

Beiträge zur Blütenbiologie und Autogamie der Gattung *Epipactis*

Wenn man eine Verbreitungskarte von *Epipactis helleborine* betrachtet, so nimmt es einen nicht wunder, daß die in Eurasien und Nordamerika verbreitete Orchidee in Anbetracht des riesigen Areals mit seinen vielfältigen ökologischen Bedingungen sehr viele Unterarten und Varietäten hervorgebracht hat, deren taxonomische Erfassung nicht immer leicht ist. In der letzten Ausgabe der Bestimmungsflora: „Europäische und mediterrane Orchideen“ hat SUNDERMANN viele „gute Arten“ der Gattung *Epipactis* als Unterarten zu *E. helleborine* gestellt. Da die Natur selbst keine eindeutigen Grenzen zwischen allogamen und autogamen Arten zu ziehen vermochte, wie dies auch an den vielen fakultativ-autogamen Arten der Gattung zu erkennen ist, kommt vielleicht die „SUNDERMANN'sche Konzeption“ dem natürlichen System am nächsten. Nicht enthalten sind in der SUNDERMANN'schen Aufstellung *E. rechingeri* Renz, *E. albensis* Novakova & Rydlo, *E. greuteri* Baumann & Künkele, *E. cretica* Kalopissis & Robatsch, *E. youngii* (die 1982 von RICHARDS beschrieben wurde), *E. viridiflava* Löw (die eventuell mit *E. leptochila* identisch ist) und eine neue autogame Art aus Dänemark, die noch eingehend vorgestellt werden wird. Die seit Jahrzehnten verschollene *E. cleistogama* aus England habe ich heuer wiedergefunden und sie mit der *E. cleistogama* aus dem Werratal (BRD) vergleichen können und dabei einige bedeutende Unterschiede festgestellt. Durch diese erst in den letzten Jahren entdeckten Arten und Kleinarten erweitert sich die Gattung *Epipactis* auf 25 Taxa, die ich in Europa und dem Mittelmeergebiet, mit Ausnahme von *E. pontica*, *E. rechingeri* und *E. atrorubens* var. *borbasi*, an den Standorten untersucht habe.

Besonderes Interesse habe ich der floralen und extrafloralen Allogamie-Ausstattung der 10 autogamen, der 4 fakultativ-autogamen und der 2 kleistogamen Vertreter der Gattung entgegengebracht, in der Vermutung, daß der erworbene autogame Status eine Reduktion der allogamen Blütenmerkmale bedingen müßte, wie dies am Beispiel von *Serapias parviflora*, der einzigen autogamen Vertreterin einer durch besonders hochentwickelte extraflorale Attraktionen ausgestatteten Gattung (die Brakteen werden in den floralen Schauapparat integriert und steigern dadurch die Blüten- und Blütenstandsanziehung beträchtlich) so deutlich zu erkennen ist. Die vergleichenden Methoden, die zur Anwendung gebracht wurden, werden am folgenden Beispiel der Gegenüberstellung der allogamen *E. atrorubens* zur fakultativ autogamen *E. microphylla* vorgestellt.

E. atrorubens besitzt sowohl in der Blüte als auch im vegetativen Bereich eine bemerkenswerte Fremdbestäubungsausrüstung. Sie steht gruppenweise im lichten Wald oder am Waldesrand und bietet mit dem Kontrast der dunkelroten, büscheligen und flaumig behaarten Stengel zu den grün-rötlichen, fast gegenständig angeordneten Laubblättern fernwirkend einen guten Blickfang für die durch die Verlässlichkeit ihres blumensteten Verhaltens sich auszeichnenden Hummeln und Bienen. Diese werden auch von den duftenden, offenen und dunkelroten Blüten (Wespen, die die allogamen *Epipactis*-Arten Europas besuchen, bevorzugen Rot, Schwarz und braungrüne Mischfarben, wie z. B. bei *E. helleborine*) und den hellgelben Pollinien angesprochen. Der am Grund von Nektar bedeckte spiegelnd feuchtglänzende Hypochilnapf, das feuchtschimmernde Narbenmilieu und die mattglänzende Rostelldrüse sind für die Anlockung von Bienen und Wespen von größter Bedeutung. Schon H. MÜLLER hat die besondere Beziehung der Vespiden zu Höhlungen und versteckt liegenden Nektarien sehr treffend beschrieben. Auch durch die Experimente KUGLERS ist der Vorteil tiefer Futterbergung und deren Wirkung auf das Sinnesleben von Hummeln erwiesen, die offen liegende Nektarien gleichgültiger betrachten. Die saftmalartigen Kalli des Epichilis (KUGLER hebt die Bedeutung von Saftmalen

als Blüteneingangsmarkierung bei dorsiventralen Blüten besonders hervor. Bei radiärstrahligen Blüten ist eine Markierung entbehrlicher), die nach der Landung der Insekten, Führungs- und Haftfunktionen ausüben, sind sehr ornamental und gehen in einen flügelartig verengten Hypochileingang über. Farbe, Farbkontrastwirkung, reiche Gliederung, Vielblütigkeit, Konturenreichtum, Duftentwicklung, Gruppenformation und Bestandsdichte zeigen in ihrer Zusammenwirkung eine hervorragende Allogamieeinrichtung, die nur noch von den Schauapparaten von *E. veratrifolia* und *E. palustris* überboten wird und die weite Verbreitung dieses eurasiatischen Floren-elementes erklärt.

Die Blütenbesucher der fakultativ autogamen *E. microphylla* sind unbekannt. Sie bewohnt schattige, krautarme Wälder und ist an ihren europäischen Standorten im vegetativen Bereich sehr unansehnlich, kann aber in Buchen- und Tannenwäldern des mediterranen Raumes durch größere, tüchtig ausgebildete und rotviolett gefärbte Blätter und Stengel eine sehr auffällige Erscheinung abgeben. Die dichte, graufilzige Behaarung ist als eine Ausnahme in der Reihe der schattenliebenden autogamen *Epipactis*-Arten zu werten, die durch Kahlstengeligkeit oder sehr mäßige Behaarung auffallen, mit Ausnahme von *E. pontica*, die auch andere Übereinstimmungen mit *E. microphylla* zeigt. Sonnenliebende Arten, wie *E. condensata*, *E. veratrifolia* und *E. palustris* zeichnen sich durch äußerst dichte Behaarung des Stengels, des Ovariums und auch des Perigons aus. Im Blütenbereich ist das gekerbte Epichil von *E. microphylla* mit den feingekräuselten dreiteiligen Kalli von allen autogamen Arten das formenreichste und attraktivste. Die grüngelben Sepalen, die außenseitig Rot-Braun-Töne aufweisen, stehen im deutlichen Kontrast zu den auf der Innenseite rosa gefärbten Petalen. Der starke Nelkenduft wird von keiner anderen Art überboten. Das Hypochil, von v. WETTSTEIN in seinen Studien über *Cephalanthera*, *Epipactis* und *Limodorum* bereits hervorgehoben, das besonders tief, fast spornartig ausgesackt ist (ein Merkmal, das auch *E. pontica* aufweist), ist nektarführend und muß es auch sein, denn nur durch den erfolgreichen Besuch einer Blüte kann das Interesse für den weiteren Besuch von Nachbarblüten und anderen Blütenständen erwirkt werden. Der Übergang vom Epichil ins Hypochil ist sehr breit. Dieses Merkmal ist nicht nur von blütenbiologischer Bedeutung, da ja die Besucher durch Kalli und Hypochileingang in die richtige Position zur Nektaraufnahme und vor allem zur Narbe gebracht werden, um ein Abladen der mitgebrachten Pollinien zu garantieren, sondern ist auch für die Plazierung der Rostellldrüse im Knospens stadium wichtig, da diese in der Falte, die das Epichil mit dem Hypochil bildet, geschützt liegt. Die Lippe ist in der Knospenlage an die Anthere und Narbe geklappt und wird erst durch die Anthese um 90 Grad gedreht und in die bekannte Stellung gebracht.

Dies sollte bedeuten, daß für eine große, gut funktionierende Rostellldrüse immer der Epichil-Hypochil-Zwischenraum benötigt wird. Diese Tatsache ist aber nicht entscheidend, da auch der Winkel, den das Rostellum zur Narbe einnimmt, die Drüsenlagerung in der Knospe beeinflusst. Bei adaxial orientiertem Rostellum ist die Drüse in der Knospe weit besser geschützt, als es durch eine breite Epichil-Hypochil-Verbindung geschehen kann. Die meisten autogamen Arten wie z. B. *E. leptochila* haben, bei stark reduzierter Rostellldrüse, eine sehr schmale Epichil-Hypochil-Verbindung.

E. muelleri aber, die nur selten mit einer Drüse ausgestattet ist, besitzt eine auffallend breite Verbindung im Labellumbereich.

Die Schwierigkeiten, Merkmale, wie die bereits aufgezeigten, in funktionelle Zusammenhänge zu stellen, mehrten sich im weiteren Verlauf der Untersuchungen, die noch viele Beispiele von Resistenz allogamer Eigenschaften bei eindeutigem Autogamie- oder Kleistogamiestatus erbracht haben, die in der Folge aufgezählt werden. *E. cleistogama* aus der BRD, die von den meisten Botanikern zu *E. leptochila* gestellt wird, produziert überflüssigerweise reichlich Nektar und verströmt einen starken Duft, der bei *E. leptochila* aber nicht festzustellen ist. Die meisten autogamen Arten zeichnen sich durch geringfügige Nektar- und Duftproduktion aus. Die eng-

lische *E. cleistogama* unterscheidet sich von der hessischen durch waagrecht abstehende und nicht hängende Blüten. *E. leptochila* ist durch die weit offenen, leicht nickenden Blüten mit dem auffallend langen und spitzen Epichil den fremdbestäubenden Arten zuzurechnen, ist aber durch die Veränderung von Blütenorganen eine eindeutig selbstbestäubende Art. Die Konservierung von ansprechender Blütenattraktivität bei eindeutiger autogamer Einrichtung läßt wohl folgern, daß immer zuerst die inneren Blütenorgane durch Ablast oder Umformung die Autogamie auslösen und erst in der weiteren Entwicklung auch der äußere Blütenbereich verkümmert, wie dies am Beispiel einiger Varietäten von *E. phyllanthes* zu erkennen ist, bei der es zu Form- und Farbverfall des nicht mehr deutlich gegliederten Labellums kommt, das auch farblich mit dem Perigon übereinstimmt.

Generell ist zu sagen, daß bei den Blüten der autogamen Arten die Rot-Töne in der Blüte durch grügelbe Farben ersetzt werden, die Epichil-Kall glatter und ungliedert werden, das Hypochil durch schwache Nektarproduktion matt oder mattglänzend wird und die Blüten eine hängende oder nickende Stellung einnehmen und kaum geöffnet, ja manchmal sogar geschlossen sind. Über den blütenbiologischen Vor- oder Nachteil eines einseitwendigen Blütenstandes, wie wir ihn bei autogamen Arten häufig vorfinden, ist schwerlich eine Aussage zu treffen. Eine deutliche Minimierung der vegetativen Teile, wie im Extremfall bei *E. albensis*, deren Stengelänge unter 5 cm bleiben kann, ist bei einigen Arten festzustellen. Nur bei *E. leptochila* kommt es durch die Beteiligung der übergroßen Brakteen an der Blütenstandswirkung zu einer Bereicherung des extrafloralen Schauapparates. Die als Merkmal so oft angeführte Rückwärtskrümmung des Epichils ist bei den autogamen Arten nicht so häufig festzustellen. Bei *E. helleborine* z. B. wird den von Blüte zu Blüte kletternden Wespen eine Aufstiegs- und Haltehilfe bei der Suche nach dem Hypochileingang geboten und das Labellum so präzise verkürzt, daß die Pollinien-Zubringer- und Abholeroperationen exakt ablaufen können. Die Verkahlung des Stengels und vor allem der Rhachis führt durch Kontrast- und Konturenverlust zu einer Minderung der Schauwirkung. Vor der Besprechung der blütenorganischen Veränderungen, die zur Autogamie führen, soll einführend eine neue autogame Sippe vorgestellt werden, die im Säulenbau ungewöhnliche Abweichungen zeigt, die einen völlig neuen Autogamiemechanismus auslösen.

Im äußersten Norden Dänemarks, auf der Höhe von Göteborg, erstreckt sich südwestlich von Skageneine Dünenlandschaft, die „dänische Sahara“ (Farbtafel 3, Abb. 14), wie dieser Landstrich genannt wird, über die die stürmischen Winde des Skageraks und des Kattegatts hinwegstreichen. Außer der starken Windtätigkeit ist auch der stete Nachschub von Sand, der von den der Küste vorgelagerten Sandbänken angeweht wird, eine wichtige Voraussetzung für jede Dünenbildung. In dieser einmaligen Landschaft sind alle Dünentypen von der fast vegetationslosen Weißdüne bis zur verbuschten Braundüne mit den dazugehörigen Pflanzengesellschaften anzutreffen. Eine besondere Überraschung bietet das Vorkommen einer *Epipactis*-Sippe (Farbtafel 3), die auf den windschattigen Hängen der küstennahen Dünen, mitunter nur einige Meter vom Strand entfernt, gedeiht, in Gesellschaft der Kriechweide und des Strandhafers, zweier Dünenpioniere, die nicht nur oftmalige Übersandung ertragen können, sondern wegen der damit verbundenen Nährstoffzufuhr sogar benötigen. Der Wind wirkt wie ein Sandstrahlgebläse auf die nickenden und nicht völlig offenen Blüten dieser *Epipactis*, deren Narbenflächen oft mit Sandkörnern verklebt sind. Manchmal erscheint diese Sippe auf dem blanken Dünensand, der von den Windanrissen der Dünenscheitel in die flachen Mulden heruntergeweht wird, in der die Pflanzen oft mit dem prächtigen *Eryngium maritimum* zusammen vorkommen. Wie schwierig die ökologischen Bedingungen sind, geht daraus hervor, daß *E. atrorubens*, die an der Ostseeküste sehr häufig vorkommt (auf Rügen und Usedom zusammen mit *E. helleborine* var. *neerlandica*), die Dünen der dänischen Küste nicht mehr besiedelt. Dies mag vielleicht auch seine Ursache in den insektenfeindlichen Windverhältnissen haben. Im Gegensatz zu den Verhältnissen auf Rügen und Usedom konnte ich in der Umgebung von Skagen nur selten Wespenbesuch, dafür aber eine große, rote Ameisenart, die auf den Blüten herumklettert, beobachten.

Die *Epipactis*-Sippe der „dänischen Sahara“ ist wahrscheinlich infolge der Klima-Ungunst autogam geworden. Ökologische Extrembedingungen mit stark verminderter Bestäuberaktivität bewirken, wie dies HAGERUP, SKOTTSBERG u. a. festgestellt haben, sehr oft Autogamie.

Durch die wie bei *E. mülleri* und *E. pontica* spaltartig verkleinerte Pollenschüssel wird die Anthere in eine vor der Narbe liegende Position gebracht (Farbtafel 3, Abb. 16). Das Rostellum, das mitunter eine rudimentäre Drüse besitzt, ist wie ein Kannenschnebel geformt, der in der Narbenmitte mündet. (Die Normalposition des Rostellums bei *Epipactis* ist \pm rechtwinkelig vom oberen Narbenrand abstehend.) Die Pollinien lagern schon in der Knospe mit der Basis am Rostellum und kommen im Verlauf der Anthese unregelmäßig verstreut in der zentralen Narbenhöhlung zu liegen.

Das Sekret der meist leicht nach hinten fliehenden oder auch rechtwinkelig zur Säule stehenden Narbe überflutet das Rostellum und dringt auch in die Pollinien ein. Das Rostellum entspringt nicht immer dem oberen Narbenrand, es kann auch etwas tiefer inseriert sein. Die nektarführenden, auffallend nickenden Blüten unterscheiden sich in Farbe und Tiefenwirkung aber nicht von den Blüten der *E. helleborine* var. *neerlandica*, die dasselbe Areal bewohnt. Die von VERMEULEN beschriebene *E. helleborine* Crantz var. *neerlandica* Vermeulen ist in den Dünenlandschaften Hollands, Belgiens und Ostdeutschlands anzutreffen. HANSEN hat die Varietät, die man auch als Unterart ansprechen kann, als erster in Dänemark entdeckt. Die kurzen, festen, eng zusammenstehenden, oft tütig an den Stengel geklappten Laubblätter sind sicher als Anpassung an die auf den Dünen voll wirksame Insolation zu verstehen. Sehr oft wird diese allogame Dünenpflanze mit der autogamen *E. dunensis* verwechselt, z. B. von O. SCHWARTZ, der *E. dunensis* für Rügen und Usedom angibt. Dort findet sich aber nur die var. *neerlandica*, die auffallenderweise niemals in den küstennahen Wäldern anzutreffen und voll an die Extrembedingungen des Dünenlebensraumes angepaßt ist. Auch die in England vorkommende *E. dunensis* ist nie in natürlichen Waldgesellschaften, immer auf Dünen und auch in *Pinus*-Anpflanzungen auf Dünen anzutreffen. Eine sehr interessante Beobachtung muß ich hier aufzeigen: Die Population der Ostküste von *E. dunensis* auf Holy Island weicht von den westlichen Vorkommen durch ein sehr schmales wie bei *E. muelleri*, *E. pontica* und der dänischen spec. nov. vorkommendes Klinandrium ab.

Im folgenden soll eine verfeinerte Differentialdiagnostik (aus Raummangel kann sie nicht zusätzlich tabellarisch vorgestellt werden) Blütenmerkmale, Organveränderungen und deren Funktionalität erfassend, den taxonomischen Überblick über die schwierige Gattung erleichtern.

Der evolutive Zwischenschritt der fakultativen Autogamie (bei vielen Unterarten von *E. helleborine* geht nach einigen Tagen der allogame in den autogamen Zustand über) ist sicher als Anpassung an verminderte oder sogar ausbleibende Bestäuberaktivitäten zu sehen und führt in der weiteren Entwicklung zur obligaten Autogamie, die selbst kleinste Populationen durch hundertprozentige Samenproduktion befähigt, extremste Umweltbedingungen (in unserem Fall ist die Eroberung neuer Biotope z. B. schattiger Wälder, überschwemmter Auwälder durch *E. albensis* z. B. oder windgefehter Dünenlandschaften gemeint) zu überstehen. In letzter Konsequenz führt Autogamie zur Kleistogamie, dies ist eine Form der Selbstbestäubung, die in geschlossenen Blüten, die im knospigen Stadium verbleiben, vollzogen wird.

Wenn wir in der Folge die obligate Autogamie in der Gattung *Epipactis* besprechen, so sollen davon die Fälle von gelegentlicher Autogamie, wie die durch Verwelkungsprozesse hervorgerufene Austrocknung der Rostellldrüse oder durch Regen und Wind ausgelöster Pollenabwurf oder die Pollenverschleppung, die durch aufkletternde Kleininsekten verursacht wird, ausgeklammert bleiben.

Obligate Autogamie ist immer durch Gestalt- und Funktionsveränderungen von Narbe, Anthere, Klinandrium, Rostellum oder Pollinium endogen bedingt. Auch die fakultative Autogamie hat endogene Prädispositionen zur Ursache, die durch äußere Einflüsse verstärkt werden

können. Bei *E. microphylla* z. B. wird durch die oft zu beobachtende schiefstehende Anthere der pulverige Inhalt eines Pollenfaches schon in der Knospe unter Umgehung der Rostelldrüse, die ja in ihrer allogamen Funktion die Pollinien am Kontakt mit der Narbe hindern würde, auf den Narbenrand plaziert. Ungeklärt ist, ob die Rostelldrüse durch ungünstige äußere Einflüsse (Hitzeinwirkung z. B.) ihrer Funktion verlustig geht oder ob schon eine Anlage zur Unterfunktion vorgegeben ist. Vermehrt treten bei den autogamen Arten Anomalien und Atavismen auf. Asymmetrien, die schon vor Jahrzehnten von einigen Autoren beobachtet wurden, können Autogamie bewirken. Der Autogamiestatus wird durch verschiedene Umformungen erreicht, die aber fast nie einzeln, sondern immer syndromatisch auftreten – obgleich eine einzelne Änderung (z. B. Funktionsausfall des Androkliniums) die Selbstbestäubung schon garantieren würde, da die Pollinien in Narbenkontakt treten müßten. Es ist auch nicht immer möglich, Aussagen über die Abfolge und Bedeutung der einzelnen Entwicklungsschritte, die die Autogamie induzieren, zu treffen. Autogamie wird dann erreicht, wenn die Pollinien mit der eigenen Narbe in Kontakt kommen. An dieser Pollinienbewegung sind viele Blütenorgane beteiligt. Sehr wichtig aber ist auch die Beschaffenheit der Pollinien, die bei fast allen autogamen Arten einen pulverig-mehligen Zustand aufweisen. In diesem Zustand werden Teile der Pollinien nicht nur auf die Narbe und das Rostellum, sondern mitunter auch ins Klinandrium und Hypochil geworfen. Hängende Blüten- und Knospenstellungen fördern diesen Vorgang. Der pulverige Zustand kann aber auch erst während der Anthese erreicht werden, wenn die in einer luftzugänglichen Pollenschüssel gelagerten, festgefügtten und körnigen Pollinien, wie sie für den Abtransport durch Insekten geeignet sind, durch Belüftung austrocknen. Zwischen pulverigen und körnig-verkitteten Pollinien gibt es aber viele Übergänge, die eine genaue Zuordnung sehr erschweren. Die wichtigste Rolle bei der Selbstbestäubung spielt wohl die passivierte Rostelldrüse, die als Unterbrecher zwischen Pollinien und Narbe fungiert, im Normalfall die Pollinien festhält und deren Abgleiten auf die Narbe verhindert. Bei Funktionsverfall oder -ausfall der Rostelldrüse gelangen die Pollinien auf den Narbenrand. Für den Pollinientransport durch Insekten aber ist die voll funktionstüchtige Drüse von entscheidender Bedeutung, da nur durch ihre Klebkraft die Pollinien an den Insekten befestigt bleiben. Inwieweit das Rostellum selbst als umgebildeter, deaktivierter dritter Narbenlappen noch Narbenfunktionen ausüben kann, wie dies HAGERUP an Fällen von Knospenautogamie bei *E. helleborine* und *E. purpurata* beschreibt, muß wohl noch weiter geklärt werden, da aus den beigegefügtten Zeichnungen einige Details, z. B. die Beschaffenheit der Pollenschüssel, nicht ersichtlich sind.

HAGERUP hat beobachtet, daß das Rostellum mit langen Papillen versehen ist, die zusammen mit einem großen Tropfen Narbenschleim die Pollinien zurückhalten, die sofort zu keimern beginnen. Auch den Breiten- und Längenverhältnissen des Rostellums und seiner der Narbe zu- oder abgekehrten Winkelstellung und der damit verbundenen Lagerung der Rostelldrüse kommt eine die Autogamie fördernde oder verhindernde Wirkung zu. Die Ausformung des Klinandriums ist nicht nur für die Pollenbeschaffenheit von Bedeutung, sondern auch für deren Lagerung. Wie bereits bei *E. muelleri*, *E. pontica*, *E. dunensis* und der neuen Sippe aus Dänemark erwähnt, kommt es durch die starke Reduktion der Pollenschüssel zu einer Verkürzung des Raumes, der sich zwischen Säulenrücken und Narbenkante erstreckt, wodurch die Anthere die Narbe überragt und die Pollinien unter Umgehung der Rostellbarriere die Narbe erreichen. Ob die Leiste, die die beiden Pollinien-Pakete trennt und die Pollenschüssel in der Mitte durchzieht und bei einigen Arten besonders stark, bei anderen wieder schwach entwickelt sein kann, auch eine weitere Funktion aufweist, muß erst untersucht werden. Die Anthere ist an den Vorgängen der Pollenplazierung auch sehr aktiv beteiligt. Ihre schiefe Stellung, wie dies bei *E. muelleri*, *E. microphylla* und der neuen Sippe öfters beobachtet wurde, ermöglicht es, den Inhalt nur eines Pollenfaches, die Rostelldrüse links oder rechts umgehend, auf den Narbenrand zu bringen, da die Rostelldrüse so beschaffen ist, daß sie nur in Mittelstellung die Pollinien zurückhalten kann. Eine Anthere, deren Spitze leer ist und die dadurch die Pollinien sehr tief lagert,

bringt diese durch eine zurückschnellende Bewegung, verbunden mit dem Hinunterdrücken der Pollinien, in eine günstigere Position zur Narbe. Die Antherenwand z. B. kann durch frühzeitiges Platzen die Pollinien schon im Knospenzustand in der Blüte zur Verteilung bringen. Die Pollinien, die im Normalfall parallel nebeneinander in den Antherenfächern stehen, können divergieren und dadurch die Pollinien links oder rechts an der Rostelldrüse vorbei auf die Narbe bringen. Eine langgestielte Anthere, die die Narbe überragt, bringt die Pollinien in eine günstigere, narbennahe Position. Die mannigfaltigen Aktivitäten des Stigmas können auch den autogamen Zustand fördern. Die wichtigsten Fälle sind: die Narbensekretion setzt sich bis in die polliniennahe Rostellpartie fort und erreicht dort die Pollinien, eine verwulstete und höhlige oder hochgezogene adaxial fliehende Narbe nimmt die Pollinien viel leichter auf als eine glattrandige oder abaxial orientierte Narbe.

Zusammenfassend sollen die wichtigsten Merkmale, die Autogamie fördernde oder hemmende Wirkung haben, den vorhandenen Arten zugeordnet werden, nicht um nahe Verwandtschaftsverhältnisse anzudeuten, wohl aber um übereinstimmende Autogamie-Mechanismen herauszustellen. Wie schon erwähnt, ist die Autogamie immer syndromatisch und wird der Ausfall einer Anlage (durch die vielen Atavismen, Asymmetrien, Pelorien etc. bedingt, die bei allen autogamen *Epipactis*-Arten gehäuft auftreten) durch eine andere Anlage so kompensiert, daß die Selbstbestäubung garantiert wird. Dieses Evolutionsgeschehen scheint gerichtet zu sein, sind doch 60 % der 25 bekannten Taxa als autogam anzusprechen.

Besonders wichtig und Autogamie sichernd ist ein reduziertes Klinandrium, das die Pollinien nicht mehr aufnehmen kann. Flache Klinandrien, die schon die Richtung zum völligen Funktionsverlust der Pollinien-Lagerung andeuten, sind bei *E. albensis*, *E. greuteri*, *E. phyllanthes*, *E. leptochila*, *E. cleistogama* und *E. viridiflava* (deren Anrang bis zur Klärung der taxonomischen Verhältnisse beibehalten wird) vorhanden. Bei *E. confusa*, *E. pontica* und *E. troodii* ist dieses Merkmal mit dem eines verlängerten, mitunter auch verbreiterten Rostellums kombiniert, das in der Klinandriemebene verlängert und manchmal auch steil aufgerichtet die Pollinien in eine narbenüberragende Position bringt, von der aus sie, durch die hängende oder nickende Blütenstellung gefördert, auf die Narbe, die z. B. bei *E. troodii* einen wulstartigen Rand aufweist, der wie eine Auffangvorrichtung funktioniert, gleiten. Bei *E. muelleri*, der neu zu beschreibenden Art aus Dänemark, *E. pontica* und in etwas geringerem Maße bei *E. dunensis* (nur in der einzigen Population der englischen Ostküste auftretend) ist das Klinandrium so verkürzt, daß es völlig funktionslos geworden ist.

Das Rostellum ist in der Fachliteratur des öfteren fehlinterpretiert worden. Es ist bei allen Arten vorhanden und nur bei *E. muelleri* und der neuen Sippe sehr schwächlich entwickelt. Nur im Verein mit einer gut entwickelten Rostelldrüse, die die Pollinien am dorsalen Narbenrand festhält, kann das Rostellum eine Pollinien-Blockade ermöglichen.

Bei Hypertrophie des Rostellums mit oder ohne funktionierender Drüse ist eine Pollinien-Lagerung am Rostellum ein sicherer Weg, die Pollinien auf der eigenen Narbe zu plazieren. Die Beschreibungen in der Literatur beziehen sich sehr oft auf die Rostelldrüse und nicht auf die Gestalt und Funktion des unpaarigen, nicht mehr sekretierenden Narbenlappens. Bei den meisten Arten, auch den allogamen, steht das Rostellum \pm rechtwinkelig von der Narbe ab. Bei *E. confusa* ist es breit dreieckig ausgebildet, eher steiler aufgerichtet und fast vollständig mit den Pollinien bedeckt, die dann auf die Narbe gleiten.

Die Rostelldrüse, die für den Abtransport des Pollinium bei den allogamen Arten das wichtigste Blütenorgan darstellt, ist bei den autogamen Arten mehr oder weniger passiviert und nur bei *E. muelleri* und *E. albensis* in der Regel völlig verkümmert.

Die Narbe kommt grundsätzlich in zwei Formen vor. Bei den allogamen und den fakultativ autogamen Arten und von den autogamen Arten bei *E. muelleri*, *E. spec. nov.*, *E. dunensis*, *E. greuteri* ist sie rechteckig geformt, gehöhlt und gewulstet. Rundlich und kissenförmig ist sie

bei *E. pontica*, *E. persica*, *E. leptochila*, *E. cleistogama*, *E. viridiflava*, *E. albensis* ausgebildet. Bei *E. albensis* ist die Narbe ähnlich wie bei den Cephalantheren konsolenartig aufgesetzt. Bei den anderen Arten steht die Narbe \pm rechtwinkelig zur Säule, wobei manchmal auch eine adaxial fliehende Narbenlage festzustellen ist. Bei *E. youngii* aus dem nördlichen England wird als wichtigstes Unterscheidungsmerkmal zu *E. helleborine* eine Narbe mit zwei lang ausgezogenen Enden, die im Verein mit einem gut entwickelten Rostellum als „tricornuted“ bezeichnet werden, herangezogen.

Die Staminodien, die mit der Narbe \pm verfalzt sind, üben die seitliche Verschlussfunktion für das Klinandrium aus und sind je nach Art verschieden stark entwickelt. Ob es sich bei den drüsenartigen Emergenzen unterhalb der Narbe, wie sie bei *E. confusa* und *E. atrorubens* vorzufinden sind, um das unpaarige Staminodium des inneren Staminalkreises handelt, wie dies so beispielhaft bei *Limodorum trabutianum* Batt. zu sehen ist oder bei *Tangtsinia nanchuanica* S. C. Chen, bei der beide Staminalkreise bei terminaler Narbenstellung noch vorhanden sind, bleibt einer weiteren Untersuchung vorbehalten.

Die geographisch gut abgegrenzten allogamen und die daraus abzuleitenden autogamen Arten können als gutes Beispiel für Parallel-Evolution angesehen werden. Die neue Sippe aus Dänemark ist von *E. helleborine* var. *neerlandica* direkt abzuleiten und zeigt Autogamie-Reaktion auf einen Extrembiotop. Viele physiologische Untersuchungen im Narben-, Rostellum- und Pollinienbereich und Beobachtungen über die Pollinatoren sind noch notwendig, um einen tieferen Einblick in das faszinierende Evolutionsgeschehen dieser interessanten Gattung zu erhalten.

Literatur:

- ARMBRUSTER, L.: Über das Farbensehen der Wespen. Naturwiss. Wochenschr., Jena 1922
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S.: Eine neue Epipactisart aus Griechenland. AHO Mitt. Bl. (Tübingen), **13**, 1981
- BECK v. MANAGETTA, G.: Die Pollennachahmung in den Blüten der Orchideengattung *Eria*. Stzgsber. Kaiserl. Ak. Wiss., naturw. Kl., Wien 1914.
- CHEN, Sing-Chi: A primitive new orchid genus *Tangtsinia* and its meaning in phylogeny. Acta Phytotax. Sin., 1965
- FERLAN, L.: *Limodorum* L. C. Rich. Agr. Lusit. **20**, 1958.
- FRISCH, K.: Die biologische Bedeutung von Blumenfarben und Blütenduft. Natur u. Museum, 1928.
- FRISCH, K.: Über den Farbensinn der Bienen und die Blumenfarben. Münchner med. Wochenschr., 1913.
- FRITSCH, K.: Blütenbiologische Untersuchungen verschiedener Pflanzen der Steiermark. Mitt. naturw. Ver. Steiermark, 1906.
- GODFERY, M. J.: *Epipactis dunensis*. J. Bot. (London), 1926.
- HAGERUP, O.: Bud autogamy in some northern Orchis. Phytomorphologie, 1952.
- HAGERUP, O.: On pollination in the extremely hot air of Timbuctu. Dansk bot. Arkiv, 1932.
- HAGERUP, O.: Pollination in the Faroes – In spite of rain and poverty in inseks. Biol. Meddel, 1951.
- HAGERUP, O.: Rain pollination. Biol. Meddel., 1950.
- HANSEN, A.: *Helleborine* var. *neerlandica* in Dänemark. Bot. Tidsskr., 1962.
- JOHOW, Fr.: Zur Biologie der floralen und extrafloralen Schauapparate. Berlin 1884.
- JOUNG, D. P.: Studies in the british *Epipactis*. Watsonia **1**, 1948.
- JOUNG, D. P.: Studies in the british *Epipactis*. Watsonia **2**, 1952.
- JOUNG, D. P.: Studies in the british *Epipactis*. Watsonia **5**, 1962.
- KERNER, A.: Die Schutzmittel der Blüthen gegen unberufene Gäste. Innsbruck 1879.
- KIRCHNER, O.: Über die sogenannten Pollenblumen und die Ausbeutestoffe der Blüten. Flora (Jena), 1925.
- KIRCHNER, O.: Über Selbstbestäubung bei den Orchideen. Flora (Jena), 1922.
- KNOLL, F.: Über Honigbienen und Blumenfarben. Naturwiss., 1913.
- KNOLL, F.: Der Tierversuch im Dienste der Blütenökologie. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1922.
- KNOLL, F.: Blumen und Insekten als Lebensgemeinschaft. Festvorlesung in Klagenfurt, 1942.
- KNUTH, P.: Handbuch der Blütenbiologie.
- KRÖSCHE, E.: *E. viridiflora* auct. (em. Krösche) f. *acutiflora* Krösche. Feddes Rep., 1928.
- KRÖSCHE, E.: Ergänzungen zu den Beobachtungen an der Gesamtart *E. latifolia*. Feddes Rep., 1930.
- KRÖSCHE, E.: Gynostemien der *E. latifolia* All. (sensu lato). Feddes Rep., 1936.

- KRÖSCHE, E.: Nochmals *E. viridiflora* auct. (em.) f. *acutiflora*, Krösche. Feddes Rep., 1929.
- KRÖSCHE, E.: Sonderlingsformen von *E. latifolia*. Feddes Rep., 1934.
- KUGLER, H.: Blütenökologische Untersuchungen mit Hummeln I–VIII. Berlin, 1930–1936.
- LOVELL, J.: The flower and the bee. New York 1918.
- MARLOTH, R.: Die Schutzmittel der Pflanzen gegen übermäßige Insolation. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1909.
- MARTENS, P.: La pollination de l'*Epipactis*. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg., 1928.
- MARTENS, P.: L'autogamie des l'*Orchis*. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg., 1926.
- MOEBIUS, M.: Beiträge zur Biologie und Anatomie der Blüten. Frankfurt 1913.
- MUELLER, H.: Die Alpenblumen. Leipzig 1881.
- MÜLLER, H.: Die Entwicklung der Blumentätigkeit der Insekten. Kosmos, 1881.
- NOVAKOVA, H. & RYDLO, J.: *Epipactis albensis*. Preslia 50, 1978.
- PIJL, L. & CALAWAY, H.: Orchid flowers. University of Miami, Miami Press, 1969.
- PORSCH, O.: Beiträge zur histologischen Blütenbiologie. O. B. Z., 1906.
- PORSCH, O.: Die descententztheoretische Bedeutung sprunghafter Blütenvariationen und korrelativer Abänderungen für die Orchideenflora Südbrasilien. Berlin 1908.
- PORSCH, O.: Insektenanlockungsmittel der Orchideenblüte. Mitt. Naturw. Ver. Steiermark, 1908.
- RENNER, O.: Zur Morphologie und Ökologie der pflanzlichen Behaarung. Flora (Jena), 1909.
- ROBINSON, I.: Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode. Stzgsber. Akad. Wiss. math.-nat. Kl., Wien 1924.
- SCHMUCKER, Th.: Blütenbiologie. Berlin Göttingen Heidelberg 1955.
- SCHMUCKER, Th.: Blütenbiologische und morphologische Beobachtungen. Berlin 1930.
- SCHREMMER, F.: Versuche zum Nachweis der Rotblindheit von *Vespa rufa*. Berlin 1941.
- SENGHAS, K. & SUNDERMANN, H. (Hrsg.): Probleme der Orchideengattung *Epipactis*. Jahresber. Naturwiss. Vereins Wuppertal 23, 1970.
- SKOTTSBERG, C.: Feuerländische Blüten. Lithographisches Institut d. Generalstabes, Stockholm 1905.
- TAUBENHEIM, G.: *Epipactis pontica* Taubenheim spec. nov. eine neue Stendelwurz aus Kleinasien. Die Orchidee 26, 1975.
- TROLL, W.: Zwei merkwürdige Fälle von Saftmalbildung. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1928.
- UPHOF, J. C. & HUMMEL, K.: Plant hairs. Encyclopeda of Plant Anatomy. Berlin 1962.
- VERMEULEN, P.: The different structure of the rostellum in *Ophrydeae* and *Neottieae*. Acta bot. neerl., 1959.
- WETTSTEIN, R.: Studien über die Gattungen *Cephalanthera*, *Epipactis* und *Limodorum*. Österr. Bot. Z., 1889.

Karl Robatsch, A-9020 Klagenfurt, Viktringer Ring 49

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal](#)

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [36](#)

Autor(en)/Author(s): Robatsch Karl

Artikel/Article: [Beiträge zur Blütenbiologie und ~utogamie der Gattung Epipactis 25-32](#)