zum sog. Staminodium, umgebildet. Der Pollen ist noch nicht vereint zu Pollinien, sondern wird als klebrige Flüssigkeit am Ende der Staubbeutel gebildet. Die Pollenkörner sind alle frei, nicht miteinander verbunden (was bei den anderen Orchideenarten schon der Fall ist) und können einzeln verbreitet werden; man spricht in diesem Fall von Monaden.

Die Narbe ist groß und deutlich dreiteilig; der mediane Teil der Narbe ist unverkennbar am größten. Typisch ist die trockene, mit hakenförmigen Papillen besetzte Narbenoberfläche. Es ist bekannt, daß die besuchenden Insekten in der Kesselfalle landen und nicht auf gleichem Weg wieder herausklettern können. Geleitet von der Behaarung der Lippe und von dünnen, fensterähnlichen, lichtdurchlässigen Stellen in der Lippenwand, kriechen sie in Richtung der Narbe. Nur links und rechts der Narbe finden sich zwei sehr enge Durchgänge. An diesen Stellen sitzen auch die beiden Staubbeutel. Beim Verlassen der Blüte bleibt ein Teil der klebrigen Pollenmasse auf dem Rücken des Insektes kleben. Wenn ein Insekt mit Pollen auf dem Rücken in die Falle gerät und aus der Blüte kriecht, streicht es zuerst mit dem Rücken gegen die Narbe und schmiert beim Weiterkriechen neue Pollen auf dem Rücken. Auf diese Weise wird Selbstbestäubung vermieden.

### Anpassungen an die Bestäuber

Die Orchideen entwickelten spezialisierte entomophile (von Insekten bestäubte) Blüten. Es gab in der Evolution eine Reihe solcher Anpassungen. Bedingt durch das Verhalten der Bestäuber, die den Pollen mit Hilfe des Narbenschleims transportierten, wurde eine Entwicklung in Richtung von größeren und kompakteren Pollenmassen in Gang gesetzt. Die Gattung *Cephalanthera* zeigt noch den oben beschriebenen Bestäubungsvorgang. Hier streicht das besuchende Insekt zuerst über den oberen Narbenrand und berührt dann die unmittelbar über der Narbe gelegenen Pollinien. Da Narbe und Pollinien auf diese Weise sehr schnell miteinander in Berührung kommen könnten, hat sich am oberen Narbenrand ein Häutchen entwickelt, welches diesen Kontakt verhindert (CLAESSENS & KLEYNEN, 1995, 1998). Es ist zu beobachten, daß bei *Cephalanthera rubra* und *Cephalanthera*

*longifolia* meist nicht alle Blüten bestäubt werden und daß die nicht bestäubten Blüten abortiert werden, ein Beweis dafür, daß keine Selbstbestäubung stattgefunden hat.

*Cephalanthera damasonium* besitzt dieses Häutchen am oberen Narbenrand nicht, die Pollinien treten beim Verlassen der Anthere direkt in Kontakt mit dem Narbenschleim. *Cephalanthera damasonium* ist meist zu einhundert Prozent bestäubt, was die durchweg geschwollenen Fruchtknoten anzeigen.

Bei der Gattung *Cephalanthera* kann man sehen, daß hier schon eine Entwicklung in Richtung auf kompakte Pollenmassen stattgefunden hat, obwohl es sich eindeutig um eine sehr primitive Gattung handelt. Ihre Pollinien werden beide und als Einheit transportiert. Erreicht ein solches Paket nicht die Narbe (einer anderen Blüte), trägt es zur Arterhaltung nichts bei.

Wir haben geschildert, wie die Orchideen eine "Alles-oder-nichts" Strategie entwickelten. Die Pollenmassen wurden immer kompakter, so daß sie als Ganzes transportiert werden konnten. Gleichzeitig entwickelten sich immer mehr Samen im Fruchtknoten. Das hängt u.a. mit der Verbreitungsweise zusammen: die Samen spezialisierten sich und verloren am Ende das ganze Nährgewebe. So waren sie imstande, große Entfernungen zu überbrücken, aber sie wurden auch abhängig von der Infektion durch Pilze.

Bei der Gattung *Epipactis* ist ein weiterer Schritt in der Entwicklung zu beobachten (CLAESSENS & KLEYNEN, 1991, 1996). Pollinien und Narbe stehen hier nicht mehr so eng zusammen. Die Narbe ist mehr oder weniger schräg nach hinten gestellt, und die Pollinien liegen in einer Vertiefung an der Oberseite des Säulchens, dem Klinandrium. Gleichzeitig ist zu sehen, daß sich an der Oberseite der Narbe ein Klebkörper entwickelt hat, das Viscidium.

Hier bedarf es einer genaueren Betrachtung. In der Vergangenheit wurde dieses Organ Rostellum oder Rostelldrüse genannt. Ein Rostellum ist aber ein Teil des dritten Narbenlappens, der sich zu einem Organ umgebildet hat, welches den Klebkörper (Viscidium) produziert. Erst wenn das rundliche Viscidium von *Epipactis* entfernt wird, ist am oberen Narbenrand ein kleiner Vorsatz, das Rostellum, zu sehen. Schon vorder Anthese entsteht eine Verbindung zwischen Pollinien und Viscidium. Es wird vermutet, daß das Viscidium sich durch das ständige Reiben der Insekten am oberen Narbenrand entwickelt hat.



*Neottia nidus-avis*

Daß dadurch auch eine andere Entwicklung in Gang gesetzt werden konnte, wird von den Gattungen *Listera* und *Neottia* demonstriert (RASMUSSEN, 1982). Hier hat das Rostellum sich zu einer länglichen, weißen "Zunge" entwickelt, ohne daß ein Viscidium zu sehen ist. Das Rostellum steht unter Spannung und gibt bei der leichtesten Berührung einen Tropfen Klebstoff frei, der gleichzeitig Besucher und Pollinien

miteinander verbindet. Danach biegt sich das Rostellum für etwa eine Stunde nach unten, um auf diese Weise Selbstbestäubung zu vermeiden. Bei einer gelungenen Bestäubung sind immer nur Bruchstücke von Pollinien auf die Narbe geklebt; dies erlaubt den Rückschluß, daß mit einem Paar Pollinien mehrere Blüten bestäubt werden können. Der vom Rostellum ausgeschiedene Klebstoff ist so stark, daß die Insekten nicht in der Lage sind, die damit fixierten Pollinien zu entfernen.

Die Gattungen *Spiranthes* und *Goodyera* zeigen eine andere Ausbildung des Säulchens. Hier ist die Narbe extrem nach hinten geschlagen, so daß sie fast parallel zu der Achse des Fruchtknotens steht. Die Pollinien liegen in einem Klinandrium auf der Oberseite des Säulchens. Das Rostellum der Narbe ist weit nach vorne gezogen und bildet zwei vorstehende "Zähne", zwischen denen das Viscidium in Form eines rundlichen Plättchens gebildet wird (DARWIN, 1877). Die vorderen Teile der spitz auslaufenden Pollinien sind mit dem Viscidium verbunden. Beide Gattungen haben typische Röhrenblüten, die, vor allem kurz nach der Anthese, nur einen engen Zugang zum Blüteninneren bieten. Wenn ein Insekt hinein kriecht, muß es automatisch zuerst das Viscidium berühren. Erst bei älteren Blüten wird der Durchgang weiter, so daß die Insekten ganz in die Blüte hineinkriechen können und dabei die mitgebrachte Pollinien auf die Narbe abgeben können. Es ist zu beobachten, daß die untersten Blüten (weil sie weit geöffnet sind) immer als erste von den Insekten besucht und bestäubt werden. Die jüngeren, oberen Blüten sind nur teilweise zugänglich und geben nur Pollinien ab. Auf diese Weise wird Selbstbestäubung vermieden.

## Weitere Entwicklungen

Bei der Gattung *Cephalanthera* ist zu sehen, daß die Pollinien unmittelbar oberhalb des oberen Narbenrandes stehen. Bei anderen Gattungen ist im Laufe der Zeit der Abstand zwischen Pollinien und Narbe größer geworden. Es entwickelte sich, wie bei *Epipactis*, ein Viscidium. Um Pollinien und Viscidium miteinander zu verbinden, entstanden zusätzliche Verbindungsstücke, die Pollenstielchen oder Caudiculae. Diese werden von der Anthere gebildet, während das Viscidium vom Rostellum gebildet wird. Pollinium, Pollenstielchen und Viscidium bilden eine Einheit und werden als Pollinarium bezeichnet (RASMUSSEN, 1986). Sie werden auch als Ganzes der Blüte entnommen.

Es gab auch Entwicklungen mit zwei Viscidien anstelle nur eines Viscidiums. Ein Beispiel dafür ist die Gattung *Platanthera*. Hierbei sind die beiden Viscidien, abhängig von der Art, mehr oder weniger weit voneinander entfernt. Sie sind nackt und mit einem grünlichen Gewebeband (Rostellum) verbunden, welches sich oberhalb der Narbe befindet. Das Pollinarium steht beim Entfernen aus der Anthere ungefähr senkrecht.



*Platanthera chlorantha*

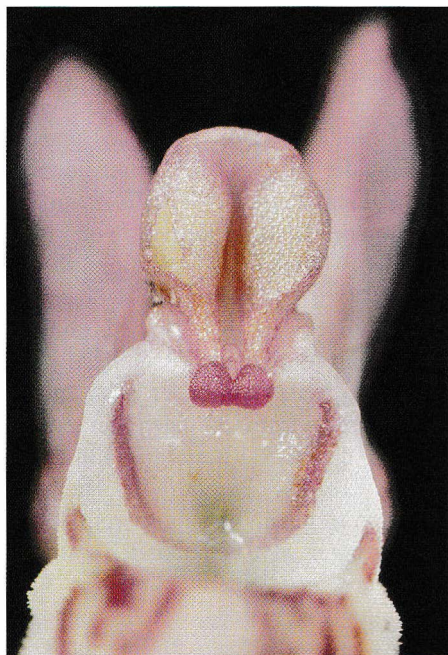
Damit es auf die Narbe gelangen kann, muß es sich nach vorne biegen. Deshalb entwickelte sich eine gelenkige Verbindung zwischen Pollenstielchen und Viscidium. Durch Austrocknen schwenken Pollinium und Pollenstielchen nach vorne und gleichzeitig etwas nach innen, genau in die richtige Position, um die Narbe zu berühren.

Die Gattung *Gymnadenia* hat auch nackte Viscidien. Sie ist auf den Besuch von Schmetterlingen eingerichtet, worauf der lange Sporn schon hinweist. Die Viscidien befinden sich an der Unterseite des Säulchens, aber oberhalb des Sporeingangs. Sie heften sich an den Rüssel der Schmetterlinge und biegen sich nicht nur nach vorne, sondern - bedingt durch die runde Form des dünnen Rüssels - auch nach außen. Die Narbe ist in ihrer Form ganz daran angepaßt: sie bildet links und rechts des Sporeingangs zwei eiförmige, konvexe Narbenoberflächen, die genau auf die Position der Pollinarien eingestellt sind.

Bei einigen Gattungen entwickelte sich ein dünnes Häutchen um die Viscidien, wie z.B. bei der Gattung *Coeloglossum*. Diese Gattung hat - wie auch *Platanthera* - einen Sporn, der für eine Einschränkung der potentiellen Besucher sorgt. *Platanthera* hat einen langen Sporn und ist somit nur für sehr langrüsselige Insekten (z.B. Schmetterlinge) zugänglich. Der Sporn von *Coeloglossum* ist zwar kurz und breit, aber an seinem Eingang fast völlig durch eine Membran verschlossen, die nur noch eine kleine, dreieckige Öffnung übrig läßt. Gleichzeitig ist auf der Lippe eine hohe Mittelleiste, die den Besucher zwingt, links oder rechts an dieser Leiste vorbei in die Blüte vorzudringen. Genau an dieser Stelle sitzen links und rechts die beiden Viscidien, die fast immer von den Insekten berührt werden. Um den Nektar zu erreichen, sind sie zu diesem Umweg gezwungen. So ist eine gute Bestäubung gesichert; allerdings wird meistens nur ein Pollinarium pro Besuch entfernt.



*Orchis ustulata*



*Dactylorhiza incarnata*

Die Gattungen *Orchis* und *Dactylorhiza* zeigen einen weiteren Schritt in der Entwicklung. Wie bei *Coeloglossum* sind hier die Viscidien von einem Häutchen umgeben. Dieses hat sich zu einem Beutelchen fortentwickelt, zu der Bursicula. In der Bursicula sind beide Viscidien in eine frischhaltende Flüssigkeit gebettet. Wenn ein Bestäuber den Nektar im Sporn sucht - den es nebenbei bemerkt nicht gibt, denn beide Gattungen haben Nektartäuschblüten - stößt er gegen die Bursicula, die an ihrer Hinterseite gelenkig ist. Sie klappt nach hinten und gibt somit die beiden Viscidien frei.

Bei der Gattung *Ophrys* gibt es eine Variation zu diesem Thema. Hier gibt es zwei Viscidien und auch zwei getrennte Bursiculae, sie funktionieren aber auf die gleiche Weise.

Ebenfalls zeigt sich eine Entwicklung in Richtung auf ein gemeinsames Klebscheibchen. So sind die Viscidien bei der Gattung *Aceras* einander sehr eng angenähert, aber sie sind nicht miteinander verwachsen. Bei der Gattung *Himantoglossum* ist die Weiterentwicklung zu beobachten: sie hat nur eine Bursicula und ein gemeinsames Klebscheibchen. Das Rostellum ist hier wie bei den vorher genannten Gattungen als eine Falte zwischen den beiden Fächern der Antheren zu sehen.

Eine spezielle Anpassung an den Bestäuber bietet die Gattung *Anacamptis*. Sie wird von Schmetterlingen bestäubt und hat genau wie *Gymnadenia* einen langen Sporn. Sie hat halbrund verwachsene Viscidien und eine an diese Form angepasste halbrunde Bursicula. Die Lippe hat links und rechts zwei Leisten, die den Rüssel zum Sporeingang dirigieren. Wenn ein Schmetterling seinen Rüssel in den Sporn hineinführt, stößt er gegen die Bursicula und schiebt sie nach hinten. Das Viscidium kann sich nun um den Rüssel krümmen und festkleben. Nach dem Besuch schwenken die beiden mitgezogenen Pollinarien nach außen, wo sich - ebenso wie bei *Gymnadenia* - links und rechts des Sporeingangs zwei Narbenoberflächen befinden.

Die Gattung *Herminium* hat Pollinarien mit nur kurzen Stielchen und mit sehr charakteristisch geformten Viscidien. Diese sind ungefähr dreieckig mit nach unten umgeschlagenen Rändern. Sie sind darauf eingerichtet, sich an die Beine sehr kleiner Insekten zu heften. Die Besucher landen auf den seitlichen Sepalen und Petalen. Sie kriechen in die Blüte hinein und schieben dabei ein Gelenk genau durch einen Schlitz gegen das Viscidium. Es ist deshalb nicht verwunderlich, daß sehr oft nur ein Pollinarium entfernt wird.

### Weiter entwickelte Orchideen

Diese Orchideen unterscheiden sich von den übrigen u.a. durch immer kompaktere Pollenmassen und durch eine Anthere, die nur ganz locker befestigt ist und somit leicht abfällt (RASMUSSEN, 1985).

*Liparis* hat ein aufrecht stehendes Säulchen mit einer aufliegenden Anthere, worin sich zwei Paar übereinander gestellte Pollinien befinden. Die Narbe ist klein und in einer Höhlung gelegen. Die Bestäubungsweise von *Liparis* ist erwähnenswert, weil hier wieder eine andere Entwicklung stattgefunden hat. Wie bisher aufgezeigt, entwickelten sich bei vielen Orchideen (alle dem Subtribus *Orchidinae* zugehörig) Pollenstielchen, Viscidium und Bursicula, um den Transport der Pollen durch Insekten zu ermöglichen. Bei *Liparis* aber hat das Rostellum nur zwei sehr kleine, milchig-weiße, rundliche Klebkörperchen entwickelt, die sich genau links und rechts unterhalb der Pollinien befinden. Wenn die

Anthere sich öffnet, fallen die Pollinien auf die sehr rudimentären Viscidien. Sie können dann zwar von Insekten transportiert werden, fallen aber meist durch Erschütterungen der Blüten (Wind, Regen) nach unten. Weil sie fest mit den Viscidien verbunden sind, treffen sie genau auf die darunterliegende Narbe. *Liparis* ist zum größten Teil ein Selbstbestäuber.

*Hammarbya* hat eine sehr kleine, um 360 Grad gedrehte Blüte, so daß die Lippe nach oben steht. Die Anthere schrumpft während der Entwicklung und gibt dabei vier blatt dünne Pollinien frei. Das Rostellum bildet kein richtiges Viscidium, sondern nur einen Tropfen nicht verhärtenden Klebstoff. Der Transport der Pollinien geschieht mit Hilfe von Insekten. Eine Selbstbestäubung ist nicht möglich, weil die Narbe sich oberhalb der Pollinien befindet.

## Bestäubungsbiologie der *Epipactis*-Arten

### Bau und Funktion einer *Epipactis*-Blüte

Die Gattung *Epipactis* gehört, ebenso wie z.B. *Dactylorhiza* und *Serapias*, zu den "schwierigen" Gattungen. Das liegt daran, daß das äußere Erscheinungsbild sehr vielgestaltig sein kann, daß einige Arten sehr unterschiedliche Biotope besiedeln können und daß die Bestäubungsart ein entscheidender Faktor bei der Determination sein kann. Deshalb ist es zum allgemeinen Verständnis wichtig, zunächst einmal auf den Bau einer *Epipactis*-Blüte einzugehen.

*Epipactis* wird, zusammen mit *Cephalanthera* und *Limodorum*, zur Subtribus der *Limodorinae* gerechnet. Diese Subtribus enthält primitive Gattungen mit einer Anzahl von gemeinsamen Merkmalen wie z.B. eine sympodiale Wuchsform (die Pflanze bildet jedes Jahr neue Ausläufer), verhältnismäßig schmale Rhizome, fleischige Wurzeln, nicht abfallende Blätter (sie bleiben bis zum Absterben der Pflanze fest mit ihr verbunden) und spiralförmig angeordnete Blätter und endständige Blütenstände.

*Epipactis* gehört zu den Orchideen mit nur einem fruchtbaren Staubfaden (Monandrie). Staubfaden und Narbe sind im Gynostemium oder Säulchen vereinigt. Wie vorher ausgeführt, ist die Orchideenblüte immer weiter in Richtung einer "Alles-oder-nichts"-Strategie evoluiert. Der Bau des Säulchens ist darauf abgestimmt, daß der gesamte Blütenstaub möglichst auf einmal transportiert werden soll.

An der Oberseite des Säulchens ist die Anthere, der verbliebene Staubfaden, zu sehen. Dieser kann an seiner Rückseite mittels eines kürzeren oder längeren Gewebestückes mit der Basis des Säulchens verbunden sein. Dieses Teil wird das Filament genannt. Es ist das Überbleibsel vom Stielchen des Staubfadens.

In der Anthere werden die Pollenmassen gebildet. Die Anthere besteht aus zwei deutlich separaten Kammern, die beide noch einmal durch dünne Trennwände unterteilt werden. Somit werden zwei Pollenpakete, beide aus je zwei Teilen bestehend, gebildet. Vor der Anthese werden die Pollenpakete mit einer dünnen Membran umgeben, die sich erst kurz vor dem Aufblühen öffnet und die reifen Pollenpakete freigibt.

Ein einzelnes Pollenpaket wird als Pollinium bezeichnet. Es hat im Gegensatz zum Pollinarium keine Pollenstielchen und kein Viscidium (Klebscheibchen). Auch dies ist ein deutliches Merkmal einer primitiven Gattung.

Die reifen Pollinien fallen in das Klinandrium, eine Vertiefung an der Oberseite des Säulchens. In ihrer Mitte befindet sich oft eine Rippe, die das Klinandrium in zwei Teile

unterteilt. An beiden Seiten wird das Klinandrium von den Auriculae (Öhrchen) umgeben, den beiden inneren Staminodien  $a_1$  und  $a_2$  (KURZWEIL, 1988). Auf diese Weise liegen die Pollinien gut geschützt.

Die Pollinien werden von Elastoviscin, einer klaren, sehr elastischen Substanz zusammengehalten. Das Elastoviscin hat eine Doppelfunktion; es sorgt für den Zusammenhalt der einzelnen Pollenkörner, so daß sie als eine kompakte Masse transportiert werden können, und verhindert, daß einzelne Pollenkörner auf die Narbe fallen.

Die Form der Pollinien wird durch die der Anthere bestimmt. *Epipactis* hat keulenförmige Pollinien, die mit dem dünnen Ende nach vorne, in Richtung des Viscidiums weisen. Es ist wichtig, hier noch einmal auf den Unterschied zwischen Viscidium und Rostellum einzugehen, weil diese Begriffe vielfach falsch benutzt wurden und werden.

Ein Teil des dritten Narbenlappens hat sich in das Rostellum umgewandelt, welches sehr unterschiedlich gestaltet sein kann. Bei *Epipactis* ist das Rostellum sehr einfach; es besteht aus einem kleinen, abgeflachten Gebilde am oberen Narbenrand, das nur zu erkennen ist, wenn das Viscidium entfernt wird. Das Rostellum ist **nicht** das Viscidium, sondern nur das Organ, welches das Viscidium bildet (CLAESSENS & KLEYNEN, 1996).

Eine "Alles-oder-nichts" Strategie beinhaltet auch, daß die Pollenmassen so effektiv wie möglich transportiert werden müssen. Deshalb hat sich bei den Orchideen ein Viscidium entwickelt, das bei *Epipactis* sehr einfach gestaltet ist; um das Rostellum herum bildet sich Klebstoff, von einem Häutchen umgeben. Anfangs ist dieses Viscidium von fester Konsistenz, aber noch vor der Anthese lösen die Zeilen sich auf und bilden damit den Klebstoff.

Vor der Anthese befinden sich die Pollinien, von einer Membran umgeben, im Klinandrium und liegen dabei mit ihren vorderen Enden auf einer kleinen Erhebung des Viscidiums. Diese hat die Form eines kleinen abgerundeten Zipfels, der in Richtung der Pollinien weist. Genau an der Stelle, wo "Zipfel" und Pollinien sich berühren, öffnet die -umgebende Membran sich zuerst. So werden Viscidium und Pollinien schon vor der Anthese miteinander verbunden. Diese Verbindung ist wichtig, weil sie verhindert, daß die Pollinien auf die darunter liegende Narbe fallen.

An der Vorderseite des Säulchens befindet sich die dreiteilige Narbe, die meist aus einem großen, mehr oder weniger halbrunden Hauptteil besteht. Am unteren Ende sind zwei wulstartige, hervorstehende kleinere Teile zu erkennen, die zur Vergrößerung der Narbenoberfläche dienen. Somit wird ein etwas vertieftes Mittelteil gebildet, das optimal zum Empfang der Pollenmassen geeignet ist. Bei allogamen *Epipactis*-Arten ist die Narbe groß, schief nach hinten gestellt und mit einem breiten oberen Narbenrand versehen. Dies sind alles Vorrichtungen, die eine Selbstbestäubung verhindern sollen.

Es ist notwendig, darauf zu verweisen, daß die Unterteilung in allogame und autogame Arten nicht so strikt ist, wie sie scheint. Dies hängt mit dem Verhalten der Wespen zusammen, den regulären Bestäubern der *Epipactis*-Arten. Die Wespen besuchen immer mehrere Blüten ein und derselben Ähre. Dadurch ist der Anteil der Geitonogamie beträchtlich. (Als Geitonogamie bezeichnet man den Vorgang, bei dem der Pollen einer Blüte auf die Narbe einer anderen Blüte derselben Pflanze gelangt.) Genetisch gesehen sind Geitonogamie und Autogamie gleich; der Anteil der Autogamie bei der Bestäubung ist also höher als allgemein angenommen.



*Epipactis helleborine*

Die Weise, wie die Bestäubung der allogamen *Epipactis*-Arten stattfindet, ist soweit bekannt, daß hier nur kurz am Beispiel von *Epipactis helleborine* darauf eingegangen werden soll (CLAESSENS & KLEYNE, 1991). Die Blüte dieser Art hat rötlich-braune, schmutzig-rote bis verwaschen gelb-grünliche Farbe (WIEFELSPÜTZ, 1970), die vor allem Wespen anlockt. Sie landen auf dem vorderen Teil der Lippe, dem Epichil, das mit mehr oder weniger deutlichen Höckern versehen ist. Diese bieten einer Wespe guten Halt, so daß die kurzen Mundwerkzeuge in den hinteren Teil der Lippe, das Hypochil, führen kann. Hier wird reichlich Nektar abgesondert. Beim Nektartrinken stößt die Wespe an das Viscidium, wobei das umgebende Häutchen des Viscidiums platzt und

die Pollinien blitzschnell am Kopf angeheftet werden. Der Leim des Viscidiums ist so kräftig und trocknet so schnell, daß es der Wespe nicht gelingt, die Pollenpakete zu entfernen. Man sieht daher auch häufig Wespen mit mehreren an den Kopf gebetteten Pollenpaketen; fünf oder mehr davon auf einem Besucher wurden schon beobachtet. Es wird meistens kein ganzes Pollinium auf der Narbe abgesetzt, sondern nur Teile davon, so daß mit einem Paar Pollinien mehrere Blüten bestäubt werden können. Der Aufenthalt der Wespen in einer Blüte dauert meistens nur einige Sekunden.

### Bestäubungsbiologie der einzelnen Arten

*Epipactis helleborine* ist eine Wespenblume, die strikt allogam ist. Bekannt ist in diesem Zusammenhang die Aussage DARWINS (1877): "Wenn die Wespen in irgendeinem Distrikt ausstürben, würde dies wahrscheinlich auch mit *Epipactis fatifolia* (= *helleborifolia*) eintreten".

Beim näheren Betrachten einer Blüte von *Epipactis helleborine* sieht man eine Reihe von Merkmalen, die auf den allogamen Charakter hindeuten. Die Blüte hat für Wespen attraktive Farben und ist weit geöffnet. Sie bietet den Wespen einen Landeplatz mit gutem Halt und hat ein reichliches Nektarangebot. Auch das Säulchen zeigt allogame Merkmale. Die Pollinien haben eine feste Konsistenz und fallen nicht auseinander. Auf diese Weise können keine losen Pollenkörner auf die Narbe der eigenen Blüte fallen. Die Pollinien sind für die Insekten gut transportabel.

Der obere Narbenrand ist breit und vorgezogen. Er verhindert zusammen mit einem gut entwickelten Viscidium den Kontakt zwischen Pollinien und Narbe. Auf die Weise

der Verbindung zwischen Viscidium und Pollinien wurde schon hingewiesen; sie verhindert das Herabrutschen der Pollinien auf die Narbe und ist eine Garantie dafür, daß die Pollinien mitgenommen werden, wenn ein Insekt das Häutchen des Viscidiums zerstört.

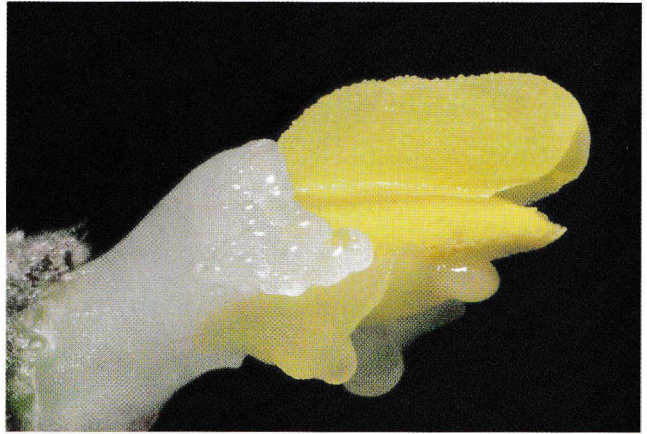
*Epipactis helleborine* besitzt eine breite ökologische Amplitude und ist sehr veränderlich, was den Habitus der Pflanzen angeht. In letzter Zeit werden immer wieder Übergangsformen oder ökologische Varianten beschrieben, die das Bild der "echten" *Epipactis helleborine* trüben. Diese Anpassungen betreffen vor allem Form und Stellung der Blätter sowie Größe der Pflanzen und einen Übergang zur Autogamie. Es stellt sich aber angesichts der enormen Variabilität der Art die Frage, ob man diesen Formen soviel Gewicht geben soll, wie es heutzutage getan wird.

*Epipactis purpurata* gleicht *Epipactis helleborine* sehr, was die Morphologie des Säulchens angeht. Auch hier handelt es sich um eine Pflanze, die ganz auf Fremdbestäubung eingestellt ist. Allerdings zeigt sie ein viel einheitlicheres Bild als *Epipactis helleborine*, was nicht so verwunderlich ist, wenn man bedenkt, welche hohen Ansprüche dieses Taxon stellt. Um im dunklen Buchenwald aufzufallen, hat *Epipactis purpurata* seidig glänzende, weit geöffnete Blüten, die einen großen Kontrast zum dunklen Hintergrund bilden.

Die besuchenden Wespen finden ein reichliches Nektarangebot. Sowohl im Nektar von *Epipactis helleborine* als auch von *Epipactis purpurata* läßt sich das Vorkommen bestimmter Bakterien, z.B. Hefepilze, nachweisen. Diese sind in der Lage, zuckerhaltige Lösungen zu Alkohol zu vergären (MÜLLER, I., 1988). An sonnigen Tagen kann man immer wieder beobachten, daß die Wespen sich wie betrunken auf den Blütenständen von *Epipactis purpurata* bewegen. Sie sind dabei sehr langsam und kriechen meistens von Blüte zu Blüte. Auffallend ist dabei die lange Zeit, die sie in jeder Blüte verbringen. Das garantiert eine sehr hohe Bestäubungsrate der Blüten, nur muß bedacht werden, daß hier auch häufig ein geitonogamer Vorgang stattfindet.

Auch *Epipactis atrorubens* ist eine allogame *Epipactis*-Art. Die Lippe hat stark gekräuselte Höcker, die den Insekten sehr guten Halt bieten. Bei *Epipactis atrorubens* wird anschaulich demonstriert, daß die besuchenden Insekten, vor allem Bienen und Hummeln, auf drei verschiedene Weisen angelockt werden. Die Fern-Anlockung geschieht durch einen starken Vanillegeruch. Konnen die Besucher näher, dann werden sie durch die rotbraunen Blüten angezogen, die einen hohen ultravioletten Farbanteil besitzen. Die Nah-Anlockung geschieht durch ein reichliches Nektarangebot. Wird der Besuch der Bestäuber verhindert, dann findet kein Fruchtsatz statt, ebenso wie bei den beiden schon behandelten *Epipactis*-Arten. *Epipactis helleborine*, *Epipactis purpurata* und *Epipactis atrorubens* sind somit rein allogame Arten.

*Epipactis palustris* ist, was die Bestäubung angeht, eine Übergangsart. Wenn die Blüten sich öffnen, haben sie einen deutlich allogamen Charakter; sie stehen ungefähr horizontal, sind weit geöffnet, und die Lippe bietet einen sehr guten Landeplatz. Die hellen Blüten sind schon von weitem sichtbar. Aus der Nähe gesehen fällt der orange-gelbe Fleck auf dem Epichil auf; er initiiert zusätzlichen Blütenstaub. Im schüsselförmigen Hypochil wird Nektar präsentiert, jedoch in kleineren Mengen als bei *Epipactis helleborine*. Im jungen



Zustand haben die Pollinien eine ziemlich feste Struktur, die dennoch lockerer ist als bei *Epipactis helleborine*. Ein gut funktionierendes Viscidium macht den Transport der Pollinien möglich.

Was aber beim näheren Betrachten des Säulchens auffällt, ist, daß die Anthere - und somit auch die Pollinien - mit ihrem vorderen Teil über den Narbenrand stehen. Man sieht immer wieder, daß bei ungünstigen Witterungsverhältnissen die Pollinien ihren Zusammenhalt verlieren, so daß dann Bruchteile direkt auf dem vorderen Narbenrand fallen können. Exogene Einflüsse wie Wind und Regen sind hierbei maßgeblich beteiligt. So kann *Epipactis palustris* von Allogamie auf Autogamie übergehen.

*Epipactis microphylla* zeigt sowohl allogame als auch autogame Merkmale. Das Epichil ist stark gekräuselt, im Hypochil wird Nektar abgeschieden, und es werden Geruchsstoffe produziert und abgesondert. Dies spricht für Allogamie. Es gibt aber auch einige Merkmale, die deutlich auf Autogamie hinweisen. Autogame Arten sind nicht von Insekten abhängig. Man sieht, daß einerseits die Organe, die an der Anlockung der Insekten beteiligt sind, weniger ausgebildet werden und daß der Bau des Säulchens so umgebildet ist, daß eine effektive Selbstbestäubung ermöglicht wird. Generell kann man sagen, daß diese Pflanzen unauffälliger sein können und insektenärmere Biotope besiedeln können.

Die Blüten von *Epipactis microphylla* hängen nach unten, ein Merkmal, das man immer wieder bei autogamen *Epipactis*-Arten sieht. Auf diese Weise sind die Blüten für Insekten weniger gut zugänglich. Außerdem kann in einer hängenden Blüte der Pollen viel leichter auf die darunterliegende Narbe fallen. Autogame Pflanzen zeigen auch weniger Farbe - sie neigen mehr zu den Grüntönen, wie sie *Epipactis microphylla* anschaulich zeigt.

Das Säulchen hat sich ebenfalls an die Selbstbestäubung angepasst; das Viscidium verliert ganz schnell seine Funktion und vertrocknet. Die Pollinien haben eine sehr lockere Struktur und können nicht als Einheit transportiert werden. Der zurückgebildete obere Narbenrand ermöglicht den direkten Kontakt zwischen Pollinien und Narbe, sobald die Anthere sich geöffnet hat. Auffallend ist jedoch, daß auch bei *Epipactis microphylla* eine Verbindung zwischen Pollinien und Viscidium gebildet wird, wie bei den allogamen *Epipactis*-Arten.

Bei sehr ungünstigen Witterungsverhältnissen öffnen sich die Blüten überhaupt nicht. Einen solchen Fall nennt man saisonbedingte oder ökologische Kleistogamie. Die

geschwollenen Fruchtknoten deuten dann auf eine erfolgreiche Selbstbestäubung hin. Bei *Epipactis microphylla* ist theoretisch noch eine allogame Bestäubung möglich (ein ganz frisches Viscidium kann einige Bruchstücke von Pollen mitnehmen), aber Autogamie ist die Regel. Wenn nur ab und zu fremde Pollen auf die Narbe gelangen, reicht das aus, um die genetische Variabilität der Pflanze, einen der größten Vorteile der Allogamie, zu gewährleisten. Der Einfachheit halber werden die *Epipactis*-Arten zwar als allogam oder als autogam beschrieben, aber es sollte dabei nicht außer Acht gelassen werden, daß eine Pflanze praktisch nie rein autogam ist, es sei denn, sie ist in ihrer ganzen Entwicklung kleistogam.

*Epipactis leptochila* ist botanisch sehr komplex und schwierig zu beschreiben, weil sie - genau wie *Epipactis helleborine* - sehr variabel sein kann. Ihre Merkmale können in verschiedenen Kombinationen auftreten. Deshalb sollten bei einer Untersuchung möglichst viele Pflanzen einer Population angesehen werden. Sie steht in insektenarmen Biotopen [11] zeigt hängende, grünliche, glockenförmige Blüten. Das Epichil hat glatte Höcker. Die charakteristische Lippe einer *Epipactis leptochila* ist lang zugespitzt mit eingerollten seitlichen Rändern. Es gibt jedoch viele Übergangsstadien zu den Typen mit komplett umgerollter Lippe. Trotz Autogamie produziert das Hypochil Nektar. Das Säulchen ist auf Autogamie ausgerichtet; die Pollinien haben nur einen sehr lockeren Zusammenhalt. Das Viscidium ist nur noch rudimentär ausgebildet und bei der Anthese oft nur noch als eine schwarze, etwas vorgeschobene Stelle am oberen Narbenrand zu erkennen. Die Anthere besitzt oft (aber durchaus nicht immer!) ein verlängertes Filament, welches die typische Durchsicht zwischen Hinterwand des Klinandriums und den Pollinien ermöglicht. Durch die vorgeschobene Position hängen die Pollinien teilweise über die Narbe. Der obere Narbenrand ist zurückgebildet, so daß Bruchstücke der Pollinien ungehindert auf die Narbe fallen können. Auch bei *Epipactis leptochila* findet man regelmäßig kleistogame Exemplare.

*Epipactis muelleri* ist allein schon an den sehr typischen, cremefarbenen Blüten zu erkennen, die von allen anderen *Epipactis*-Blüten abweichen. Das Hypochil ist eingesenkt, enthält Nektar und ist an der Innenseite purpur- bis bräunlich-rot gefärbt. Die Blüten hängen, die Lippe hat glatte Höcker. Obwohl *Epipactis muelleri* sowohl allogame als auch autogame Merkmale zeigt, ist sie vom Bau des Säulchens her strikt autogam. Die Narbe steht mehr oder weniger senkrecht zur Achse des Fruchtknotens, [11] das Klinandrium ist zu einer Rille am Ansatz der Anthere reduziert. Die hochstehende Narbe zeigt in ihrer Mitte einen "Zipfel", den Rest des Viscidiums. Allerdings müssen die Pollinien entfernt werden um diesen Zipfel sehen zu können. Die Anthere ist sehr typisch; sie ist an der Vorderseite leer und nasenförmig ausgebildet. Diese "Nase" ist ein unverkennbares Merkmal von *Epipactis muelleri*. Sie zieht sich konstant durch die Art und ist außerdem sehr dominant, was bei gelegentlichen Hybriden (vor allem mit *Epipactis helleborine*) zu beobachten ist, die immer wieder diese "Nase" zeigen.

Weil so gut wie kein Klinandrium ausgebildet ist, liegt die Anthere fast über die gesamte Länge parallel zur Narbe. Wenn die Anthere sich öffnet, fallen die Pollinien deshalb direkt auf die darunter befindliche Narbe und bleiben dort wie zwei kleine Hörnchen kleben. Sie werden sofort vom Narbenschleim durchtränkt, und die Pollenschläuche fangen an, in Richtung des Fruchtknotens zu wachsen. Dies gibt den Pollinien mehr Zusammenhalt.

## Säulchenaufbau bei den Gattungen *Orchis*, *Ophrys* und *Epipactis*

Zur Verdeutlichung des Aufbaus des Säulchens einer Orchideenblüte sollen eine primitive Gattung (*Epipactis*) und eine weiterentwickelte Gattung (*Orchis*) dienen (siehe Abbildung folgende Seite):

Mit **Anthere** bezeichnet den Staubbeutel der Orchideen. Bei allen europäischen Orchideen (mit Ausnahme von *Cypripedium*) gibt es nur einen fertilen Staubbeutel, der abhängig von der Gattung zwei oder vier Pollinien oder Pollinarien enthält.

**Filament** ist der Staubfaden oder Stiel des Staubbeutels. Bei vielen "Nicht-Orchideen" ist das Filament fadenförmig ausgebildet. Bei den Orchideen ist es nur als eine ganz kurze Verbindung vorhanden, vor allem bei den primitiven Orchideen (z.B. *Cephalanthera*, *Epipactis*). Bei den *Orchidoideae* fehlt ein Filament. In dieser Unterfamilie ist die Anthere auf breiter Fläche mit der Säulchenbasis verbunden.

**Klinandrium** nennt man die Pollenschüssel an der Oberseite des Säulchens. Dort hinein fallen bei einigen Orchideen-Arten (z.B. *Epipactis*) die Pollinien.

Die **Narbe** kann zwei- oder dreiteilig sein. Ein Teil der Narbe hat sich zum Rostellum umgewandelt.

Das **Rostellum** ist das Organ, welches ein Viscidium oder Klebscheibchen (besser: Klebkörper) bildet. Das Rostellum kann sehr unterschiedlich gestaltet sein, zeigt sich aber oft als ein mehr oder weniger gefaltetes Band im Zentrum der Orchideenblüte zwischen Pollinien und Narbe.

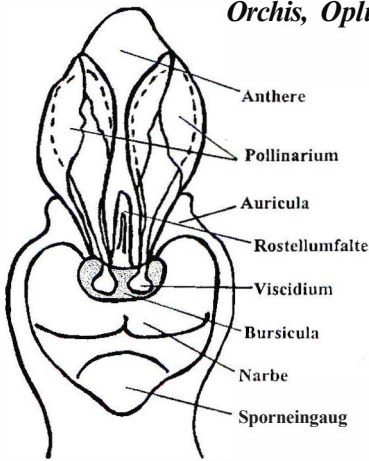
**Bursiculae** sind kleine Taschen, die an ihrem hinteren Ende gelenkig mit der Säulchenbasis verbunden sind. Das Rostellum kann neben einem Viscidium auch eine oder zwei Bursiculae bilden. Man nimmt an, daß sie dazu dienen das Viscidium (oder bei *Orchis*: die Viscidien) vor Austrocknung zu schützen. Wenn ein besuchendes Insekt gegen die Bursicula stößt, klappt diese nach hinten und gibt die Viscidien frei.

Das **Viscidium** kann sehr einfach drüsenartig gestaltet sein (z.B. *Epipactis*). Es kann jedoch auch aus einem oder zwei Klebkörpern („Klebscheibchen“) bestehen.

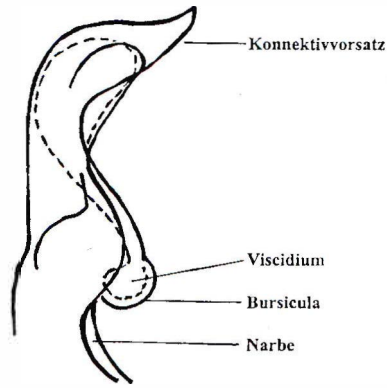
Bei den weiterentwickelten Orchideen findet sich oft ein **Pollinarium**. Es besteht aus Pollinium (eigentliche Pollenmasse), Caudicula (Pollenstielchen, gebildet in der Anthere) und Viscidium (gebildet vom Rostellum).

Mit **Auriculae** oder **Staminodien** bezeichnet man die kleinen Gebilde seitlich der Anthere. Ontogenetische Studien haben ergeben, daß diese Gebilde einen unterschiedlichen Ursprung haben. Bei den *Neottioideae* (z.B. *Epipactis*) und den fortgeschrittenen *Epidendroideae* sind dies tatsächlich Staminodien, also rudimentäre Staubblätter. Bei den *Orchidoideae* hingegen sind es Auswüchse der Anthere, die keinen staminodialen Ursprung haben (KURZWEIL, 1987a, 1987b, 1988)

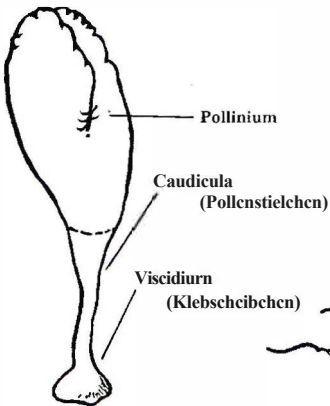
# Säulchenautbau bei den Gattungen *Orchis*, *Ophrys* und *Epipactis*



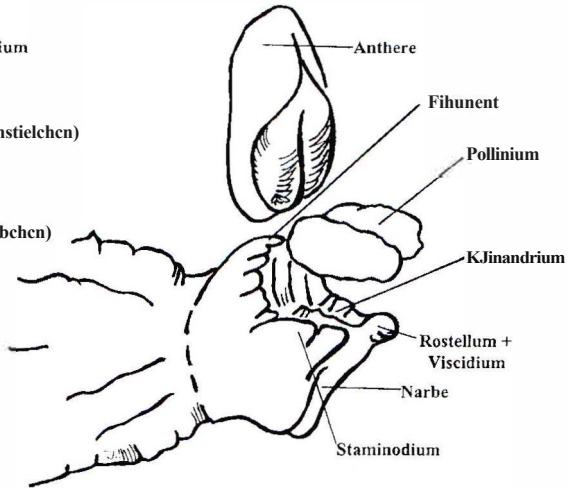
a) *Orchis*



b) *Ophrys*



c) *Pollinarium*



d) *Epipactis*

a), b), c) nach Démares (1995)    d) nach Kleynen