

Die fossile Dokumentation der Orchideen

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

Summary: The fossil record of orchids.

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

Einschränkende Faktoren

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

Die Seltenheit fossiler Orchideenreste läßt sich jedoch leicht erklären:

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Der fossile Befund

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

1. Pleistozän

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

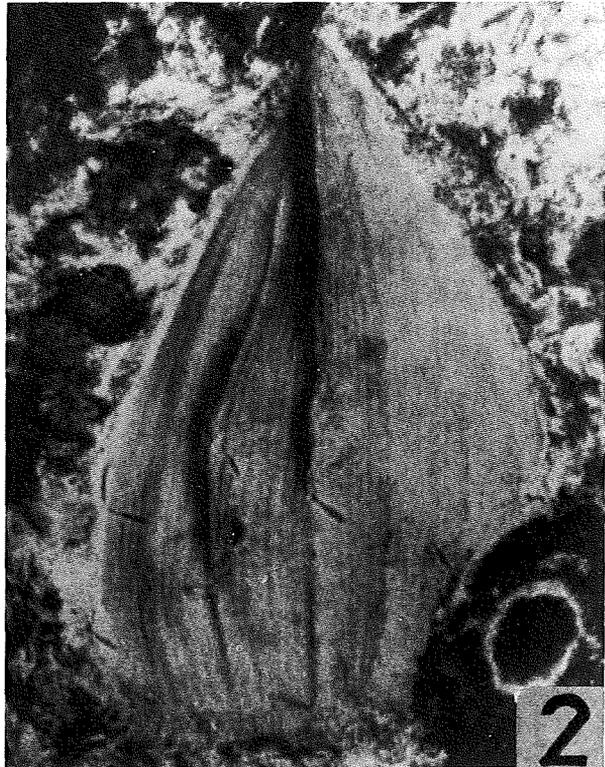


Abb. 2: cf. *Epipactis palustris* Vent aus dem pleistozänen Travertin von Weimar-Ehringsdorf (DDR); Abdruck eines Blattes und Querschnitt durch eine Fruchtkapsel (unten rechts). Vergr. ca. 2 ×.

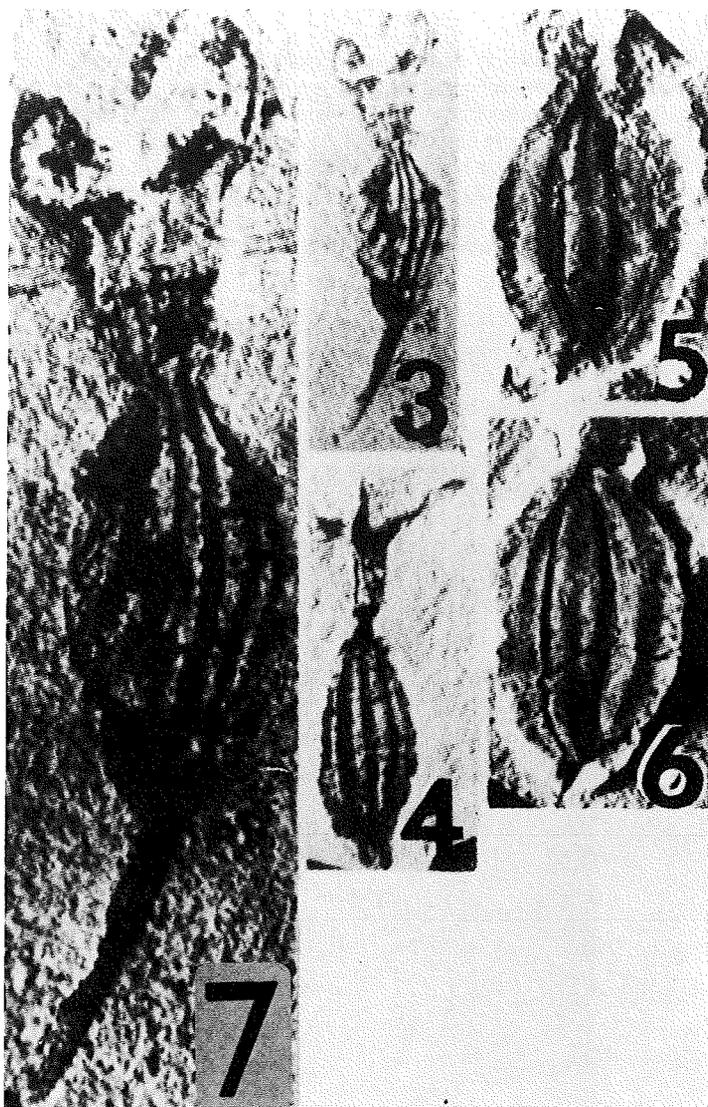


Abb. 3–7: Fruchtkapseln aus dem Ober-Pliozän von Willershausen bei Göttingen, die von STRAUS (1954, 1969) zu den Orchideen gestellt wurden.

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

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

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

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

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

2. Pliozän

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

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

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

3. Miozän

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

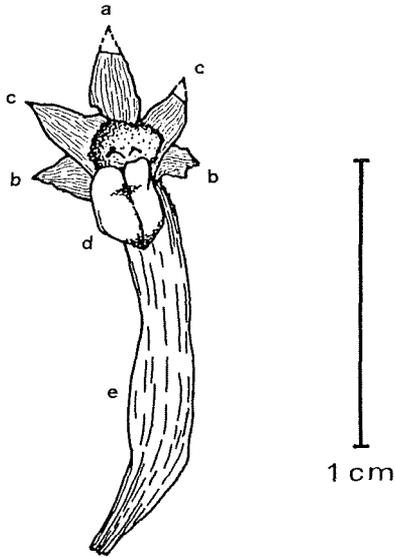


Abb. 9: Rekonstruktive Umzeichnung des fossilen Befundes von *Eoorchis miocaenica* Mehl; Vergr. ca. 3,5 x.



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

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

4. Oligozän

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

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

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

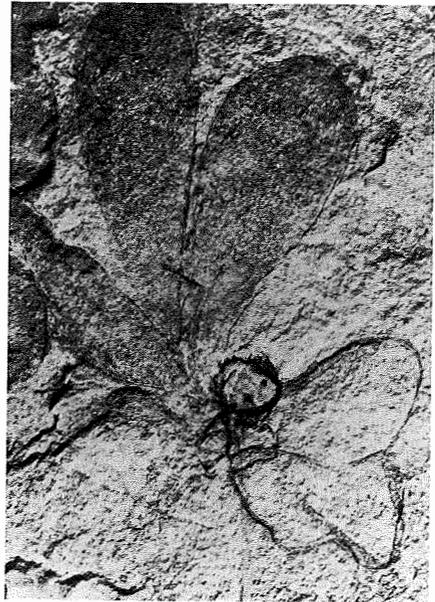
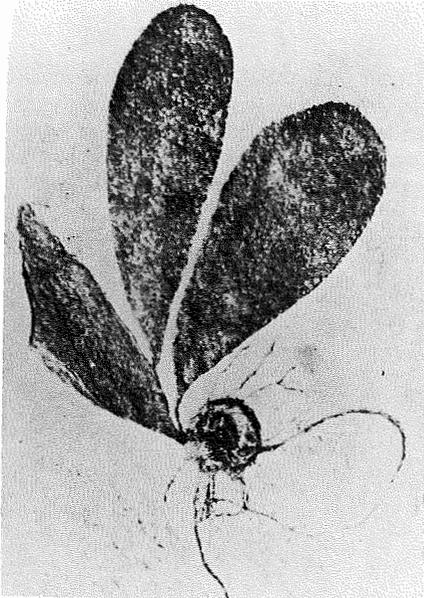
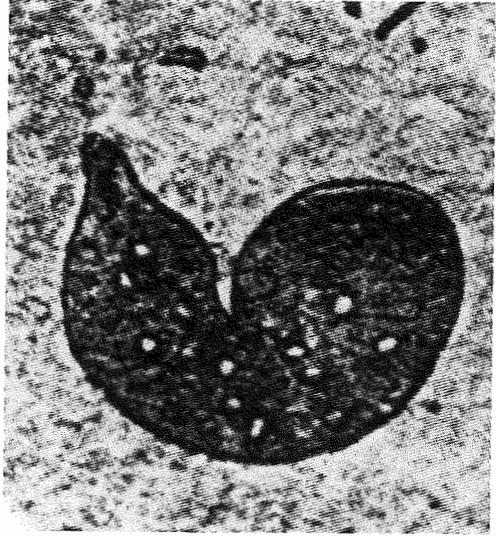


Abb. 11: *Protorchis monorchis* Massalongo aus dem Eozän vom Monte Bolca bei Verona (Italien); Knolle mit Wurzeln und drei Blättern. Links: Rekonstruktion der Original-Abbildung aus MASSALONGO (1959a); rechts: neue Foto-Abbildung desselben Stückes aus SCHMID & SCHMID (1977). Vergr. ca. 1,5 x.

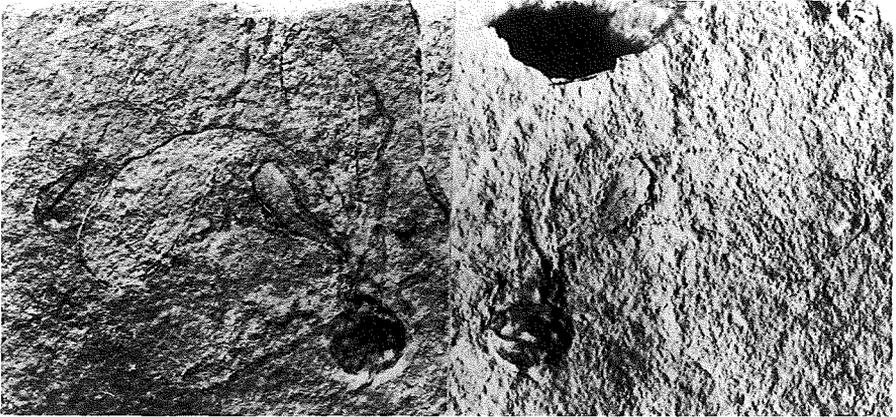


Abb. 12: *Protorchis monorchis* Massalongo aus dem Eozän vom Monte Bolca bei Verona (Italien); Kalkplatte und Gegenplatte mit einer beblätterten Knolle. Nach SCHMID & SCHMID (1977). Vergr. ca. 1,2 x.

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

5. Eozän

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



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

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



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

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

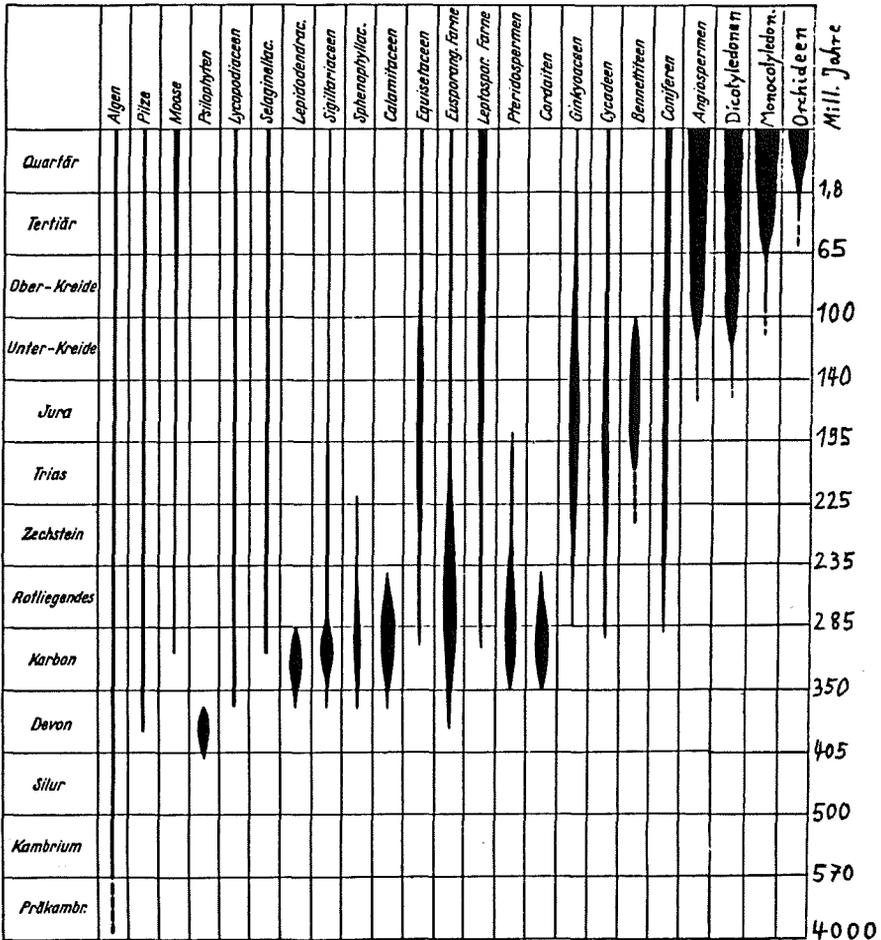


Abb. 15: Erstes Auftreten und Entfaltung der wichtigsten Pflanzengruppen während der Erdgeschichte (nach MÄGDEFRAU 1953 mit Ergänzungen).

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

Zusammenfassung und Ausblick

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Literaturverzeichnis:

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

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

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

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: [39](#)

Autor(en)/Author(s): Mehl Johannes

Artikel/Article: [Die fossile Dokumentation der Orchideen 121-133](#)