
Die Säulchenstruktur der europäischen Orchideen

Jean Claessens und Jacques Kleynen

Mit 12 Abbildungen

Zusammenfassung:

Die Morphologie des Säulchens bildet die Grundlage für die Systematik der europäischen Orchideen. Nach einer Erläuterung der gebrauchten Begriffe werden alle Säulchen der europäischen Gattungen, ihr Aufbau sowie ihre Zugehörigkeit zu Familie, Unterfamilie und Tribus besprochen.

Abstract:

The systematics of the european orchids are mainly based upon the morphology of the gynostemium. After discussing the terms used in this article, the authors treat the gynostemium of all the european genera, their morphology as well as their belonging to family, subfamily and tribe.

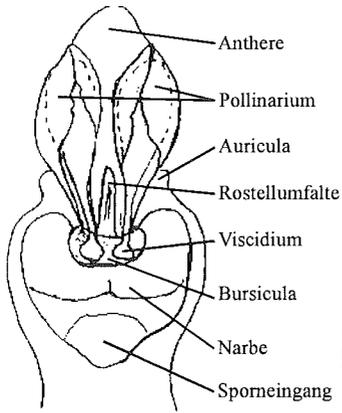
1. Einleitung

Orchideen als Hobby bedeutet für die meisten von uns hinausziehen, auf der Suche nach neuen Fundorten oder noch nicht gesehenen Orchideenarten. Die Systematik steht da schon bedeutend weniger im Mittelpunkt des Interesses. Und dennoch kann die Beschäftigung mit dem Innern der Orchideen, worauf ja in großem Maße die Systematik beruht, sehr faszinierend sein.

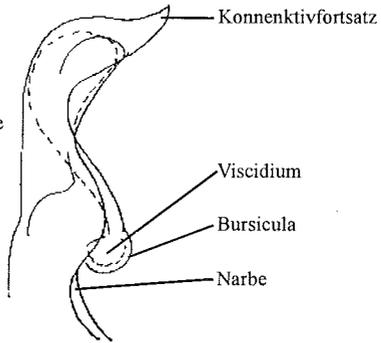
Der Gründer der modernen Klassifikation war LINNAEUS, dessen System auf Verteilung und Zahl der Geschlechtsorgane beruhte. Er kannte aber nur wenige Orchideen (62 Arten in 6 Gattungen) (RAUSCHERT 1983). Als immer mehr neue Gattungen beschrieben wurden, haben verschiedene Autoren versucht, eine systematische Anordnung aller derzeit bekannten Orchideen aufzustellen. Für sie alle war die Beschaffenheit des Säulchens Ausgangspunkt ihrer taxonomischen Einteilung. Deshalb scheint es uns wichtig, zuerst die gebrauchte Begriffe zu verdeutlichen, denn darüber besteht noch viel Verwirrung, wie z.B. deutlich gezeigt wird in RASMUSSEN (1986) oder DÉMARES (1996).

2. Aufbau der Orchideenblüte

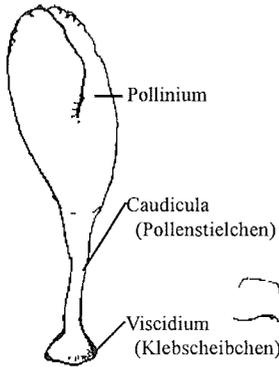
Um den Aufbau einer Orchideenblüte zu verdeutlichen, haben wir als Beispiel eine primitive Gattung (*Epipactis*) und eine weiterentwickelte Gattung (*Orchis*) genommen.



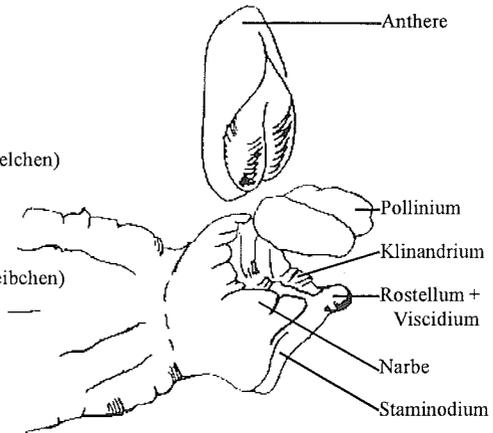
Orchis



Ophrys



Pollinarium



Epipactis

Abb. 1: Aufbau der Orchideenblüte

Von oben nach unten begegnen wir (Abb. 1):

1. **Anthere:** der 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.
2. **Filament:** der Staubfaden, also der Stiel des Staubbeutels. Bei vielen Nicht-Orchideen ist das Filament fadenförmig ausgebildet. Bei den Orchideen aber ist es nur als ganz kurze Verbindung anwesend, vor allem bei den primitiven Orchideen (z.B. *Cephalanthera*, *Epipactis*). Bei den *Orchidoideae* aber fehlt ein Filament. Bei dieser Unterfamilie ist die Anthere auf breiter Basis mit der Säulchenbasis verbunden.
3. **Klinandrium:** Pollenschüssel an der Oberseite des Säulchens, worin bei einigen Orchideen (wie zum Beispiel bei *Epipactis*) die Pollinien fallen.
4. **Narbe:** kann 2- oder 3-teilig sein. Ein Teil der Narbe hat sich umgewandelt zum
5. **Rostellum:** Das Rostellum wiederum ist das Organ, das ein Viscidium oder Klebscheibchen (oder besser gesagt Klebkörper) bildet. Das Rostellum kann sehr unterschiedlich gestaltet sein, zeigt sich aber oft als ein mehr oder weniger gefaltetes Band im Herzen der Orchideenblüte, zwischen Pollinien und Narbe (die Rostellumfalte).
6. **Bursiculae:** Das Rostellum kann neben einem Viscidium auch ein oder zwei Bursiculae bilden. Dies sind kleine Taschen die an ihrem hinteren Ende gelenkig mit der Säulchenbasis verbunden sind. Man nimmt an, daß sie dienen um Viscidium (oder Viscidia, wie bei *Orchis*) vor Austrocknung zu schützen. Wenn ein besuchendes Insekt gegen die Bursicula stößt, klappt dies nach hinten und gibt somit die Viscidien frei.
7. **Viscidium:** Das Viscidium kann sehr einfach drüsenartig gestaltet sein (wie bei *Epipactis*), oder es kann aus einem oder zwei Klebscheibchen bestehen.
8. **Pollinarium:** Bei den weiterentwickelten Orchideen sehen wir oft ein Pollinarium, bestehend aus Pollinium (die eigentliche Pollenmasse), Caudicula oder Pollenstielchen, gebildet in der Anthere, und einem Viscidium, gebildet vom Rostellum.
9. **Stipes:** Dieser letzte Unterschied ist wichtig, um den Begriff Stipes zu verstehen. Ist nämlich bei höherentwickelten Orchideen der Abstand zwischen Viscidium und Caudiculae zu groß geworden, dann entwickelt sich ein bandartiges Gewebestück, das beide verbindet. Die Stipes ist hier nicht abgebildet. Stipes findet man nur bei den höherentwickelten Orchideen. Bei den europäischen Orchideen haben nur *Corrallorhiza* und *Calypto* einen Stipes.
10. **Auriculae** oder Staminodien: wie sich aus ontogenetischen Studien ergeben hat, haben die kleinen Gebilde seitlich der Anthere einen unterschiedlichen Ursprung. Bei den *Neottioideae*, wie bei *Epipactis*, und den fortgeschrittenen *Epidendroideae* sind dies tatsächlich Staminodien. Bei den *Orchidoideae* hingegen sind es Auswüchse der Anthere, die keinen staminodialen Ursprung haben (KURZWEIL 1987 a+b, 1988).

3. Einteilung

Wir gehen bei unserer Einteilung aus vom Schema wie vorgeschlagen von DRESSLER (1993) (Abb. 2). Er unterscheidet 5 Unterfamilien, wovon die *Apostasioideae* außer Betracht bleiben, weil sie keine Vertreter in Europa haben.

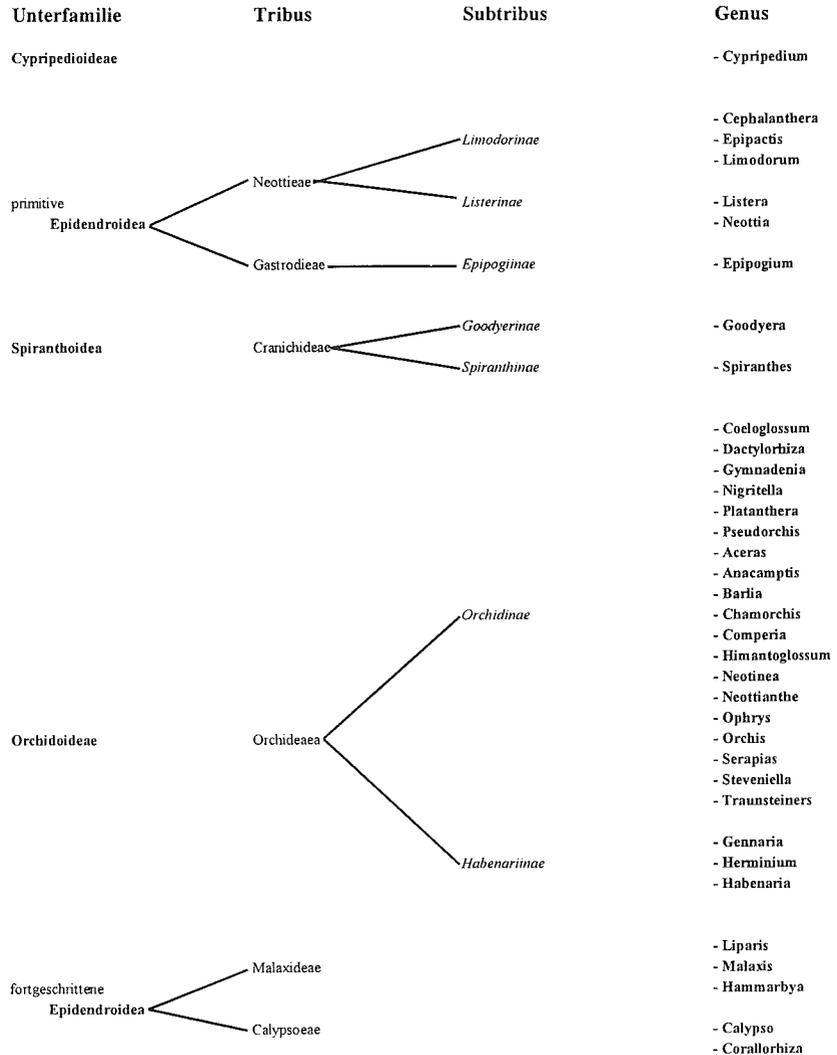


Abb. 2: Einteilung der Orchideen nach DRESSLER

Die Verteilung der Gattungen über die Unterfamilien ist sehr unterschiedlich. Die *Orchidoideae* bilden mit 22 Gattungen die größte Gruppe.

Familie	Unterfamilie
<i>Orchidaceae</i>	<i>Apostasioideae</i> - kein Vertreter in Europa
	<i>Cypripedioideae</i> - 1 Gattung
	<i>Spiranthoideae</i> - 2 Gattungen
	<i>Orchidoideae</i> - 22 Gattungen
	<i>Epidendroideae</i> - 11 Gattungen

3.1. Cypripedioideae

Wie Sie im Abb. 2 sehen können, hat die Unterfamilie der *Cypripedioideae* nur einen Vertreter in Europa, nämlich die Gattung *Cypripedium*. Sie ist zugleich auch die einzige Gattung, die zu den *Diandrae* gerechnet wird, das heißt Orchideen mit zwei fruchtbaren Staubblättern.

Wir kennen alle die Funktion der Lippe von *Cypripedium* als Insektenfalle. Geleitet durch Haare an der Innenseite der Lippe, die alle in Richtung auf das Säulchen stehen und von "Fenstern" in der Seitenwand der Lippe, kriechen die besuchenden Insekten, vor allem Bienen, zum einzig möglichen Ausgang, seitlich des Säulchens. Dabei berührt das Insekt zuerst die etwas konvexe, trockene, von kleinen Papillen besetzte Narbe, die deutlich dreiteilig ist. Die Narbe ist in ihrer Ausstattung hervorragend geeignet um den Pollen zu empfangen. Denn der ist nicht mehlig oder von fester Konsistenz, sondern befindet sich als Flüssigkeit an beiden Enden der Antheren. Das erklärt auch die (bei Orchideen atypische) Trockenheit der Narbenfläche. Durch die räumliche Lage der verschiedenen Organe ist auch die Allogamie gewährleistet: der Bestäuber setzt zuerst die mitgebrachten Pollenkörner ab, und berührt, indem er weiterkriecht, erst dann das Staubblatt und empfängt neue Pollenmasse.

3.2. Die primitive Epidendroideae

Wie Abb. 3 zeigt, sind die *Epidendroideae* in eine primitive und eine fortgeschrittene Gruppe unterteilt.

Die wichtigsten Unterschiede: die primitiven *Epidendroideae* besitzen dünne Wurzeln, in der Knospe aufgerollte Blätter, eine nicht abfallende Anthere mit einem Filament, kein oder ein einfaches Rostellum und mehlig Pollinien.

Die fortgeschrittenen *Epidendroideae* zeigen verdickte Wurzeln oder verdickte untere Stengelabschnitte, in der Knospe gefaltete Blätter, eine abfallende Anthere und feste Pollinien.

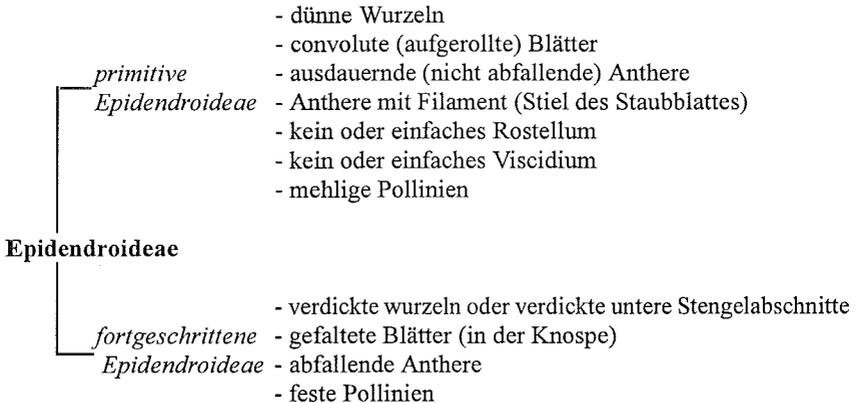


Abb. 3: Unterteilung der *Epidendroideae*

Die Tribus der *Neottieae* wird in 2 Subtriben unterteilt. Zuerst die *Limodorinae*: schon aus der Ähnlichkeit von Wurzeln und Wuchsform geht hervor, daß *Cephalanthera* und *Epipactis* mit *Cypripedium* eng verwandt sind. *Cephalanthera* wird allgemein als die primitivste Gattung betrachtet. Das zeigt sich auch im Bau des Säulchens,

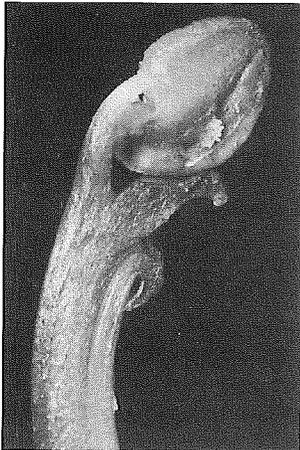


Abb. 4: *Cephalanthera rubra*, Längsschnitt

wie bei *C. rubra* (Abb. 4). Unmittelbar über die Narbe steht die Anthere mit den Pollinien. Es fehlt jede Andeutung von Rostellum oder Viscidium. Und dennoch wird *Cephalanthera* von Insekten bestäubt.

Das geschieht, indem die Insekten beim Nektarsuchen mit dem Rücken gegen den oberen Rand der Narbe stoßen. Wenn sie dann beim Zurückkriechen die Pollinien berühren, werden diese mit Hilfe der Narbenflüssigkeit auf den Rücken geklebt. Der Längsschnitt zeigt deutlich die Lage von Narbe und gestielte Anthere mit den Pollinien. Wie dünn die Trennungslinie zwischen Allogamie und Autogamie sein kann, wird bei *C. longifolia* und *C. damasonium* demonstriert.

Bei *C. longifolia* (und ebenso bei *C. rubra*) wird die Selbstbestäubung verhindert durch ein dünnes Häutchen, das die Oberseite der Narbe bedeckt. Man kann es bei einer älteren Blüte an der Verfärbung ganz gut erkennen. Durch dieses Häutchen können die Pollinien nicht mit dem Narbenschleim in Kontakt kommen. Man sieht daher in der Natur, daß *C. longifolia* und *C. rubra* nur sehr mäßig bestäubt werden, und daß die nicht bestäubten Blüten abortiert werden.

Cephalanthera damasonium aber besitzt dieses Häutchen nicht. Deshalb fallen die Pollinien beim Verlassen der Anthere gleich auf den oberen Rand der Narbenfläche und werden vom Narbenschleim durchtränkt. Dann fangen die Pollenschläuche an sich zu entwickeln.

Die Gattung *Epipactis* ist von der Blütenbiologie her sehr interessant. Viele Arten dieser Gattung besitzen ein deutliches Klinandrium, worin die Pollinien fallen. Ein Teil des mittleren Narbenlappens hat sich hier in ein Rostellum umgewandelt, bei *Epipactis* in Form eines mehr oder weniger schnabelartigen Vorsatzes am oberen Narbenrand. Außerdem ist ein Viscidium von ungefähr kugeligem Gestalt gebildet wie bei *E. helleborine*. Der deutsche Name Rostelldrüse kann hier etwas verwirrend wirken, denn es handelt sich nicht um eine Flüssigkeit ausscheidendes Organ. Das Viscidium ist anfangs von fester Konsistenz, und erst später in der Entwicklung lösen sich die Zellen auf und bilden so den Klebstoff, von einem dünnen Häutchen umgeben. Das Viscidium hat bei *Epipactis* eine Doppelfunktion: es verhindert Selbstbestäubung, indem es zwischen Narbe und Anthere steht und dient gleichzeitig als Haftmittel um die Pollinien an potentielle Bestäuber zu befestigen. Um die Autogamie effektiv verhindern zu können, sind, wenigstens bei den allogamen Epipacten, die Pollinien schon vor der Anthese mit dem Viscidium verbunden (Abb. 5), und haben die Pollinien eine feste Konsistenz: auch beim Älterwerden verlieren sie nicht ihren Zusammenhang.

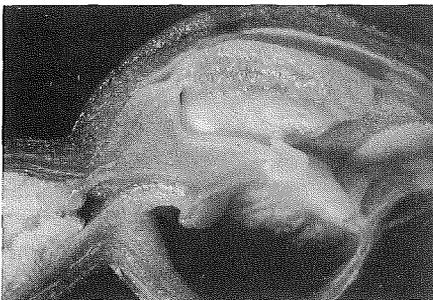


Abb. 5: *Epipactis helleborine*. Der Längsschnitt zeigt die Lage des abnehmbaren Viscidium und die Verbindung mit den Pollinien

Es handelt sich bei *Epipactis* tatsächlich um ein abnehmbares Viscidium: man kann die beiden Pollinien entfernen und nimmt gleichzeitig das Viscidium mit. Kürzlich wurde postuliert, daß die Gattung *Epipactis* ein Stipes vom Hamulus-Typ besitzen würde (ROBATSCH 1996). Ein Hamulus ist ein hakenförmig gebogener Teil des Rostellums, wie wir ihn später bei *Corallorrhiza* sehen werden. Es ist wichtig, auf den vermeintlichen Stipes bei *Epipactis* einzugehen, weil darauf einige neue *Epipactis*-Beschreibungen basiert sind. Allein schon aus phylogenetischer Sicht ist ein Stipes bei *Epipactis* nicht möglich, weil die Stipes ausschließlich bei weiterentwickelten Gattungen zu finden ist. Und es wird allgemein anerkannt, daß *Epipactis* eine der primitivsten Gattungen ist. Bei keinem der Vertreter der Gattung *Epipactis*, oder im weiteren Sinne der *Limodorinae*, sind Pollenstielchen vorhanden, obwohl sie die erste Voraussetzung für ein Stipes sind. Denn ein Stipes ist, wie wir schon sagten, die Verbindung zwischen Viscidium und Pollenstielchen. Diese letzte können rudimentär sein, wie wir bei *Calypso* sehen werden. Aber bei *Epipactis* fehlen jegliche Pollenstielchen. Rostellum und Viscidium von *Epipactis* sind nicht, wie behauptet, homolog mit dem Hamulus von MICROTIS, wie auch aus ontogenetischen Studien von KURZWEIL (1988) eindeutig hervorgeht. Wie sieht aber das Viscidium von *Epipactis* in Wirklichkeit aus? Das Viscidium hat sich um die Rostellspitze gebildet (Abb. 5). An der Oberseite des Viscidiums (also die den Pollinien zugewandte Seite) ist eine zugespitzte Erhöhung zu erkennen. Sie steht zwischen den beiden Pollinien. Genau an dieser Stelle öffnet die Membran der Anthere sich zuerst, so daß hier Pollinien und Viscidium zusammenwachsen. Durch diese Erhöhung kann das Viscidium zwar etwas hakenförmig erscheinen, mit einem Stipes hat dies aber nichts zu tun. Das Foto (Abb. 5) zeigt auch, daß *Epipactis* nicht, wie früher angenommen wurde, eine rein akrotonie Gattung ist. Akrotonie heißt, daß die Pollinien sich mit ihrer Spitze am Viscidium anheften. Das ist hier aber nicht der Fall. *Epipactis* neigt mehr zu Mesotonie, wobei die Pollinien mehr in der Mitte mit dem Viscidium verbunden sind.

Die Gattung *Limodorum* ähnelt in der aufrechten Stellung der Anthere und im langen Säulchen *Cephalanthera*, besitzt aber im Gegensatz zu *Cephalanthera* ein Viscidium. Allerdings ist es bei *L. abortivum* oft nicht funktionell. Man kann Blüten finden wobei die Pollinien mit Hilfe des Viscidiums entfernt worden sind, viel öfter findet man aber Blüten, wo dies nicht der Fall ist. Dann geht *Limodorum* auf Autogamie über, indem die Pollinien aus der Anthere gleiten und links und rechts vom Viscidium auf dem oberen Narbenrand haften. Bei ungünstigem Wetter, das heißt wenn es entweder zu heiß oder zu kalt ist, öffnen die Blüten sich fast oder überhaupt nicht. Das ist die Regel bei *L. trabutianum*, die außerdem allein schon durch die Position der Narbe obligat autogam ist. Bei *L. abortivum* sitzt die Narbe an der Vorderseite des Säulchens, während sie bei *L. trabutianum* fast senkrecht zur Achse des Säulchens steht. Außerdem verhindert ein manchmal recht großes

Staminodium, daß ein Insekt Viscidium oder Pollinien berührt. *L. abortivum* kann aber auch aktiv den autogamen Vorgang zustande bringen. Einerseits biegt die Anthere beim Älterwerden nach vorne, und andererseits quillt die Narbenflüssigkeit auf und fördert damit das Austreiben von Pollenschläuchen.

Die Subtribus der *Listerinae* besteht aus 2 Gattungen, die sich vor allem durch ein sensibles Rostellum unterscheiden. Nehmen wir als Beispiel ein Säulchen von *Listera ovata*. Oberhalb der Anthere befindet sich ein Auswuchs des Filaments, dessen Funktion noch nicht deutlich ist. Das Rostellum ist einzigartig, und wird so nur bei *Listera* und *Neottia* angetroffen. Es ist weißlich, zungenförmig, bildet aber kein Viscidium. Am vorderen Ende des Rostellums befindet sich eine sehr empfindliche Spitze, die bei der geringsten Berührung einen Tropfen Klebstoff freigibt. Das geht blitzschnell, und in einer Handlung werden die freiliegenden Pollinien durch diesen Tropfen mit dem potentiellen Bestäuber verbunden. Das Rostellum, in dem der Druck weggefallen ist, klappt dann nach unten und bedeckt damit die Narbenfläche. So wird effektiv die Selbstbestäubung verhindert. Nach einigen Stunden klappt das Rostellum wieder hoch, die dann empfängnisbereite Narbe freigebend. Eine ähnliche Vorrichtung findet sich auch bei *Neottia nidus-avis*. Bei dieser Art wird schön illustriert, wie von Allogamie auf Autogamie übergegangen wird. Bei der Anthese ist *Neottia* allogam, und das Rostellum funktioniert auf der gleichen Weise wie bei *Listera*. Bei ausbleibendem Insektenbesuch aber verlieren die Pollinien ihren Zusammenhang, und fallen links und rechts vom Rostellum auf die Narbenfläche.

Es gibt bei den primitiven *Epidendroideae* noch eine Tribus, die *Gastrodieae*, mit in Europa nur einem Vertreter, *Epipogium aphyllum*.

Das erste, was bei Betrachtung des Säulchens auffällt, ist daß das Viscidium nicht am oberen Narbenrand sitzt, sondern daß Narbe und Viscidium ein Stück voneinander entfernt sind. Die Anthere ist ein sehr typisches Gebilde, wie es sich nur bei dieser Gattung findet. Sie ist massiv, und nur an der Unterseite sind zwei Vertiefungen wo die Pollinien gebildet werden. Die Pollenstielchen werden an der Außenseite der Anthere gebildet. Das erklärt, wieso sie an der Hinterseite der Pollinien (also in der Nähe des Filaments) befestigt sind und im Klinandrium unter die Pollinien durchgehen bis zum Viscidium. Die Pollenstielchen stehen vor der Anthese hoch, und drehen sich dann im Laufe der Entwicklung um 180 Grad nach unten, bis sie sich auf das Viscidium kräuseln. Wir haben herausgefunden, daß sie dabei noch nicht mit dem Viscidium verbunden sind. Erst wenn ein Insekt das Viscidium berührt, platzt das beschützende Häutchen und werden Pollenstielchen und Insekt mit einander verbunden. Dies zeigt deutlich, daß *Epipogium* zwar schon eine weiterentwickelte Gattung ist, die schon Pollenstielchen besitzt, aber das Viscidium ist noch ganz einfach und nicht mit den Pollenstielchen verbunden, was ein deutlicher Hinweis ist für den doch noch primitiven Ursprung dieser Gattung.

3.3. Die Spiranthoideae

Wir springen jetzt von den primitiven *Epidendroideae* zu den *Spiranthoideae*, weil dies aus phylogenetischer Sicht der nächste Schritt in der Entwicklung ist. Wir kennen in Europa von dieser Unterfamilie nur eine Tribus, unterverteilt in zwei Subtriben mit jeweils einer Art. Ein typisches Merkmal der *Spiranthoideae* ist die aufrechtstehende Anthere, die kürzer ist als das Rostellum. Die Pollinien sind apikal an das Viscidium befestigt, was man Akrotonie nennt. Die *Orchidoideae* hingegen sind mit dem unteren Ende der Pollinien an das Viscidium befestigt; man nennt das Basitonie. Aber zwischen beiden Formen der Befestigung gibt es auch noch Zwischenformen, wie wir sahen bei *Epipactis*.

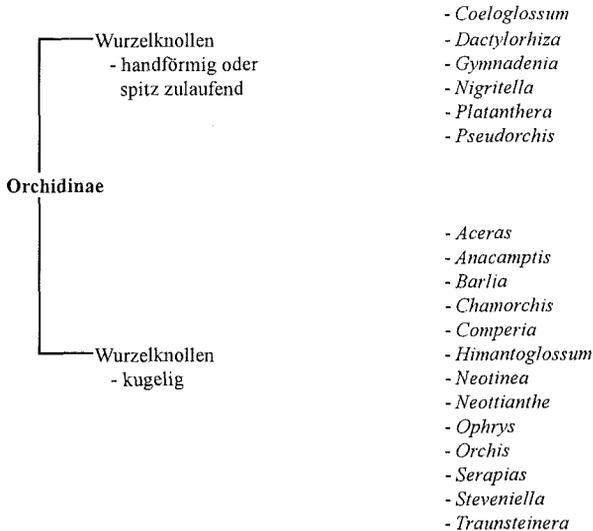
Am Beispiel von *Spiranthes spiralis* wollen wir die gute Abstimmung von Blütenform und Morphologie des Säulchens zeigen. *Spiranthes* hat typische Röhrenblüten, die beim Aufblühen nur wenig geöffnet sind. Es besteht nur ein ganz schmaler Durchgang zwischen Viscidium und Lippe. Wenn also eine Hummel, ein regelmäßiger Besucher dieser Art, die Zunge in der Blüte steckt auf der Suche nach Nektar, stößt sie unwiderruflich gegen das Viscidium und nimmt die Pollinien mit. Wenn beim Insekt schon Pollinien an der Zunge befestigt sind, können diese nicht auf die Narbe abgesetzt werden, weil die Öffnung der Blüte zu klein ist. Auf diese Weise wird Autogamie verhindert. Nach zwei Tagen wird die Öffnung der Röhre größer, und besuchende Insekten können dann die mitgebrachten Pollinien auf die Narbe absetzen. In diesen zwei Tagen ist die Narbe auch reifer, also klebriger geworden. Nach Entfernung des Viscidiums bleiben die seitlichen Enden des Rostellums, als zwei Zähnnchen ausgebildet, übrig. Die besuchenden Insekten nehmen beim Anfliegen von *Spiranthes* immer den gleichen Weg: sie landen unten in der Infloreszenz, wo die Blüten schon weit geöffnet sind, und kriechen dann den Blütenstand spiralförmig hoch zu den gerade geöffneten Blüten. Auf diese Weise versichert das Benehmen der Bestäuber noch einmal extra den allogamen Vorgang.

Die Gattung *Goodyera* gleicht im Aufbau und Funktion des Säulchens *Spiranthes*. Ein deutlicher Unterschied sind die sektile Pollinien, das heißt, die Pollinien sind aus Pollenpaketten aufgebaut, durch elastische Drähte mit einander verbunden. Das Rostellum bildet, ebenso wie bei *Spiranthes*, seitlich des Viscidiums zwei Zähnnchen, die stehenbleiben wenn das Viscidium entfernt ist.

3.4. Die Orchidoideae

Wir kommen jetzt zur größten Unterfamilie, die *Orchidoideae*. Charakteristisch für sie sind die Wurzelknollen, aufrecht stehende Narbe, fest mit dem Säulchen verwachsene Anthere, sektile Pollinien mit basalen Pollenstielchen und meistens ein zweiteiliges Viscidium.

Die Tribus der *Orchideae* wird in 2 Subtriben unterteilt. Kommen wir zuerst zu den *Orchidinae*.



Eine mögliche Einteilung beruht auf der Form der Wurzelknollen, die nach DRESSLER (1993) die gegenseitigen Verwandtschaften am besten zeigt. Betrachten wir zuerst die Arten mit handförmigen oder spitz zulaufenden Wurzelknollen. Bei dieser Gruppe gibt es sowohl Gattungen mit, wie auch ohne Bursiculae.

Gymnadenia ist der Namensgeber der Nacktdrüsig. Sie zeigt deutlich einige Besonderheiten ihrer Unterfamilie: eine aufrechtstehende Anthere, Pollinien mit Pollenstielchen und Viscidium und deutliche Auriculae links und rechts der Anthere. Das Rostellum ist als Falte zwischen beiden Antherenhälften zu erkennen. Es bildet zwei nackte, längliche Viscidien, die sich an der Oberseite des Sporneingangs befinden. *Gymnadenia* ist eine Falterblume; die Pollinarien werden dem Rüssel aufgesetzt und biegen danach nach vorne, sodaß sie in der richtigen Position kommen um die Narbe zu berühren. Die Narbe ist scheinbar zweiteilig, die großen Teile befinden sich links und rechts des Sporneingangs, ein dritter, viel kleinerer Teil liegt hinter der Insertionsstelle der Viscidien.

Die Gattung *Nigritella* zeigt verhältnismäßig große Pollinarien mit nackten Viscidien. Zwischen den beiden Antherenfächern bildet das Rostellum eine schmale Falte. Die Außenenden der verkehrt-nierenförmigen Narbe sind links und rechts der Klebscheibchen zu sehen. Die nicht resupinierte Stellung der Blüten verhindert Autogamie.

Der Blütenbau von *Pseudorchis albida* ähnelt weitgehend dem von *Gymnadenia* weshalb *Pseudorchis* früher zur Gattung *Gymnadenia* gerechnet wurde. *Pseudorchis* hat ein sehr kurzes Säulchen mit dementsprechend kurzen Pollinarien. Die Narbe ist zweiteilig und befindet sich links und rechts des Sporneingangs. Die sehr lose Struktur der Pollinien und die sehr effektive und schnelle Befruchtung deuten auf eine fakultative Autogamie. Diese Art wird aber auch sehr gut von Insekten, vor allem Schmetterlingen, besucht

Auch *Platanthera* ist nacktdrüsig. Die beiden Theken können entweder parallel oder weit auseinander stehen. Das Rostellum ist in der Form eines Bandes zu sehen, oberhalb der Narbe. *Platanthera chlorantha* und *P. bifolia* unterscheiden sich außer dem Stand der Theken auch durch die verschiedene Länge der Pollenstielchen. Die beiden Viscidien sind einander, anders als bei den meisten Vertreter ihrer Gruppe, zugewandt und können dadurch entweder den Augen oder dem Rüssel der Falter aufgesetzt werden. Direkt nachdem die Pollinarien entfernt worden sind, biegen sie nach vorne und gleichzeitig nach außen, sodaß sie in die richtige Position zur dreiteiligen Narbe kommen, die sich oberhalb und seitlich des Sporneingangs befindet.

Die Gattung *Dactylorhiza* ist der einzige Vertreter der Orchideen mit handförmigen Wurzelknollen, die eine Bursicula besitzt. Auch in der Form und Position der Narbe unterscheidet sie sich. Die Narbe befindet sich, zusammen mit dem Sporneingang, in einer Höhlung. Das Rostellum hat, außer zwei Klebscheibchen, auch eine Bursicula, eine Art Tasche, gebildet. Zwischen den Theken befindet sich die Rostellumfalte. In der Seitenansicht ist die vorgerückte Stellung von Rostellum und Bursicula deutlich zu erkennen. Es ist deutlich daß diese Stellung die Entfernung der Pollinarien begünstigt. Das besuchende Insekt stößt mit dem Kopf oder Rücken gegen die Bursicula, die an der Hinterseite gelenkig ist. Die Bursicula klappt nach hinten und gibt somit die beiden Viscidien frei, die dem Insekt angehaftet werden. Die Pollinarien biegen darauf nach vorne, sonst verfehlen sie ja die tiefer liegende Narbe.

Wir kommen jetzt zu den Gattungen mit kugeligen Wurzelknollen. Als erste die monotypische Gattung *Neottianthe*. *Neottianthe* ist zwar nacktdrüsig, hat aber runde Wurzelknollen. Die Anthere ist leicht zugespitzt und bildet zwei parallele Fächer. Das kurz dreieckige Rostellum bildet an seinen umgebogenen Spitzen die nackten, länglich-ovalen Klebscheibchen. Die Pollinien sind olivgrün und laufen aus in kurze, bandförmige Pollenstielchen.

Traunsteinera globosa hat Viscidien, die nur zur Hälfte mit einem dünnen Häutchen bedeckt sind, das man als ein Vorläufer der Bursicula interpretieren könnte.

Coeloglossum zeigt, ähnlich wie *Platanthera*, ein bandförmiges Rostellum oberhalb des Sporneingangs. Durch die Stellung des Rostellums kommen die besuchenden



Abb. 6: *Chamorchis alpina*



Abb. 7: *Barlia robertiana*

Insekten ganz leicht in Berührung mit den Klebscheibchen. Die Viscidien sind hier von einem Häutchen bedeckt, ebenso wie bei der nächsten Gattung, *Chamorchis*. Die Klebscheibchen von *Chamorchis* sind verhältnismäßig groß und von einem Häutchen bedeckt.

Chamorchis hat nur sehr kurze Pollenstielchen (Abb. 6).

Die nachfolgenden Gattungen haben alle eine Bursicula. Bei *Himantoglossum* sind beide Pollinarien mit einem gemeinsamen Klebscheibchen verbunden. Die Bursicula ist groß und zugespitzt.

Auch die nächste Gattung, *Barlia*, hat auch ein gemeinsames Klebscheibchen. *Barlia* ist nahe verwandt mit *Himantoglossum*. Auffallend ist die große, konkave, länglich-dreieckige Narbe (Abb. 7).

Eine weitere Gattung mit nur einem Klebscheibchen ist *Serapias*. Innerhalb der Gattung *Serapias* ist *S. parviflora* das Beispiel für eine obligat autogame Art. Die Pollinien verlieren schon in der Knospe ihren Zusammenhang. Begünstigt durch die Stellung der Narbe, unterhalb der Anthere, fallen die Bruchstücke der Pollinien direkt auf die Narbe.

Bei *Anacamptis* sind beide Klebscheibchen verwachsen und bilden somit ein sattelförmiges Viscidium,

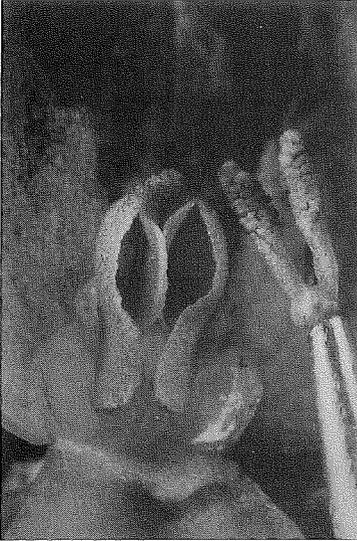


Abb. 8: *Anacamptis pyramidalis*,
Pollinarien entfernt

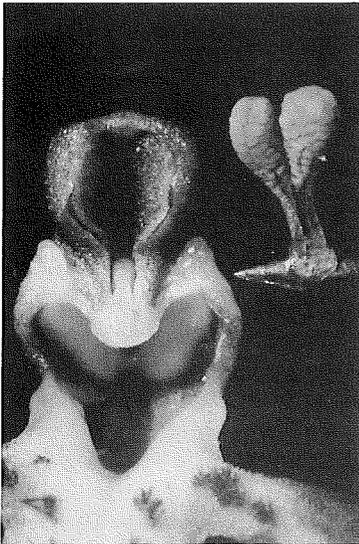


Abb.9: *Orchis tridentata*,
mit Pollinarien

von einer Bursicula umschlossen (Abb.8). Das Viscidium steht unmittelbar über dem Sporneingang und läßt nur einen ganz engen Durchgang offen. Ein besuchender Schmetterling führt, geleitet von den seitlichen Leisten auf der Lippe, seinen Rüssel in den Sporn und drückt dabei die Bursicula nach hinten.

Das Klebscheibchen krümmt sich um den Rüssel. Dadurch stehen die Pollinarien mehr weitwinklig auseinander. Auch hier erfolgt wieder ein nach vorne biegen der Pollinarien, um die Narbe, die sich zum größten Teil links und rechts des Sporneingangs befindet, erreichen zu können. Der kleine mittlere Teil der Narbe befindet sich hinter dem Rostellum.

Aceras zeigt zwei Klebscheibchen die ganz nahe zusammen liegen und meistens auch gemeinsam entfernt werden. Sie sind aber nicht, wie früher angenommen wurde, miteinander verbunden. Die Lippe bildet zwei seitliche Wülste, hat aber keinen Sporn. An ihrer Basis sind aber zwei Vertiefungen, wo sich der Nektar befindet.

Orchis, der Namensgeber der Sub-tribus, gleicht im Bau des Säulchens weitgehend *Dactylorhiza*. Auch hier 2 Pollinien mit 2 Klebscheibchen in einer gemeinsamen Bursicula (Abb. 9). Der Säulchenbau der monotypischen Gattung *Comperia* gleicht weitgehend *Orchis*.

Die Gattung *Ophrys* ist gekennzeichnet durch zwei Bursiculae. Das Rostellum ist ebenfalls wie bei *Orchis* vorgerrückt. Das Häutchen der Bursicula bleibt übrig nach Entfernung des Pollinariums. *Ophrys*

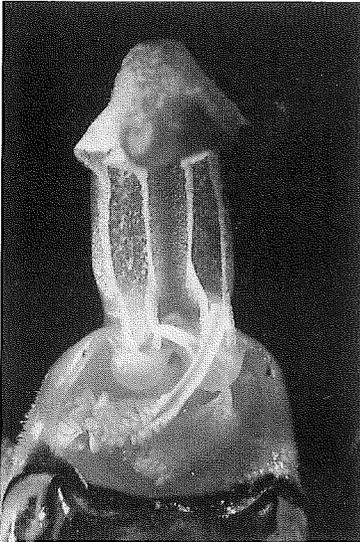


Abb.10: *Ophrys apifera*

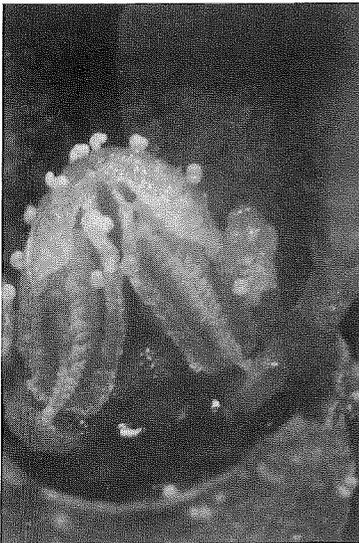


Abb.11: *Gennaria diphylla*

apifera ist eine selbstbestäubende Art. Die Pollenstielchen krümmen sich bis die Pollinien auf der Narbe landen (Abb 10).

Steveniella hat ein kurzes, gedrungenes Säulchen mit fast parallelen Theken. Das Rostellum ist V-förmig und bildet zwei Klebscheibchen und eine große Bursicula. Die Caudiculae sind auffallend breit, bandförmig und ungefähr gleich lang wie das Pollinium. Die Viscidien sind länglich / oval.

Das Säulchen von *Neotinea* ist sehr klein, wieder vom *Orchis*-Typ und schwierig zu fotografieren, weil die Massulae nur sehr locker zusammenhängen. Entfernen der Pollinarien ist schon möglich, aber Autogamie ist die Regel. Die Narbe ist zweiteilig und steht, wie bei *Gymnadenia*, links und rechts des Sporneingangs.

Die *Habenariinae*, in der Auffassung von DRESSLER (1993), haben drei europäische Vertreter. In dieser Subtribus trifft man sowohl Vertreter mit ungestielten oder sehr kurz gestielten Narbenflächen an sowie welche mit zwei deutlich gestielten Narbenflächen.

Gennaria hat ein sehr kurzes Säulchen mit divergierenden Antherenfächern. Das Rostellum ist in seiner Mitte kurz dreieckig und bildet zwei laterale Rostellumarme und nackte Klebscheibchen. Die Pollinien laufen spitz zu und bilden keine Pollenstielchen. Die Narbenfläche ist zweiteilig, konvex. Seitlich der Anthere stehen zwei lange, weiße Staminodien (Abb. 11).

Auch *Herminium* hat sehr kleine Blüten und ein dementsprechend kleines Sälchen, mit ebenfalls an der Basis divergierende Antherenfächer. Die Pollinarien sind verhältnismäßig groß mit kurzen Caudiculae. Auffallend sind die großen Klebscheibchen, deren umgebogener Rand an der Unterseite einen Hohlraum bildet, wo sich der Klebstoff befindet. Am Grund des Klebscheibchens befindet sich ein Häutchen, das den Klebstoff freigibt, ähnlich wie bei *Coeloglossum*. Die Klebscheibchen werden an den Beinen der besuchenden Insekten gehaftet, wonach die Pollenstielchen nach vorne und nach unten schwenken. Die Narbe ist zweiteilig, die beiden Teile liegen unterhalb der Klebscheibchen. Bei ausbleibendem Besuch ist Selbstbestäubung möglich, indem die Pollinarien sich als ganzes auf der Narbenfläche senken.

3.5. Die fortgeschrittenen Epidendroideae

Kommen wir jetzt zu den fortgeschrittenen *Epidendroideae*. Diese Unterfamilie wird in die Triben *Malaxideae* und *Calypsoeae* unterteilt, und unterscheidet sich unter anderen durch verdickte unterirdische oder oberirdische Teile, einmal gefaltete, fleischige, abfallende Blätter, harte Pollinien und eine abfallende Antherenkappe. Wichtig ist auch, daß die Anthere im Laufe der Entwicklung von einer aufrechten zu einer vorübergebogenen Position übergeht.

Das Sälchen von *Liparis* zeigt die typische, aufliegende Anthere mit in jedem Pollenfach zwei Pollinien. Das Rostellum ist klein, bogenförmig und bildet zwei Viscidien die sich jeweils vor einem Pollinienpaar befinden. Somit können die Pollinienpaare getrennt entfernt werden. Die Narbenfläche befindet sich unmittelbar unterhalb des Rostellums und ist konkav, tief zurückliegend mit vorstehenden Seiten. Obwohl eine Fremdbestäubung möglich ist, scheint Selbstbestäubung doch die Regel zu sein, worauf auch der sehr gute Fruchtansatz weist. Dies wird ermöglicht, indem die Pollinien aus ihren Fächern schieben und nach unten fallen. Da sie aber den Viscidien schon angehaftet sind, werden sie durch diese fehlerlos zur Narbenfläche geleitet. Hier funktionieren die Viscidien als Autogamie-Beförderer. Ein ähnlicher Vorgang werden wir auch bei *Corallorrhiza* sehen.

Weil das Blütenstielchen von *Hammarbya* sich um 360 Grad dreht, sehen wir das Sälchen von seiner Oberseite. Die vier wachsartigen Pollinien liegen in einem Klinandrium, teilweise von der Anthere bedeckt. Zwischen den spitzen Enden der Klinandriumseiten sitzt das eiförmige Rostellum, das die Enden der Pollinien mit einem Tropfen nicht hart werdender Klebstoff zusammen klebt. Die Narbe sitzt tiefer, zwischen den unteren Seiten des Klinandriums. Das Sälchen von *Malaxis* stimmt weitgehend überein mit dem von *Hammarbya*. Auch hier vier dünne, wachsartige Pollinien, eine schrumpfende Anthere und ein gleichgestaltetes und gleich funktio-

nierendes Rostellum. Deshalb werden *Hammarbya* und *Malaxis* von den amerikanischen Autoren, sowie von einigen europäischen, wie z.B. RASMUSSEN (1985) und SCHLECHTER (1992), zu einer Gattung *Malaxis* zusammengefaßt.

Die *Calypsoeae* unterscheiden sich vor allem durch den Besitz einer Stipes. Die Stipes kann ein bandförmiges Gewebestück sein, das an der Oberseite des Rostellums gebildet wird, wir reden hier von Tegula. Sie kann auch auftreten in der Form eines hakenförmigen Gebildes, der Hamulus.

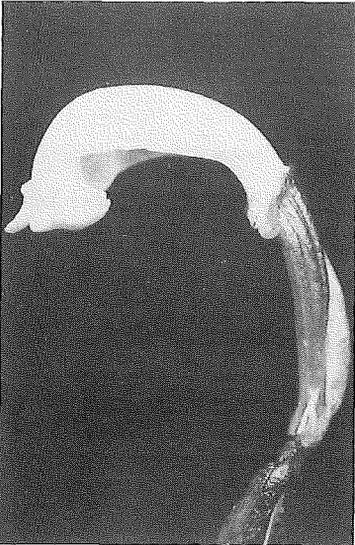


Abb.12: *Calypso bulbosa*

Das Säulchen von *Calypso* zeigt zwei laterale Leisten, die nach oben zu breiter werden und in drei abgerundete Spitzen enden. Das Säulchen ist halbrund, vorübergebogen (Abb. 12). *Calypso* hat 4 Pollinien die paarweise zusammen sitzen. Das Viscidium ist an die Stipes befestigt, die bei dieser Art breit bandförmig ist, also eine Tegula. Hierauf werden die Pollinien aus der Anthere deponiert. Sie bilden keine sichtbare Caudiculae, sind aber mit elastischen Drähten mit der Tegula verbunden, die man als rudimentäre Caudiculae betrachten kann. Beim Kontakt mit dem Viscidium werden Tegula und Pollinien gleichzeitig entfernt. Das Viscidium hinterläßt eine herzförmige Einkerbung; die Tegula hinterläßt keine sichtbare Spur, weil sie ja nur aus den oberen Schichten des Rostellums besteht.

Um Aufbau und Funktionieren von *Corallorrhiza* zu verstehen, muß man die Blüten früh in der Entwicklung, noch vor der Anthese, untersuchen. Vor dem Öffnen der Anthere findet sich am oberen Narbenrand ein hakenförmiges Gebilde, der Hamulus. Die Anthere besteht aus zwei übereinander liegenden Fächern, worin sich jeweils zwei Pollinien befinden. Sie haben Pollenstielchen in der Form ganz dünner, elastischer Drähte.

Wenn die Anthere, noch vor der Anthese, sich an ihrer Vorderseite öffnet, wachsen Caudiculae und Hamulus zusammen. In dieser Phase können die Pollinien noch mittels des Viscidiums, das sich an der Basis des Hamulus befindet, entfernt werden. Bald aber ist dies nicht mehr möglich, das Viscidium verliert seine Klebkraft. Beim

Schrumpfen der Anthere liegen die Pollinien dann frei im Klinandrium, und fallen ganz einfach nach unten. Sie werden dabei zur Narbe geleitet durch die Caudiculae, die die richtige Länge und die gewünschte Elastizität haben, um die Pollinien genau auf die Narbe zu plazieren. Hier ist das Viscidium also, ebenso wie bei *Calypso*, eine die Autogamie ermöglichende und befördernde Einrichtung. Normalerweise findet man bei frisch geöffneten Blüten schon zwei oder alle vier mit der Narbe verklebten Pollinien. Sie werden dann von Narbenschleim durchtränkt. Der Hamulus wird dabei auch durchtränkt und scheint teilweise aufzulösen und ist nur noch als rundliches Gebilde zu erkennen. *Corallorrhiza* ist also zwar für eine sehr kurze Zeit zur Allogamie fähig, ist aber normalerweise fast ausschließlich autogam, was auch der sehr gute Fruchtansatz beweist.

Danksagung

Wir danken Harry van BRUGGEN recht herzlich für seine kritische Durchsicht des Manuskriptes. Michel DÉMARES sei gedankt für seine positive Anregungen. Unser großer Dank gilt auch Dr. F.N. RASMUSSEN und Dr. R. DRESSLER für Literaturbeschaffung sowie eine konstruktive Diskussion.

Literatur

- BURNS-BALOGH, P. & FUNK, V.A. (1986): A phylogenetic analysis of the Orchidaceae. Smithsonian Contributions to Botany 61: 1-79.
- BUTTLER, K.P. (1986): Orchideen. - Mosaik Verlag München.
- CAMUS, E.G. (1929): Iconographie des Orchidées d'Europe et du Bassin Méditerranéen Tome 1 + 2. - Paul Lechevalier Paris.
- CINGEL, van der, N.A. (1995): An Atlas of Orchid Pollination - European Orchids. A.A. Balkema Rotterdam/Brookfield.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J. (1991): Het geslacht *Epipactis* in de Benelux: bloembioologische beschrijvingen en soorttypische kenmerken - Eurorchis 3: 5 - 38.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J. (1995): Het zuiltje der Europese orchideeën nader bekeken. - Eurorchis 7: 35-45
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J. (1995): Die Systematik der europäischen Orchideeën, illustriert an Hand von Makro-Fotos - Jour. Eur. Orch. 27 (1): 93 - 124.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J. (1996): La systématique des Orchidées européennes au travers de la morphologie du gynostème - Cah. Soc. Fr. Orch. n° 3, 173 - 181.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J. (1996): Bestuivingsbiologie van de wespenorchis. - Nat. Hist. Maandbl. 85, 2-6.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J. (1996): Allogamie et autogamie du genre *Epipactis* en France Cah. Soc. Fr. Orch. n° 3, 183 - 185.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J. (1998): Column structure and pollination of *Corallorrhiza trifida* Châtelain (Orchidaceae). - Jour. Eur. Orch. 30 (im Druck).
- DARWIN, C. (1888): The various contrivances by which orchids are fertilised by insects. - London, second edition.
- DELFORGE, P. (1994): Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient. - Delachaux et Nestlé, Paris.
- DÉMARES, M. (1996): Le duo Rostellum - Viscidium - Cah. Soc. Fr. Orch. n° 3, 161 - 172

- DÉMARES, M. (1997): Atlas des Orchidées Sauvages de Haute-Normandie. Ed. Soc. Fr. Orch. Elbeuf.
- DRESSLER, R.L. (1961): The structure of the orchid flower. Missouri Botanical Garden Bulletin **49**: 60 - 69.
- DRESSLER, R.L. (1989): Rostellum and viscidium: divergent definitions. Linleyana **4**: 48 - 49.
- DRESSLER, R.L. (1987): Die Orchideen. - Ulmer Verlag Stuttgart.
- DRESSLER, R.L. (1993): Phylogeny and classification of the orchid family. - Dioscorides Press, Portland, Oregon.
- FREUDENSTEIN, J.V. (1992): Systematics of *Corallorrhiza* and the Corallorrhizinae (Orchidaceae). Ph.D. dissertation, Cornell University. Ithaca, NY.
- FREUDENSTEIN, J.V. (1994): Gynostemium structure and relationships of the Corallorrhizinae (Orchidaceae: Epidendroideae). Plant Systematics and Evolution **193**: 1-19.
- FREUDENSTEIN, J.V. (1994): Character transformation and relationships in *Corallorrhiza* (Orchidaceae: Epidendroideae). II. Morphological variation and phylogenetic analysis. American Journal of Botany **81**(11): 1458-1467.
- FÜLLER, F. (1970): *Aceras, Anacamptis, Serapias*. Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- FÜLLER, F. (1972): Alpine und Nordischalpine Orchideen. - Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- FÜLLER, F. (1976): *Malaxis, Hammarbya, Liparis*. - Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- FÜLLER, F. (1977): *Limodorum, Epipogium, Neottia, Corallorrhiza*. - Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- FÜLLER, F. (1978): *Platanthera, Gymnadenia, Leucorchis, Neottianthe*. - Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- FÜLLER, F. (1981): Frauenschuh und Riemenzunge. - Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- FÜLLER, F. (1982): *Ophrys*. - Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- FÜLLER, F. (1983): *Orchis* und *Dactylorhiza*. - Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- FÜLLER, F. (1984): *Goodyera* und *Spiranthes*. - Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- FÜLLER, F. (1986): *Epipactis* und *Cephalanthera*. - Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- GAREUS, R. (1991): Untersuchungen der Pollen von fränkischen Orchideen. Mitt. Bl. Arb. Kr. Heim. Orch. Baden Württ. **23**(3), 369- 448.
- GODFERY, M.J. (1933). Monograph and Iconograph of Native British Orchidaceae. - University Press Cambridge.
- HESS, D. (1990): Die Blüte. - Eugen Ulmer Verlag Stuttgart.
- KURZWEIL, H. (1987a): Developmental studies in orchid flowers I. Epidendroid and vandoid species. - Nord.J. Bot. **7** (4): 427 - 442.
- KURZWEIL, H. (1987b): Developmental studies in orchid flowers II. Orchidoid species. - Nord.J. Bot. **7** (4): 443 - 451.
- KURZWEIL, H. (1988): Developmental studies in orchid flowers III. Neottiid species. - Nord.J. Bot. **8** (3): 271 - 281.
- KURZWEIL, H. (1992): Developmental studies in orchid flowers IV. Cypripedioid species. - Nord.J. Bot. **13** (4): 423 - 430.
- NILSSON, L. A. (1983): Processes of isolation and introgressive interplay between *Platanthera bifolia* (L.) Rich. and *P.chlorantha* (Custer) Reichb. (Orchidaceae), Botanical Journal of Linnean Society, 325-350.
- PIJL, van der, L. & DODSON, C.H. (1966): Orchid flowers - Their Pollination and Evolution. Coral Gables, University of Miami Press.
- PROCTOR, M. & YEO, P. (1973): The pollination of flowers. - Collins London.
- QUENTIN, P. (1995): Synopsis des Orchidées Européennes, Edition n°2 revue et corrigée. Cah. Soc. Fr. Orch **2**: 1-141.
- RASMUSSEN, F.N. (1982): The gynostemium of the neottiid orchids. Opera Botanica **65**: 1-96.
- RASMUSSEN, F.N. (1985): Orchids. In: Dahlgren, R., Clifford, H & Yeo, P. (eds), The families of the monocotyledons. Berlin, Heidelberg, New York, Tokio, 249-274.
- RASMUSSEN, F.N. (1986): On the various contrivances by which pollinia are attached to viscidia. - Lindleyana **1** (1): 21-31.

- RAUSCHERT, S. (1983): Zur Nomenklatur der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. - Feddes Rep. **94**: 289 - 301.
- REINHARD, H., P. GÖLZ et al (1991): Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete. - Fotorotar A. G., Egg.
- REINHARDT, J. (1988): *Epipogium aphyllum* SW. - Bemerkungen zu einer seltenen Orchideenart in der DDR. Mitt. der Arb. Kr. Heim. Orchid. DDR **17**, 7-13.
- ROBATSCH, K. (1996): Einführung in die Hamulus-Definition. Journ. Eur. Orch. **28** (4): 761-764.
- SCHLECHTER, R. (1992): Die Orchideen, A, (Herausgeber F.G. BRIEGER, R. MAATSCH, K. SENGHAS). - Verlag Paul Parey Berlin und Hamburg.
- SUMMERHAYES, V. (1951): Wild orchids of Britain. Collins, London.
- SZLACHETKO, D. L. (1995): Systema Orchidaliūm. - Polish Academy of Sciences Kraków.
- VERMEULEN, P. (1955): The rostellum of the Ophrydaceae. - Amer. Orch. Soc. Bull. April 1
- VERMEULEN, P. (1958): Orchidaceae In: Flora Neerlandica **1** Fasc. 5.
- VERMEULEN, P. (1965): The place of *Epipogium* in the system of Orchidales. - Acta Bot. Neerl. **15**.
- VERMEULEN, P. (1966): The system of the Orchidales. - Proceed. of the 5th World Orch. Conf., Long Beach, Cal., U.S.A.
- VERMEULEN, P. (1966): The system of the Orchidales. - Acta Bota. Neerl. **15**.
- VERMEULEN, P. (1968): De systematiek van de orchideeën. - Orchideeën **30** (1): 1-12
- VERMEULEN, P. (1976): Die Säulchenstruktur von *Gymnadenia*, *Platanthera*, *Habenaria* und verwandten Genera. - Jahresber. Nat. Wiss. Ver. Wuppertal **29**: 144-152.
- WAGENITZ, G. (1996): Wörterbuch der Botanik. - Gustav Fischer Verlag Jena.
- ZIEGENSPECK, H. (1936). Orchidaceae. In: Kirchner - Loew - Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Band **1**, Abteilung 4. - Verlag Ulmer Stuttgart.

Jean Claessens, Moorveldsberg 33, NL - 6243 AW Geulle

Jacques Kleynen, Pr. Constantijnlaan 6, NL - 6241 GH Bunde

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1998

Band/Volume: [51](#)

Autor(en)/Author(s): Claessens Jean, Kleynen Jacques

Artikel/Article: [Die Säulchenstruktur der europäischen Orchideen 23-42](#)