

Die Gattung *Epipactis* und ihre systematische Stellung innerhalb der Unterfamilie *Neottioideae*, im Lichte entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen.

Karl Robatsch

Mit Zeichnungen von L. FREIDINGER und C. A. MRKVICKA

Zusammenfassung:

Die systematische Stellung der Gattung *Epipactis* in der Subtribus *Cephalantherinae* wie auch die Stellung dieser Subtribus innerhalb der Unterfamilie *Neottioideae* wird an Beispielen entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen diskutiert. Nach den neuesten molekularen Daten, die aus DNA-Sequenzanalysen gewonnen wurden, ist ein Stammbaum erstellt worden, in dem die *Neottioideae* in die "epidendroids" eingereiht wurden. Das steht im Widerspruch zu dem in unserer Arbeit praktizierten Klassifikationssystem, das in "Die Orchideen" R. SCHLECHTER in der Bearbeitung von F. BRIEGER und K. SENGHAS verwendet wird.

Die Ableitung einer Orchideenblüte aus dem Liliiflorae-Erbe ermöglicht eine Differentialdiagnose zwischen den *Orchidaceae* und den *Apostasiaceae*. Die *Apostasiaceae*, die viele Autoren als Unterfamilie *Apostasioideae* zu den *Orchidaceae* stellen, werden durch vergleichende Blütenanalysen von dieser Familie abgetrennt. Der Entwicklungstendenz des Gynoeceums der Orchideen, durch die es zum Aufbau eines Rostellums mit seinen Organen kommt, steht die Reduktionstendenz des Gynoeceums der *Apostasiaceae*, durch die es zu einer Verminderung des ursprünglich trimeren Stigmas kommt, gegenüber.

Die Autogamie der Gattung *Epipactis* (Sektion *Epipactis*) wird durch Beobachtungen an Bildungsabweichungen, die manchmal sogar artbildend sein können ("hopeful monsters"), als gerichtet erkannt. Neotenie oder Abbreviationen des Ontogenieablaufes führen zu Reduktionen von Organen und deren Funktionen.

Die Vertreter der Sektion *Megapactis* sind ursprünglicher als die Vertreter der Sektion *Epipactis*. Durch Vergleichsstudien an den Hypochilien der Gattungen *Cephalanthera*, *Limodorum*, *Aphyllorchis* und *Megapactis*, die Hypochilien als offene Nektarien entwickeln, mit dem Hypochil von *Epipactis* mit einem geschlossen Nektarium ist dieses als abgeleitet erkannt worden.

Merkmalsübereinstimmungen bei den Unterfamilien *Neottioideae* und *Epidendroideae* wurden an vielen Beispielen aufgezeigt. Auf die Probleme, Unterscheidungskriterien zur Abgrenzung dieser Unterfamilien herauszufinden, ist hingewiesen worden.

Der Evolutionserfolg der *Orchidaceae* kommt unter anderem durch den Umbau von fünf Stamina zu fünf Staminodien zustande. Diese sind als Bauelemente für viele blütenbiologisch wichtige Einrichtungen, vor allem für die Gestaltung des Orchideenlabellums, von Bedeutung.

Die Buchenwälder, die seit 90 Mio. Jahren existieren, kommen als Heimat der ursprünglichen terrestrischen Orchideen in Betracht, deren Nachkommen (die *Neottioideae* und *Cypripedioideae*) auch heute noch diese Wälder als Lebensräume nutzen.

Summary:

The systematic position of the genus *Epipactis* within the subtribe *Cephalantherinae* sensu BRIEGER and the position of this subtribe within the subfamily *Neottioideae* is vividly discussed in a lot of samples of phylogenetic investigations. DNA-sequences reduce this subfamily to the tribe *Neottieae* of the "epidendroids". The molecular dates are contradictory to the classification-system, which have been investigated in the specific case "Die Orchideen" R. SCHLECHTER by F. G. BRIEGER and K. SENCHIAS.

The orchid flower derived from a *Liliiflorae* ancestor, which makes a differential diagnosis between the *Orchidaceae* and the *Apostasiaceae* possible (some authors prefer the term *Apostasioideae*). There is no relationship between these families. The evolution-tendency of the gynoeceum (development of the rostellum and his organs) is in contrast to the evolution-tendency of the stigma of *Apostasiaceae* (reduction of the trimer stigma).

The autogamy of the genus *Epipactis* is studied in atavistic features, sometimes it comes to a speziation, arised from monstrosities ("hopeful monsters"). Neoteny or abbreviations of the ontogeny are leading to reductions of organs and their functions.

The represents of the section *Megapactis* are more primitiv than the *Epipactis*. Comperative studies within hypochils of the genera *Cephalanthera*, *Limodorum*, *Aphyllorchis* and *Megapactis* show an open nectary, whereas the hypochil of *Epipactis* shows a closed one.

The features of the subfamily *Neottioideae* and *Epidendroideae* correspond in most samples. The differential character and its limitation to the two subfamilies is still a problem that requires further investigation. The evolutionary success of the *Orchidaceae* arises from the development of five stamina into five staminodes, which are essential for flower biological institutions, like the trapflower of *Pterostylis* and the typical slippery-trap flower of the *Cypripedioideae*. The labellum is built by the forma stamina A1+A2 and eventually B3.

Klassifikation

Bevor wir uns dem eigentlichen Thema *Epipactis* zuwenden, vor allem aber der systematischen Stellung dieser Gattung innerhalb der Unterfamilie *Neottioideae*, müssen wir uns auch mit dieser Unterfamilie selbst, die einige Autoren z. B. R. DRESSLER als Tribus *Neottieae* in die Unterfamilie *Orchidoideae* eingliedern wollen, befassen.

DRESSLER führt als Argument für diese Eingliederung die Hybride *Epipactis palustris* x *Gymnadenia conopsea* an, die als Herbarbeleg in Kew aufliegen soll. Die Bearbeiter in Kew haben aber aus Unsicherheitsgründen von einer Publikation dieser Hybride Abstand genommen. Andere Autoren haben Triben und Subtriben der *Neottioideae* sensu BRIEGER zu der von DRESSLER begründeten Unterfamilie *Spiranθοideae* gestellt. Diese Klassifikationen sind durch molekulare Daten gestützt, die aus DNA-Sequenzanalysen gewonnen wurden. Die Vertreter der kladistischen Methode haben die Unterfamilie *Spiranθοideae* anerkannt und waren auch mit der Umgruppierung der *Neottioideae* auf das Tribusniveau einverstanden. Nach den letzten Untersuchungen ist ein neuer molekularer Stammbaum (Abb. 1) erstellt

(1997 LINDLEYANA 12,1:1-11, "Phylogenetic relationships of Orchidoideae and Spiranthoideae as inferred from rbcLplastid sequences" von P.J. KORES, K. M. CAMERON, M. MOLVRAJ and M. W. CHASE) und die Herkunft der *Spiranthoideae* als polyphyletisch erkannt worden, wodurch neue systematische Gliederungen zustande kamen.

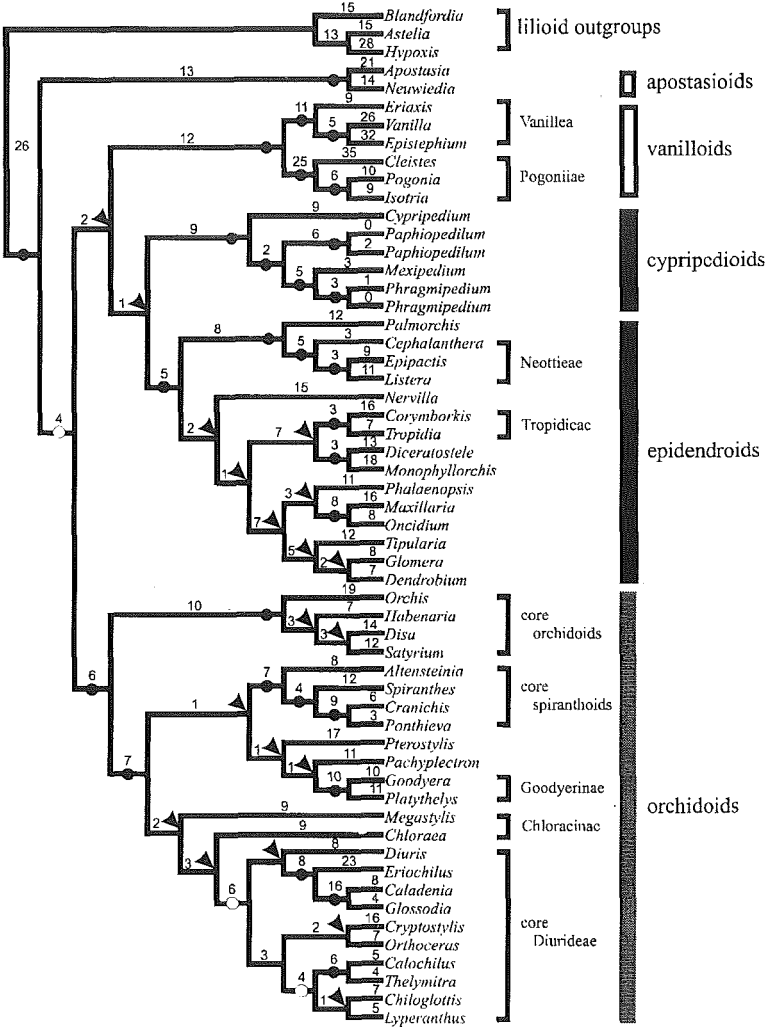


Abb. 1: Molekularer Stammbaum

Der Klassifizierung F. G. BRIEGERs, der wir in dieser Arbeit folgen, ist die Praxisorientierung nicht abzusprechen, da sie auf morphologischen und blütenbiologisch-funktionalen Merkmalen basiert. Merkmalssonderfälle werden kritisch untersucht und systematisch bewertet. Die Klassifizierung BRIEGERs trennt die *Orchidoideae* als Unterfamilie von der Tribus *Spirantheae*, die DRESSLER in den Unterfamilienrang erhoben hat. Auf die gewichtigen Unterschiede dieser beiden Unterfamilien kommen wir noch zurück. Ein ähnliches Schicksal wie die *Spiranthoideae* wird wohl auch die von D. L. SZLACHETKO begründete Unterfamilie *Thelymitroideae* erfahren, in der der Autor versucht, die "Gondwana-Gattungen" aus der Tribus *Diurideae* und der Subtribus *Chloraeinae* im Subfamilienrang zusammenzulegen. Wie schon BRIEGER erwähnt, läßt das heutige patagonisch-südandine und australisch-neukaledonische Verbreitungsbild darauf schließen, daß Wanderungen über die antarktischen Brücken von einem antarktischen Entstehungszentrum aus erfolgt sind.

Das Klassifikationssystem, das in R. SCHLECHTER "Die Orchideen" von F. G. BRIEGER und K. SENGHAS vertreten wird und in den Bestimmungsbüchern von K. SUNDERMANN, H. BAUMANN, S. KÜNKELE, K. BUTLER und P. DELFORGE, um nur die wichtigsten Autoren zu nennen, seinen praxisbezogenen Niederschlag findet, wird von vielen modernen Bearbeitern angezweifelt. Einzig L. GARAY (Harvard) und F. RASMUSSEN (Kopenhagen) verwenden auch das für uns verbindliche Klassifikationssystem. F. RASMUSSEN, der nicht mit Kritik an den Resultaten der Kladistik und der Molekularbiologie spart, hat das schon seit Generationen anstehende Problem, die "niedereren *Epidendroideae*" von den *Neottioideae* abzugrenzen, dadurch gelöst, daß er mit dem Begriff "neottiid-Orchids" eine Synthese zwischen den beiden Unterfamilien herbeigeführt hat und darüber hinaus die erst in den letzten Jahrzehnten entdeckten und noch nicht eingehend bearbeiteten, vorläufig im Gattungsniveau untergeordneten Taxa wie *Tangtsinia*, *Archineottia*, *Diplandrorchis*, *Thaia* ect. in die "neottiid-Orchids" aufnahm.

Die Auswertung der molekularen Daten hat in der oben angeführten Arbeit LINDLEYANA 1997 12: 1-11 zu folgender Gruppierung geführt (Abb. 1): apostasioids, vanilloids, cypripedioids, epidendroids, orchidoids. In dieser Gruppierung fällt auf, daß die *Neottieae*, die den Kern der *Neottioideae* ausmachen, in die niederen *Epidendroideae* aufgenommen wurden. Die Unterfamilie *Spiranthoideae* wird als "core spiranthoids" den orchidoids zugeordnet. Wenn wir mit dieser Gruppierung in die Praxis gehen, finden wir als Beispiel die Gattung *Ophrys* mit der Gattung *Spiranthes* zusammen unter den orchidoids. In der Unterfamilie *Orchidoideae* sensu BRIEGER sind durch die neuesten molekularen Daten in der Publikation (LINDLEYANA 1997, 12: 89-109 Phylogenetics of subtribe *Orchidinae* (*Orchidoideae*) based on nuclear ITS sequences. Intergeneric Relationships And Polyphyly Of *Orchis* Sensu Lato: von A. M. PRIDGEON, R. M. BATEMAN, A. V. COX, J. R. HAPPEMAN and M. W. CHASE), überraschende Ergebnisse erzielt

worden, die auch nomenklatorische Folgen nach sich ziehen werden. Die *Orchis morio*-Gruppe kommt zu *Anacamptis*, die *Orchis ustulata*-Gruppe zu *Neotinea*, die *Orchis militaris*-Gruppe ist mit *Aceras* verwandt, *Dactylorchiza* kommt zu *Coeloglossum*, wobei *Dactylorchiza* als nomen conservandum verbleibt und *Nigritella* kommt zu *Gymnadenia*. Untersuchungen von A. M. PRIDGEON und M. C. CHASE im (American Journal of Botany 1995, 82: 1478-1495) haben den Homologiebeweis - DRESSLER hat dies schon immer vermutet - für die Wurzelknollen von *Orchis*, *Disa* und den *Diurideae* (BRIEGER führt die *Diurideae* unter den *Neottioideae*, DRESSER teilt sie den *Orchideae* zu) erbracht. Die Aussagen sind folgende: Der evolutionäre TREND führt von einfachen Wurzeln zu side by side replacement tubers. In der Publikation 1997 "Phylogenetic relationship" wird erwähnt, daß bei den orchidois "the presence of subterranean storage organs is the plesiomorphic state". Das heißt, daß die Wurzelknollen der ursprüngliche Zustand sind. Die Autoren betonen aber eindringlich, daß vegetative Charaktere die Monophylie der *Diurideae*, der *Orchidoideae* und der *Spirantheoideae* nicht bestätigen. In diesem Zusammenhang ist zu bemerken, daß in der Gattung *Codonorchis* (Abb. 2.2) ein für die *Orchidaceae* besonderes unterirdisches Organ, eine Zwiebel entwickelt wird, wie dies PRILLIEUX 1865 als erster beobachtet hat und MANSFELD (1930), KUTSCHERA und SOBOTIK 1996 sowie SPETA 1996 bestätigt haben. BRIEGER begründet für *Codonorchis*, vor allem wegen der Zwiebel, die Subtribus *Codonorchidinae*. Das Vorkommen einer Zwiebel ist für die Suche nach den Vorfahren der *Orchidaceae* von großer Bedeutung. Dadurch wird das weite Feld der *Liliiflorae*, die man als Vorläufer vermutet, eingegrenzt. *Codonorchis*, die in den Blütenmerkmalen mit den *Chloraeinae* weitgehend übereinstimmt, zeigt neben der Zwiebel und der wirteligen Blattstellung noch einige weitere primitive Merkmale, die in der Folge noch erörtert werden.

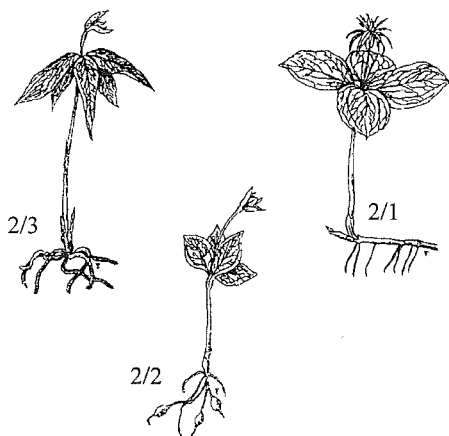


Abb. 2/1-3: *Paris quadrifolia*, *Codonorchis lessonii*, *Isotria medeoloides*

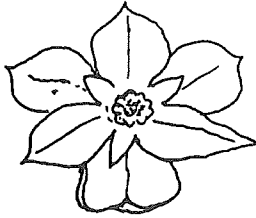


Abb. 3: Calyculus der *Neobenthamia gracilis*

Noch unverständlicher wird der molekulare Stammbaum, nach dem die vanilloids, zu denen neben *Vanilla* auch die *Pogoniinae* gehören, zwischen den apostasioids (Abb. 1) und den cypripedoids eingereiht werden. In einem weiteren Kapitel in dieser Studie wird auf die Beziehung zwischen den *Apostasiaceae*, den *Orchidaceae* und den *Cypripedioideae* eingegangen werden. Die *Vanillinae* wurden schon einmal (im vorigen Jahrhundert) von LINDLEY in den Familienrang *Vanillaceae* erhoben. Besonders auffallend sind bei *Vanilla* folgende primitive Merkmale: Netznervigkeit, axile Placentation, einfächeriges Ovarium, Endospermibildung, fleischige Früchte, biforamate Pollenkörner, Wurzelkletterer und bei *Epistephium*, *Clematapistephium* und *Lecanorchis* ein Außenkelch (Calyculus). Nur noch bei *Neobenthamia* (Abb. 3; *Polystachyinae*), aus der Unterfamilie *Vandoideae* ist ein Calyculus vorhanden, der von drei zusätzlichen Fruchtblättern gebildet wird, die sich nach den Untersuchungen von Y. VEYRET bei allen Orchideen in winzigen Rudimenten als kleinzelliges Gewebe nachweisen lassen. In der neueren Literatur wird diesen rückgebildeten Fruchtblättern keine Beachtung geschenkt. Der Außenkelch ist bei den anderen Monokotylen unbekannt. Die Deutung, daß er aus den drei rudimentierten Fruchtblättern besteht, stammt von P. VERMEULEN. Der ursprüngliche Blattcharakter der Karpelle ist manchmal in schöner Verlaubung (Homologiebeweis der Blattorgane der Blüten- und der Laubblätter) bei *Prunus*-Arten zu sehen.

Liliiflorae

Zu den wichtigsten Resultaten der molekularbiologischen Untersuchungen zählt die Trennung der Überordnung *Liliiflorae* in die Ordnungen *Liliales* und *Asparagales*. Die *Asparagales* werden durch den Nachweis des rbcL-Gens, das auch die Orchideen aufweisen, als Orchideenvorläufer erkannt, womit die von vielen Botanikern seit Jahrhunderten gestellte Frage nach der Entstehung der Orchideen zwar nicht endgültig beantwortet ist, aber immerhin das weite und unübersichtliche Feld der *Liliiflorae* eingegrenzt wurde. Wie wahr ist heute noch GOETHEs Ausspruch: "Die Orchideen erscheinen mir wie monströse Lilien". Wie monströs sie wirklich sind, wird sich in der Folge bei der Untersuchung autogamer Arten zeigen.

Heimische *Asparagales*, aus denen die Orchideenvorläufer kommen, sollen hier in einer beispielgebenden Übersicht vorgestellt werden: *Convallaria*, *Maianthemum*, *Polygonatum*, *Asparagus* und *Paris* (Abb. 2,1). Letztere wird von manchen Autoren den *Trilliaceae* aus der Ordnung *Dioscoriales*, von anderen Autoren den *Asparagales* zugeordnet. Auf *Paris* kommen wir wegen einiger seltenen Merkmale noch zurück. Weitere *Asparagales* und *Liliales* werden nun vorgestellt. Diese zeigen die Umwandlung einer Liliifloraebüte (Abb. 4,1) in eine Orchideenblüte. Es werden Merkmale aufgezeigt, die wir bei den Orchideen wiederfinden werden. Einige Orchideenmerkmale sind nur zu erklären, wenn man die Entstehungsgeschichte der Orchideenblüte als Ableitung von einer Liliifloraebüte betrachtet, wie z. B. das terminale Stigma bei *Tangtsinia* (Abb. 4,2), die triviscidiale Ausstattung der *Epipactis*-Blüte oder der Calyculus der vanilloiden Orchideen. Einblicke in dieses stammesgeschichtliche Geschehen geben uns Bildungsabweichungen, die immer einen Rückblick bedeuten, vor allem, wenn diese Atavismen in einer Art oder Gattung durchgehend und nicht nur in Einzelpflanzen auftreten. Dies bedeutet aber auch, daß monströse Merkmale artbildend sein können. Mögen uns manche Atavismen, die vielleicht durch Inzuchtdepressionen hervorgerufen wurden, pathologisch erscheinen. Einmal in ferner Vergangenheit war der heutige atavistische Zustand eine wichtige lebenserhaltende Entwicklungsstufe in der Historie dieses Lebewesens und manchmal sind diese Bildungsabweichungen die einzige Spur, die uns gegenwärtige Merkmale erklären kann.

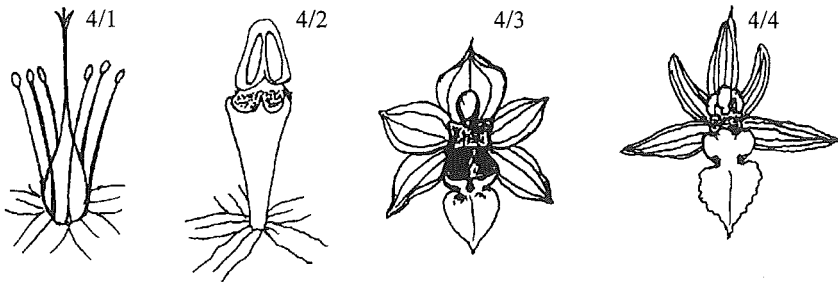


Abb. 4/1-4: Säulchen: *Lilium*, *Tangtsinia*, *Epipactis hell.* und *E. palustr.*

Bei *Convallaria* sehen wir schon, daß Staubbeutel filamente an die Blütenblätter angewachsen sind. Ähnliche Verhältnisse erkennen wir auch bei *Veltheimia*. Dies führt zu Veränderungen im Perianth (einige Tepalen werden gefördert). *Gloriosa rothschildiana* und *Eremurus* (beide gehören zur Ordnung *Liliales*) zeigen uns bereits Nutationen des Griffels und der Narben in Richtung Blütenfront. Bei anderen Liliiflorae kommt es zu einer noch deutlicheren Einsenkung des Griffels unter das Narbenniveau und bei manchen auch zum Ablast einiger Stamina. Bei den *Iridaceae*,

die zu den *Liliales* zählen, sind beispielsweise nur mehr drei Stamina vorhanden. Diese Reduktion von Blütenorganen (Oligomerisation) schafft in der Blüte neue Entwicklungsräume und in der Folge, vor allem bei den *Orchidaceae*, neue Organe mit neuen Funktionen. Man sieht hier, daß die eigentliche Orchideenblüte "von langer Hand" vorbereitet wurde. Es sind auch Veränderungen im Perigon festzustellen, wie z. B. bei *Paris quadrifolia* (Abb. 2,1), deren vierzähliger innerer und verkleinerter Blütenkreis mit gelbgrünen, schmalen Blütenblättern zum Laubblattgrün des äußeren Blütenkreises kontrastiert. Petaloidie des inneren Blütenblattkreises kann man bei vielen *Liliifloren*-Gattungen beobachten. Netznervigkeit der Laub- und Blütenblätter wie bei *Paris* stellen die *Trilliaceae* an den Beginn der Monokotylen-Evolution. Netzblättrigkeit ist auch bei vielen *Neottioideae* wie z. B. bei *Goodyera* zu erkennen. Die wirtelige Blattstellung von *Paris* finden wir bei den Orchideen nur bei *Isotria* (Abb. 2,3) und *Codonorchis* (Abb. 2,2), die noch andere primitive Merkmale aufweisen. Durch Analysen mit der Chloroplasten-DNA wurde festgestellt, daß die *Asparagales* mit den Orchideen am nächsten verwandt sind und die Orchideen mit den *Asteliaceae*, *Blandfordiaceae*, *Hypoxidaceae* und den *Lanariaceae* sowie noch einigen wenigen Gattungen eine „clade sister“ zu den restlichen *Asparagales* bilden.

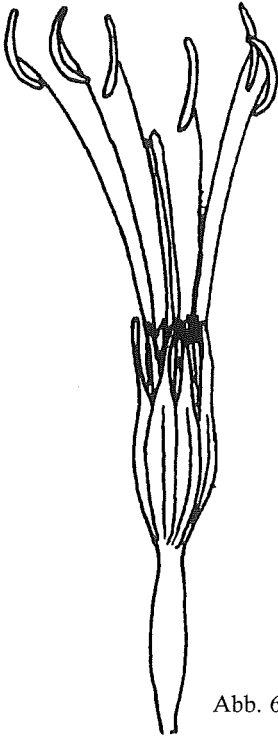


Abb. 6: *Agave* sp.

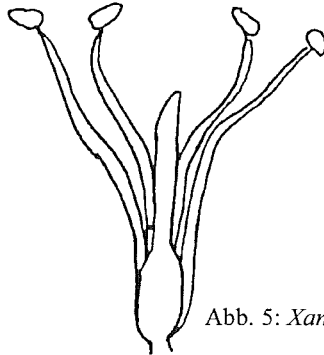


Abb. 5: *Xanthorroea preissii*

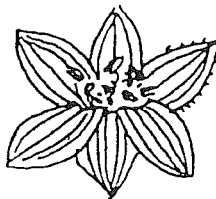


Abb. 7: *Hypoxis decumbens*

Bei meinen Untersuchungen der Asparagales habe ich - die Zeichnungen sprechen für sich - folgendes festgestellt: Bei *Xanthorrhoea preissii* (Abb. 5) einen gekürzten Griffel mit einer Narbe, die unter dem Antherenniveau eingesenkt ist, bei einer *Agavaceae* spec. (Abb. 6) und bei *Hypoxis decumbens* (Abb. 7; *Hypoxidaceae*) dasselbe. Bei den *Tecophilaeaceae* *Conanthera bifolia* (Abb. 8) sind nur mehr vier Stamina ausgebildet. Zwei sind in Staminodien umgebildet, und bei *Cyanella capensis* (Abb. 9) findet man fünf Stamina ohne Funktion, ein fertiles Stamen und außerdem einen abgewinkelten Stylus mit einer zentrifugalen Narbe.

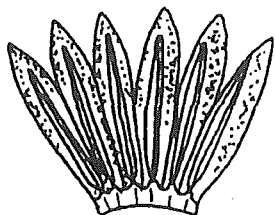


Abb. 8: *Conanthera bifolia*

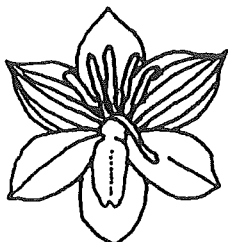


Abb. 9: *Cyanella capensis*



Abb. 10: *Solaria attenuata*



Abb. 11: *Scadoxus nutans*

Bei *Solaria attenuata* (Abb. 10; *Alliaceae*) kommt es zu einer Griffel- und Narbenbiegung. Dieselbe Situation findet man bei der *Amaryllidaceae* *Scadoxus nutans* (Abb. 11). Bei der *Burmaniaceae* (die *Burmaniaceae* werden von einigen Autoren zu den *Orchidaceae* gezählt) *Gymnosyphon longistylus* (Abb. 12) sind die Stamina nur mehr in der Dreizahl vorhanden, diese sind an das Perianth angewachsen und der innere Blütenkreis ist petaloid ausgebildet. Bei der *Spiranthinae* *Pteroglossa* (die Gattungsbestimmung ist nicht gesichert) aus Brasilien (Dorf Tirol) sind die Petalen zur Hälfte antheroid ausgebildet. Außerdem ist immer ein zusätzliches fast voll entwickeltes Stamen in dem staminalen Platz zu sehen. Diese Bildungsabweichungen scheinen ein *Liliiflorae*-Stadium (Verwachsung der Stamina mit den Petalen) der Stammesgeschichte der *Orchidaceae* zu wiederholen. Die *Burmaniaceae* zeichnen sich wie die

Orchideen durch Kleinsamigkeit (Microspermie) aus. Bei der monotypischen Gattung *Geosiris aphylla* (Abb. 13,1; *Geosiridaceae*), einem Saprophyten aus Madagaskar, sieht man eine besonders auffallende Narbenentwicklung. Bei *Eichhornia crassipes* (Abb. 13; *Pontederiaceae*) kommt es zur Förderung des mittleren inneren Tepalum. Die Veränderungen, die die Orchideenblüte bestimmen, die aber bei den *Liliiflorae* schon vorweggenommen sind, sowie die speziellen "Orchideenerfindungen" in den drei Unterfamilien *Neottioideae*, *Epidendroideae* und *Vandoideae* werden in der Folge aufgelistet. Die angeführten Merkmale werden mit jenen der *Apostasiaceae*, *Cypripediodeae* und *Orchidoideae* verglichen.

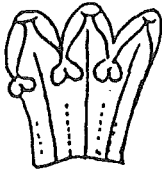


Abb. 12: *Gymnosiphon longistylus*

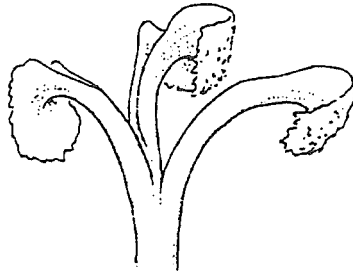


Abb. 13/1: *Geosiris aphylla*



Abb. 13: *Eichhornia crassipes*

Das Androeceum

Äußerer Staubblattkreis: paarige Staubblätter A1+A2, unpaariges Staubblatt A3
 Innerer Staubblattkreis: paarige Staubblätter B1+B2, unpaariges Staubblatt B3

Es kommt bei den Unterfamilien *Neottioideae*, *Epidendroideae*, *Vandoideae* und *Orchidoideae* zum Umbau von fünf Stamina. Neben dem einzigen fertilen Stamen A3 sind die Stamina B1+B2 als Staminodien ausgebildet. Die Staubblätter A1+A2 sind nach DARWIN im unpaarigen Petalum eingebaut und bewirken die besonders angereicherte Plastizität dieses Organs, des Labellums. E. NELSON sieht die Labellumgenese wie DARWIN, mit der Ausnahme, daß seiner Ansicht nach auch B3 am Labellumaufbau beteiligt ist und das unpaarige Petalum ablastiert wurde. Im Appendix von *Ophrys*-Arten ist es NELSON gelungen, staminale Gebilde nachzuweisen (Abb. 14). Bei den *Zingiberaceae* (als Beispiel ist *Hypselodelphys poggeana* genannt; Abb. 15) besteht das Labellum auch aus zwei eingewachsenen Staminodien, die dem äußeren Staubblattkreise entstammen, und einem Blütenblatt.

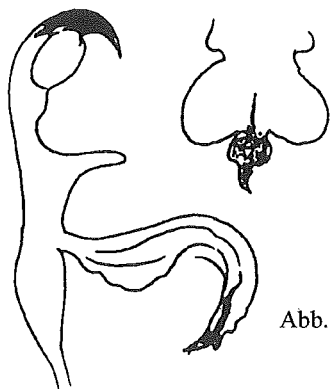


Abb. 14: *Ophrys*. sp.



Abb. 15: *Hypselodelphys poggeana*

Ausnahmen von dieser Monandrie sind die *Cypripedioideae* (Abb. 16,1-4), die neben den beiden fertilen Stamina B1+B2 ein sehr gefördertes und blütenbiologisch wirksames Staminodium A3 zeigen. Das typische Kesselfallen-Labellum aber wird wiederum vom unpaarigen Petalum und den Stamina A1+A2 und eventuell B3 gebildet. Eine weitere Ausnahme ist *Diplandrorchis sinica* (Abb. 17) mit den beiden fertilen Stamina A3+B3 (in diesem einmaligen Falle sind die unpaarigen Staubblätter des äußeren und des inneren Staubblattkreises fertil) ohne Staminodienbildung.

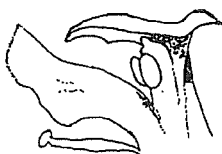
Abb. 16: *Cypripedioideae*:

16/1: *Phragmipedium longifolium*

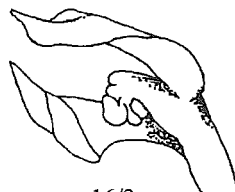
16/2: *Paphiopedilum insigne*

16/3: *Selenipedium chica*

16/4: *Selenipedium isabelianum*



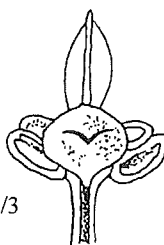
16/1



16/2



16/3



16/4

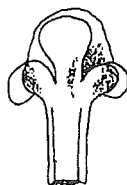


Abb. 17: *Diplandrorchis sinica*

Bei *Tangtsinia nanchuanica* (Abb. 4,2) findet man das fertile Stamen A3 und fünf Staminodien B1+B2+B3+A1+A2, bei *Thaia saprophytica* (Abb. 18), *Limodorum brulloi* (Abb. 19,1), *L. trabutianum* (Abb. 19,2) und den vier *Stigmatodactylus*-Arten (Abb. 20) wird unter der Narbe ein kräftiges Staminodium, das das unpaarige Stamen des inneren Staubblattkreises B3 darstellt, entwickelt. Dieses Staminodium ist bei *Limodorum* an der Spitze gegabelt und könnte auch als Verwachsungsprodukt der äußeren Stamina A1+A2 gedeutet werden. *Sinorchis simplex* (Abb. 21) zeigt ein bis zwei lineare Staminodien B1+B2 und bildet bereits ein Rostellum und ein Klinandrium aus.

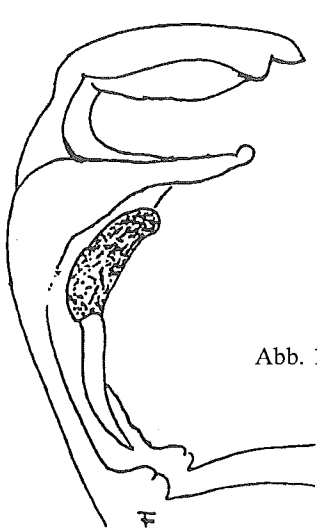


Abb. 18: *Thaia saprophytica*



Abb. 19/1: *Limodorum trabutianum*



Abb. 19/2: *Limodorum brulloi*



Abb. 20: *Pantlingia*
(*Stigmatodactylus paradoxus*)



Abb. 21: *Sinorchis simplex*
(lineares Staminodium)

Die triandrische *Goodyera rubicunda* var. *triandra* (Abb. 22) hat zwei aus diesen zwei Staminodien B1+B2 weiterentwickelte Antheren gebildet. Bei *Goodyera procera* wurden viermännige, zweilippige Formen beobachtet. Neben vier Stamina sind vier Rostella mit vier Viscidien vorhanden und außerdem ist manchmal ein Petalum zur Hälfte antheroid ausgebildet. Bei Atavismen von *Limodorum abortivum* var. *polyandrum* sind drei bis vier Antheren entwickelt. Bei *Limodorum brulloi* erscheinen oft fünf Staminodien wie bei *Tangtsinia*. Neben den Staminodien B1+B2+B3 erscheinen links und rechts von der Narbe die ehemaligen Stamina A1+A2, wodurch der Eindruck einer rekonstruierten *Liliiflorae*-Blüte gegeben ist. Bei einer atavistischen *Thelymitra longifolia* (Abb. 23) ist die zweiteilige Mitra (ein überdimensioniertes Staminodiengebilde, das an der Spitze zwei büschelige Aufsätze trägt) um einen dritten Teil bereichert, der an Stelle der fertilen Anthere erscheint. Dieser Teil ist gleichfalls wie die beiden Staminodien mit einem büscheligen Aufsatz versehen. Diese Substitution der Anthere durch einen Mitrateil beweist den staminalen Ursprung dieses Gebildes. Die reduzierte Narbe ist horizontal gelagert wie bei *Tangtsinia*. Im Normalfalle ist das Stigma bei *Thelymitra* vertikal an der Vorderfront der Säule befestigt. J. St. GEORGE (Wellington) hat das interessante Studienmaterial zur Verfügung gestellt.

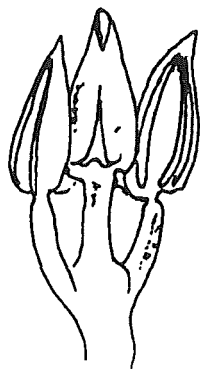


Abb. 22: *Goodyera rubicunda* ssp. *triandra*



Abb. 23: *Thelymitra longifolia*, Atavismus

Bei *Petalochilus saccatus* (Abb. 24), einer seltenen Orchidee aus Neuseeland, die seit ihrer Erstbeschreibung 1924 verschollen war und im Oktober 1997 wiederentdeckt wurde, sind die nach unten verlängerten Staminodien B1+B2 durch eine mittlere bogenförmige Struktur verbunden, die wahrscheinlich das Staminodium B3 ist. Staubblattreduktionen sind ein *Liliiflorae*-Erbe. Die Staminodien, die ein bedeutendes evolutives Agens darstellen, scheinen in der Orchideenblüte viele blütenbiologische Funktionen übernommen zu haben, wie wir dies z. B. bei *Thelymitra*, *Gastrodia* (Abb. 25) und *Pterostylis* (Abb. 26) etc. sehen.

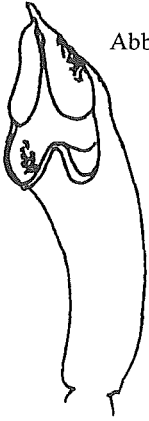


Abb. 24: *Petalochilus saccatus*

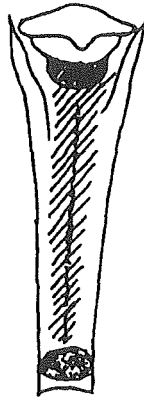


Abb. 25: *Gastrodia siamensis*

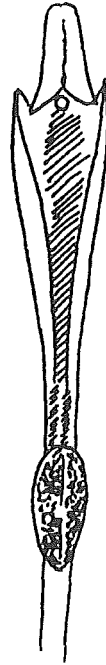


Abb. 26: *Pterostylis*

Dieser Umbau der ehemaligen Stamina war für die Entwicklung der acrotonen Unterfamilien (Abb. 27, 1-3) entscheidend. Die Staminodien (Auriculae) der basitonten Unterfamilie *Orchidoideae* haben hingegen keine Weiterentwicklung erfahren. Die Verkleinerung und die Reduktion von Organen (Oligomerisation) erhöht den Organisationsgrad der Blüte durch neugeschaffene Funktionen. In unserem Fall führt die Staubblattreduktion oder der Umbau der Stamina zu dem orchideentypischen Labellum, dem die *Orchidaceae* ihre blütenbiologische Sonderstellung im Pflanzenreich verdanken.

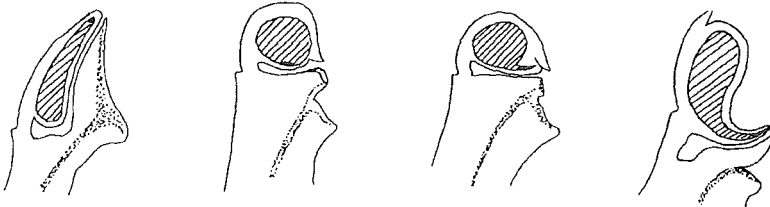


Abb. 27/1-4: Schematische Längsschnitte:
Neottioideae, Epidendroidae, Vandoideae, Orchideae

Die Pollinien, die bei den *Liliiflorae* gleichmäßig in den Theken verteilt sind, erfahren in der Orchideen-Evolution eine ganz wichtige Veränderung. Die Pollinien werden durch die Bildung eines typischen Orchideenpollenkittes (Elastoviscin) zusammenhängend paketierte und erfahren eine Formatierung (für die sich der Begriff einer Keule die sich bei den Basitonae nach unten, bei den Acrotonae nach oben verjüngt, aufdrängt), bei der die Basis der Anthere (Basitonie; Abb. 27,4) mit dem Rostellum und seinen Organen in Verbindung tritt. Oder aber es tritt die Antherenspitze, in unserem Vergleichsbild ist es der Keulengriff, mit dem Rostellum und seinen Organen (Acrotonie; Abb. 27,1-3) in Verbindung. Dieser Unterschied in der Pollinienverbindung mit dem Rostellum ist das stärkste Argument gegen die Zusammenlegung der *Orchidoideae* (deren wichtigstes Merkmal die Basitonie ist) mit der Unterfamilie *Spiranthoideae*. Ein wichtiges Merkmal der basitonon Orchideen ist auch die aufrechtstehende Anthere, die auf einem sehr massiven Sockel ruht. Eine Ausnahme bilden die Triben *Diseae* und *Satyrieae*, bei denen die Anthere um 90° oder 180° gekippt wird. Die acrotonen Orchideen besitzen aber eine zum Rostellum geneigte Anthere, die deutlich gestielt (filamentiert) ist. Bei den höheren Unterfamilien, den *Epidendroideae* und den *Vandoideae*, kommt es dann zu einer erweiterten Abwinkelung der Anthere und zu einer operculaten (deckelartigen) Auflage derselben (die aber nur eine Abwandlung des acrotonen Bauplanes ist) im Klinandrium. Die Anthere kann durch diese Neigung nicht nur mit ihrer Spitze mit dem Rostellum in Kontakt kommen. Es kann auch die Antherenmitte (Mesotonie) mit dem Viscidium oder dem Rostellum in Berührung kommen. Nach Untersuchungen von H. KURZWEIL ist die Anthere in frühen ontogenetischen Stadien immer aufrecht. Für die "neottiid orchids" hat F. RASMUSSEN die differenzierte Pollenverteilung in den Theken beschrieben: Hypoventricos, epiventricos oder amphiventricos. Das heißt, daß die Pollenmassen entweder an der Basis oder an der Spitze der Anthere konzentriert sind oder gleichmäßig (amphiventricos) verteilt werden. Zur Acrotonie gehört auch die Bildung eines Klinandriums (Pollenschüssel), auf das wir bei der Besprechung des Gynoeceums noch zurückkommen. Die Situation bei den *Cypripedioideae* ist eine andere, weil die Antheren quer zur Blütenachse befestigt sind. Der Pollen ist schon in der Knospe von schmieriger, zähflüssiger Beschaffenheit und besteht auch aus Elastoviscin. Hier ist keine Formatierung in Keule und Stiel zu finden. Nur noch bei den *Asclepiadaceae* finden wir ähnliche Pollinarien mit Klebkörpern und Translatoren, die den Pollinienabtransport durch die Besucher garantieren.

Das Gynoeceum

1. Der Griffel und die Narbe müssen, wenn wir von einer Liliifloraebüte ausgehen und deren Wandel in eine Orchideenblüte nachvollziehen wollen, zuerst unter das Antherenniveau gesenkt und in der weiteren Folge durch zentrifugale Bewegungen

an die Blütenfront gebracht werden. Durch diese Narbenbewegung aus einer terminalen Lage in eine $\pm 90^\circ$ abgewinkelte Position, die damit zur Frontalisation führt, kommt es auch zur Funktionsteilung des trimeren Stigmas. Dieses besteht aus zwei fertilen Narbenlappen und dem nur teilweise fertilen Rostellum, das im Laufe der Entwicklung viele neue Organe hervorgebracht hat.

2. Das Rostellum, der unpaarige Narbenlappen, der im unteren Teil fertil ist (wie dies BRIEGER mit wenigen Ausnahmen festgestellt hat), entwickelt neue Organe wie *Viscidium*, *Hamulus*, *Tegula*, *Stipes* und andere Einrichtungen. Die *Neottiinae* (*Listera* und *Neottia*) entwickeln sogar eine Schußvorrichtung im Rostellapparat. B. VERMEULEN hat in einer grundlegenden Arbeit (The different structure of the rostellum in *Ophrydeae* and *Neottieae*) auf die Rostellumunterschiede bei den Basitonon und Acrotonen aufmerksam gemacht. Nur bei den Acrotonen (*Neottiodeae*, *Epidendroideae* und *Vandoideae*) ist der dritte Narbenlappen als Rostellum ausgebildet. Die *Orchidoideae* hingegen besitzen eine dreiteilige Narbe und das Rostellum ist ein neues Organ. Eine entwicklungsgeschichtlich unerwartete Heterochronie haben H. KURZWEIL bei *Huttonea pulchra* (*Ochidoideae*) und F. RASMUSSEN bei *Wulfschlaegelia calcarata* (*Neottoideae*) festgestellt. In frühen ontogenetischen Stadien wird zuerst das mediane Karpell (Rostellum) und dann erst die lateralen Karpelle (Stigmalappen) entwickelt. Da das Rostellum mit seinen Organen entwicklungsgeschichtlich jünger ist, müßte das Rostellum nach einem phylogenetischen Grundgesetz erst nach dem Stigma ausgeformt werden.

3. Das Stigma besteht aus zwei Narbenlappen, die meistens miteinander verschmolzen sind. Bei den *Physurinae* aber kommt es zur Unterteilung in die *Haplostigmata* mit zwei verschmolzenen Narbenlappen und den *Diplostigmata* mit zwei getrennten Narbenlappen. Das Stigma ist bei den Orchideen von feuchter Beschaffenheit, während bei den *Aspargales*, die die eigentlichen Orchideenvorläufer darstellen, häufig trockene Narben vorkommen.

4. Das Klinandrium, das nur bei den acrotonen Orchideen vorkommt, ist in dem Raum entstanden, der durch die zentrifugale Bewegung des Griffels zwischen Anthere und Rostellum freigeworden ist. Das Klinandrium wird seitlich von den Staminodien A1+A2 gebildet und in der Mitte von einer Leiste, der Carina stylidii (Abb. 28), durchzogen, die der Griffelast ist, der das Rostellum trägt. Die beiden anderen Griffeläste, die die beiden Narbenlappen tragen, sind z. B. bei der Gattung *Pterostylis* zu sehen. In dieser Gattung ist das Stigma vom Rostellum sehr weit

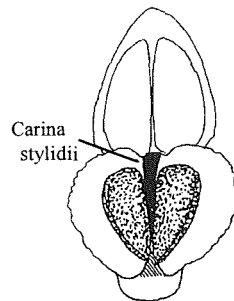


Abb. 28: Carina stylidii

entfernt, wodurch die Griffeläste deutlich zu erkennen sind. *Pterostylis* (Abb. 26,1) ist auch durch eine besondere Ausbildung der Staminodien, die einen Fangkessel innerhalb der Säule bilden, gekennzeichnet. Durch diese blütenbiologische Raffinesse ist der Artenreichtum dieser Gattung zu erklären. Bei *Gastrodia sesamoides* befindet sich das Stigma an der Säulenbasis. Das Rostellum geht als schmaler Gewebestreifen von dieser Basis aus und reicht mit seinem lippenartigen Viscidium bis unter die Anthere. Dies ist das längste Rostellum, das man in der Familie kennt. Das Klinandrium ist sehr tief und geht bis zur Säulenmitte (dies ist auch ein einmaliges Merkmal). Das Antherenfilament geht auch bis zur Säulenbasis, was ein sehr seltenes Merkmal ist. Die mehrteiligen Staminodien erreichen gleichfalls die Säulenbasis und zeigen am oberen Säulenrand gezackte Strukturen. Zusammenfassend ist zu sagen, daß das Klinandrium und die Carina stylidii zwei wichtige Organe sind, die die sichere Pollenlagerung bewirken und auch den Abtransport der Pollinien garantieren.

Frontalisation

Die Frontalisation - das ist die Sichtlinie der Bestäuber zu den reproduktiven Organen - kommt durch folgende Veränderungen (im Vergleich zu einer *Liliiflorae*-Blüte) zustande: Fünf Stamina werden umgebaut, zwei davon A1+A2 bilden die seitlichen Klinandriumverschlüsse, drei Stamina A1+A2 und eventuell B3 werden in das unpaarige Petalum eingebaut und beteiligen sich in der Gestaltung des Labellums. Das fertile Stamen, das sich auch in der Sichtlinie befindet, lagert die Pollinien im Klinandrium. Das Stigma und das Rostellum, die sich nahe der Lippe befinden, haben an der Frontalisation einen bedeutenden Anteil, da sie sich gleichfalls in der Sichtlinie befinden. Bei *Achинеottia pantlingii* (Abb. 29) sieht man die deutliche Trennung des Stylusblocks vom Androeceum, und der Stylus mit der dreiteiligen

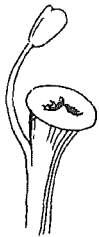


Abb. 29: *Archineottia pantlingii*

Narbe nutiert schon in Richtung Blütenfront. Bei *Neottia* hingegen sieht man schon die deutliche Narbendifferenzierung in zwei Lappen und einem Rostellum, womit der Frontalisationseffekt gegeben ist. Bei *Epipactis muelleri* sieht man eine umgekehrte Tendenz. Es kommt zu einer Rückwärtsbewegung von Narbe und Rostellum in eine terminale Position (genetische Erinnerung an einen Zustand z. B. bei *Archineottia*), wobei das Klinandrium vollständig überwachsen wird und nur als schmaler Spalt nachweisbar ist. Auch die beiden Blütenblattkreise der *Liliiflorae* haben in der Orchideenblüte einen bedeutenden Wandel durchgemacht. Bei den *Liliiflorae* sind sie \pm flach unter dem Griffel ausgebreitet, bei den Orchideen kommt es zur Petaloidie,

Labellumbildung und durch die Stellung des dorsalen Sepalums zu einer Schutzfunktion für die reproduktiven Organe. Außerdem ist die plastische und farbliche

Attraktivität bei den Orchideen durch die Labellumbildung bedeutend gesteigert. Die Blütenblätter haben neue Funktionen im Dienste der Frontalisation übernommen. Mit all diesen Veränderungen im Blütenbau (Reduktionen, Organneubildungen in Verbindung mit neuen Funktionen) begann der evolutive Aufstieg der *Orchidaceae*, womit sie zur größten und erfolgreichsten Monokotylen-Familie wurde. Wichtig für den Erfolg der Familie war auch die Microspermie, die zu einer schnellen und weitreichenden Verbreitung geführt hat.

Apostasiaceae

Die Zusammenfassung der Orchideentypica ermöglicht uns, ein Problem in Angriff zu nehmen, das die Botaniker seit 170 Jahren beschäftigt: Die Beziehung der *Apostasiaceae* zu den *Orchidaceae*. Die *Apostasiaceae*, von vielen Autoren als Unterfamilie *Apostasioideae* klassifiziert, werden in der Folge mit dem Orchideencharakteristika, vor allem der *Neottioideae*, verglichen. Aus den Zeichnungen ist der entwicklungsgeschichtliche Gradient (Antheren- und Narbenentwicklung) innerhalb der Gattungen der Familie zu erkennen. *Neuwiedia* (Abb. 30,1) hat drei fertile Antheren, *Apostasia* (Abb. 30,2-3) zwei fertile Antheren und ein Staminodium und bei *Adactylus* (Abb. 30,4) sind nur noch zwei fertile Antheren zu erkennen. Bei *Neuwiedia* ist das Stigma dreiteilig, bei *Apostasia* zwei- bis dreiteilig und bei *Adactylus* undeutlich zwei- bis dreiteilig oder sogar zu einem Konus verwachsen. Diese Unterschiede haben P. BURNS-BALOGH und V. A. FUNK veranlaßt, eine eigene Unterfamilie *Neuwiedioideae* (wegen der drei fertilen Antheren) zu begründen. Die folgende Aufstellung zeigt die großen Unterschiede zwischen den *Apostasiaceae* und *Orchidaceae* auf.

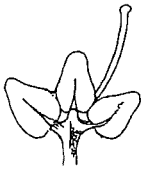


Abb. 30/1: *Neuwiedia* inne



Abb. 30/2: *Apostasia odorata*

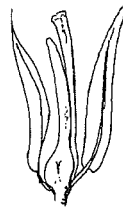


Abb. 30/3: *Apostasia odorata*

Abb. 30/4: *Apostasia elliptica*
(*Adactylus*)



1. Der Griffel und die Narben überragen die Stamina beträchtlich. Bei den Orchideen ist es umgekehrt.
2. Stylus- und Narbenbewegungen in Richtung Blütenfront sind wie bei den Orchideen nicht oder kaum zu erkennen.
3. Das Ovarium ist noch dreifächerig, während sich bei den Orchideen durchgehend uniloculare Ovarien vorfinden.
4. Axile Placentation gibt es auch bei den Orchideen, aber nur bei den *Epidendroideae* in den Gattungen *Epistephium*, *Clematapistephium* und *Lecanorchis* und bei den primitiven *Cypripedioideae* in der Gattung *Selenipedium*.
5. Es kommt zur Reduktion der Narbenzahl. Bei den Orchideen aber ist die Weiterentwicklung des dritten Narbenlappens, des Rostellum, mit neuen Organen wie Viscidium, Hamulus, Tegula und Stipes von entscheidender Bedeutung.
6. Für eine Labellumentwicklung gibt es wohl Ansätze (nach DARWIN werden die ablastierten Stamina A1+A2 in das unpaarige Petalum eingebaut). Es findet aber keine deutliche Ausprägung in Form und Farbe statt. Es fehlt ein deutlicher Substanzgewinn, wie wir dies von den Orchideen kennen, bei denen die Stamina A1+A2 und eventuell B3 eingebaut werden.
7. Die Stamina zeigen keine zentrifugale Neigung in Richtung Blütenfront. Sie stehen meistens sogar aufrecht unterhalb der Narbe.
8. Der Pollen ist trocken, entwickelt kein Elastoviscin, ist monadisch und weist keinerlei Formatierung (Keulenbildung) auf.
9. Die Antheren-Loculi (Abb. 30,3) sind verschieden lang. Dabei handelt es sich um ein Merkmal, das wir bei den Orchideen nicht finden, weil es die Präzision des Pollinien-Anheftung gefährden könnte.
10. *Neuwiedia* mit der Chromosomenzahl mit $2n = 144$ hält F. EHRENDORFER für eine uralte Paläoploide, die von einer diploiden Stammgruppe herkommt. Neue Untersuchungen ergeben für *Apostasia* $2n = 44$ und für *Neuwiedia* $2n = 96$. Die Basiszahl ist wahrscheinlich 12.
11. Gefäße sind bei *Adactylus* im Stamm vorhanden, was bei den Orchideen ein sehr seltenes Merkmal ist.
12. Bei *Neuwiedia inne* (Abb. 30,1-2) sind die Antherenfilamente zu einer dreizinkigen Gabel verwachsen. Bei den Orchideen hingegen sind die zusätzlichen Stamina bei triandrischen Formen, die als Vergleich herangezogen werden, immer frei.

Die Petalen sind stark gekielt und filzig behaart, die Knospen sehr schwer zu öffnen, wie man dies auch bei *Eriaxis rigida*, einer primitiven terrestrischen *Vanillinae*-Art aus Neukaledonien, die in macchienartigen Gesellschaften bei 40 ° Lufttemperatur gedeiht, feststellen kann. Die *Apostasiaceae* sind ein gutes Beispiel für eine extreme Abwandlung des *Liliiflorae*-Bauplanes. Man kann sagen, daß sich die *Apostasiaceae* vor allem wegen der Narbenevolution gegenteilig zu den *Orchidaceae* entwickelt haben.

Das Hauptargument der Befürworter, die die *Apostasiaceae* in die *Orchidaceae* aufnehmen, ist das Merkmal der Diandrie (die es durchgehend gar nicht gibt, da *Neuwiedia* drei Stamina hat). Das bedeutet, daß bei *Apostasia* die paarigen Stamina des inneren Staubblattkreises fertil sind und auch ein Staminodium (das ehemalige unpaare Staubblatt des äußeren Kreises) vorhanden ist. Dieses Merkmal weisen auch die *Cypripedioideae* auf. Daraus hat man eine nahe Verwandtschaft mit den *Apostasiaceae* konstruiert. Die Diandrie ist auch bei *Diplandrorchis* vorhanden. Die Stamina-Reduktion, wie wir sie bei diesen beiden Unterfamilien vorfinden, ist aber bei den *Liliiflorae* eine häufig vorkommende Entwicklungsrichtung. Ein gewichtiges Argument für eine Vereinigung der *Apostasiaceae* mit den Orchideen ist das Vorkommen der Silizium-Zellen (Stegmata) die bei den meisten Orchideen wie auch den *Apostasiaceae* an den Leitbündeln erscheinen. Diese Siliziumzellen sind weder bei den *Liliales* noch bei den *Asparagales* anzutreffen. Nur noch die *Zingiberales* besitzen diese Siliziumzellen. Bei den *Marantaceae* (*Zingiberales*) *Hypselodelphys poggeana* finden wir, um noch einige ihrer Charaktere aufzuzeigen, nur mehr ein Staubblatt mit einer Theke. Die anderen fünf Staubblätter sind staminodial entwickelt und bilden die Lippe. Die Laubblätter bei den *Marantaceae* sind parallel fiedernervig. Dies ist ein sehr primitives Merkmal, da die Netznervigkeit (dies ist die höhere Entwicklungsstufe) das Blatt besser mit Nährstoffen versorgt. Der Fruchtknoten ist ein- bis dreifächerig. Das Stegmata-Argument für die Verwandtschaft der *Apostasiaceae* mit den *Orchidaceae* ist überzeugend. Sollten aber auch bei den *Liliiflorae* Stegmata nachgewiesen werden, ist es entkräftet. Der Entdecker dieser Silizium-Zellen war H. LINK 1849, der grundlegende Arbeiten über die Orchideenwurzel verfaßt hat. Besonders interessant ist es, daß die *Spirantheae*, die *Diurideae* und die *Orchideae* keine Stegmata aufweisen, wohl aber die primitiven *Tropidiinae* und die höher entwickelten *Epidendroideae* und *Vandoideae*. Bei *Cephalanthera damasonium* hat man Stegmata gefunden, bei *Cephalanthera longifolia* keine. Die Schlußfolgerung aus diesen Untersuchungen ergibt, daß ein gemeinsamer Vorfahre der Orchideen diese Siliziumzellen besessen haben muß. Nach den molekularen Daten, wonach die *Asparagales* als Vorfahren der Orchideen favorisiert werden, herrscht nun Erklärungsbedarf, außer man fände bei einer *Aparagales*-Art die Stegmata.

Entscheidend für die Orchideenevolution ist die Narbenentwicklung, die aber bei den *Cypripedioideae* einen anderen Verlauf als bei den *Orchidaceae* genommen

hat. Die Narbe der *Cypripedioideae* ist ebenfalls dreiteilig (ohne Andeutung einer Rostellumentwicklung), ist aber wie bei den *Orchidaceae* frontalisiert und noch deutlich vom Androeceum getrennt, wie z. B. bei *Archineottia*. Bei triandrischen Formen von *Phragmipedium caudatum* var. *lindenii* (Abb. 32,1) ist die Narbe deutlich dreiteilig, wobei der Mittellappen viel größer ist als die beiden Seitenlappen. Die Stamina der *Cypripedioideae* entwickeln einen flüssig-klebrigen Pollen, der von der Narbe so distanziert ist, daß es bis auf drei Ausnahmen in der gesamten Unterfamilie zu keiner Autogamie kommen kann. Diese Situation beleuchtet die offene Frage, ob die speziellen „Orchideenerfindungen“ wie das Elastoviscin aus dem Rostellum entstanden sind oder die Klebstoff-Fabrikation ursprünglich vom Pollen gekommen ist, wie dies die Frauenschuharten ohne Beteiligung des Stigmas zeigen. Bei *Stereosandra javanica* (Abb. 31) ist sogar ein Viscidium an der Antherenspitze (das heißt im Androeceum) entwickelt. Dies ist der einzige Fall in der gesamten Familie. *Stereosandra* wird oft mit *Gastrodia* und *Epipogium* (das nach BRIEGER zu den *Cephalantherinae* gehört) zusammengelegt, womit eine Einreihung in die *Neottioideae* möglich erscheint. Bei *Epipogium* werden auffällige bandartige caudiculae (Abb. 33,1) aus dem sterilen Antherengewebe gebildet.



Abb. 31: *Stereosandra javanica*

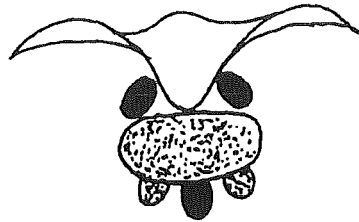


Abb. 32/1: *Phragmipedium caudatum* ssp. *lindenii*

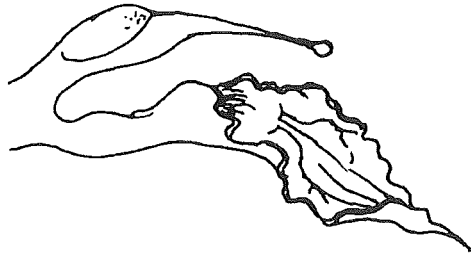


Abb. 32/2: *Tropidia viridi-fusca*

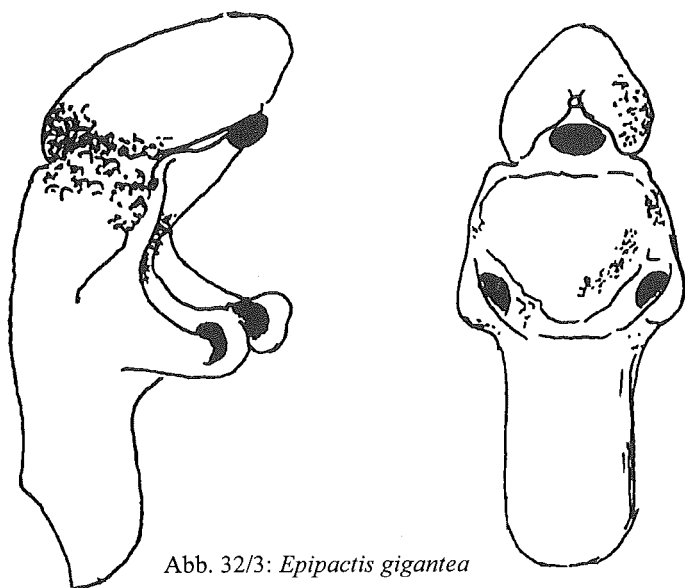


Abb. 32/3: *Epipactis gigantea*



Abb. 33/1-3: Caudicula, Tegula, Hamulus

Bei den *Cypripedioideae* haben Untersuchungen über die Zusammensetzung des Pollenkittes ergeben, daß dieser aus Elastoviscin besteht. Weitere Orchideenmerkmale bei den frauenschuhartigen Orchideen sind die frontalisierte Stamina, das blütenbiologisch wirksame Staminodium und die besondere Lippe, die als Fallenblüte ausgebildet ist. Diese weist zwar eine große Eintönigkeit auf, dafür ist sie aber unglaublich erfolgreich. Die DARWINSche Labellum-Theorie wird durch das triandrische *Phragmipedium caudatum* var. *lindenii* (Abb. 32,1) bestätigt, bei dem bei Reduktion des Schuhs auf petaloide Ausmaße ein drittes Stamen, das mit einem langen Filament versehen ist, entwickelt. Dieses bewirkt eine obligatorische Autogamie, da es mit der Narbenfront in direkte Berührung kommt. In vielen Fällen ist beim Erscheinen der Staminodien oder Stamina A2+A3 oder B3 die Lippe petaloid ausgebildet, ein

Beweis für die DARWINsche Labellumgenese. Die Filamente des Stamen sind bei allen Frauenschuhartigen sehr massiv gebaut und entwickeln einen beweglichen bandartigen Fortsatz, an dem die Antheren befestigt sind. Einen beweglichen Filament-Mechanismus finden wir bei vielen Vertretern der Neottioideae, z. B. bei *Cephalanthera*. Die autogamen *Cypripedium*-Arten sind *C. passerinum*, das sogar im subarktischen Bereich vorkommt und *C. dickinsonianum* aus Mexiko, dessen Autogamie-Mechanismen nicht eindeutig beschrieben wurden. Untersuchungen in situ sind hier dringend nötig.

Im Syndrom betrachtet sind die *Cypripedioideae*, vor allem in der Frontalisation ihrer reproduktiven Organe, mit den anderen Unterfamilien der *Orchidaceae* durchaus vergleichbar, stehen aber in keiner Beziehung zu den *Apostasiaceae*. Die Diandrie ist auch bei *Diplandrorchis sinica* (Abb. 17) vorhanden, die durch die Präsenz des unpaarigen fertilen Stamens des äußeren A3 und des unpaaren fertilen Stamens des inneren Staubblattkreises B3 zustande kommt. Wir müßten auf Grund dieses Merkmals für die monotypische *Diplandrorchis*, die außerdem saprophytisch ist (Saprophyten sind sehr oft autogam und neigen zu Atavismen) einen höheren taxonomischen Rang begründen.

Bevor wir uns endgültig mit *Epipactis* beschäftigen, müssen noch einige primitive Triben und Subtriben vorgestellt werden: Als erste die sehr primitive pantropische Gattung *Tropidia* (*Tropidieae*) mit *Tropidia viridifusca* (Abb. 32,2), bei der das Problem des Hamulus, dem wir bei *Epipactis* wieder begegnen werden, auftaucht. Untersuchungen der Molekularbiologen 1997 haben ergeben, daß die *Tropidieae* den primitiven *Epidendroideae* zuzuordnen sind. Aus der Unterfamilie *Spiranthoideae* wurde die Tribus eliminiert. F. G. BRIEGER hat auch auf die vegetative Übereinstimmung der *Tropidieae* mit den *Epidendroideae-Arethuseae* aufmerksam gemacht, hat aber die Tribus wegen der neottioiden Columnastruktur bei den *Neottioideae* belassen. Alle *Tropidia*-Arten zeichnen sich durch einen primitiven schilfartigen Wuchs mit drahtigen Wurzeln aus. Die besonderen Merkmale (wir haben hier eine der primitivsten Orchideen vor uns), sind folgende:

1. Das an der Spitze zweischienige Rostellum ist riesig entwickelt und übertrifft an Größe die beiden Narbenlappen.
2. Der Hamulus (Abb. 33,3) ist extrem lang und liegt der Carina stylidii auf, die bis unter die Antherenfächer geht. Ob ein mesotoner Zustand vorliegt, ist eine Definitionsfrage, da in unserem Falle der Hamulus mit den Antheren in deren Mitte verbunden ist und nicht wie üblich das Viscidium. Nur für diesen Fall könnte man eindeutig von Mesotonie sprechen. Die Frage nach der Entstehung des Hamulus drängt sich hier auf. Wir kennen ihn nur bei einigen Gattungen. Ist der Hamulus nun ein Relikt

und kann er bei anderen Gattungen als Rudiment nachgewiesen werden? Hamulus-ähnliche Strukturen findet man bei *Liparis loeselii*. BRIEGER meint, daß die Viscidien bei den *Epidendroideae* primitiv sind.

3. Das Viscidium erscheint am zweiseitigen Rostellum als schildförmiger Klebkörper, wie wir dies auch bei den spiranthoiden Orchideen sehen.

4. Die beiden getrennten, kugeligen Narben sind von der Achse stark abgewinkelt und auf zwei Stylusästen gelagert, die unter der Narbe deutlich zu erkennen sind. In jungen Stadien stehen die beiden Narben jedoch aufrecht. Das Rostellum und die Narben sind wulstig umrandet, wie wir dies auch bei spiranthoiden Orchideen finden.

5. Es wird ein unansehnliches flaches Klinandrium gebildet, das seitlich vom Rostellum und nicht von den Staminodien eingegrenzt wird, da diese Staminodien, die im Normalfall die seitlichen Wände bilden, kaum entwickelt sind. Bei der nahe verwandten *Corymborkis* aber sind die Staminodien, die das Klinandrium eingrenzen, sehr schön entwickelt. Bei *Anoectochilus imitans* (Neukaledonien) finden wir ähnliche Klinandriumverhältnisse wie bei *Tropidia*.

6. Eine kräftige Carina stylidii (dies ist der Griffelast des Rostellums) ist zu erkennen, die firstartig die Säulenoberfläche zwischen Anthere und Rostellum durchzieht.

7. Das Antherenfilament ist sehr kurz und weist einen fadenförmigen Fortsatz auf, der sehr leicht abreißt.

8. Der Sockel, auf dem das fertile Stamen mit einem dünnen, schwachen Filament befestigt ist, besteht entweder aus Filamentgewebe oder es ist staminodialer Herkunft. Dieser Zweifel ergibt sich bei Untersuchungen dieser Strukturen oft.

9. Der Konnektivfortsatz ist geschnäbelt und harmonikaartig gefaltet, wie wir dies auch bei *Cryptostylis* finden.

10. Die Petalen und das Labellum sind gewellt wie bei *Himantoglossum* oder *Microtis*.

11. Die stylare Columna entwickelt sich in der Ontogenese erst nach der staminalen Columna, die in diesem Stadium schon eine beachtliche Größe erreicht hat. Entwicklungsgeschichtlich ist dies verständlich, da die besonderen orchideentypischen Narben und vor allem deren Organe erst im Laufe der Weiterentwicklung entstanden sind.

Wir kommen nun zur Heterobathmie. Das heißt, daß in ein- und derselben Gruppe die Differenzierung eines Merkmalbereiches gegenüber der Ausgangssippe beschleunigt oder verlangsamt sein kann, so daß primitive und abgeleitete Merkmale zusammen vorkommen können. Dies ist der Fall beim Hamulus von *Tropidia* (Abb. 32,2; von dem wir nicht wissen, ob er primitiv ist; in allen anderen Merkmalen ist *Tropidia* sehr ursprünglich), der besonders schön entwickelt ist. BRIEGER hält bei den *Epidendroideae* die Vertreter mit Viscidien für primitiv. Das würde in unserem Falle besagen, daß der Hamulus ein ursprüngliches Organ ist, das bei anderen Arten einer Gattung ablastiert oder rudimentiert wurde. Eines der vielen Beispiele, in denen alte und primitive Merkmale gemeinsam vorkommen, ist der Calyculus (Außenkelch), der nur bei den Gattungen *Neobenthamia* (Abb. 3; *Vandoideae*, die die höchste Entwicklungsstufe einnehmen) und den Gattungen *Lecanorchis*, *Epistephium*, und *Clematepistephium* (die eine niedere Entwicklungsstufe einnehmen) gebildet wird. *Thelymitra*, eine australische Gattung mit kompliziertem Blütenbau, zeichnet sich durch ein fast radiäres Perianth (ein primitives Merkmal) aus. Das Labellum ist von den Petalen kaum zu unterscheiden. Das Antherenfilament ist mit den riesig entwickelten Staminodien (Mitra) verwachsen. Auffallend ist, daß diese Staminodien (die Mitra) über und hinter dem fertilen Stamen erscheinen. An dieser Stelle sollte kein Staminodium stehen, denn das Stamen A3 des äußeren Kreises schließt die Blüte dorsal nach außen ab. Wenn staminale Substanz an diesem Platze zu sehen ist, kommt dies meist durch seitliche Verlängerungen der Staminodien B1 und B2 zustande.

Tribus Neottieae

Die nächste Tribus *Neottieae* weist drei Subtriben auf: Die *Neottiinae*, die *Cephalantherinae*, zu der auch *Epipactis* gehört, und die *Physuriniae* sensu SCHLECHTER und BRIEGER. Die *Neottiinae* sind uns bestens bekannt, weil die Gattungen *Listera* und *Neottia* (namengebend für die ganze Unterfamilie) dazu gehören. Die dritte Gattung ist *Halopogon*, die aber in die Synonymie von *Archineottia* verwiesen wurde. Die Gattung *Archineottia* (Abb. 29) wurde von ihrem Entdecker CHEN-SI zu *Neottia* gestellt. HANDEL-MAZZETTI hat in der Zeit des Ersten Weltkrieges - er wurde in China interniert - einige *Neottia*-Arten beschrieben, die heute zu *Archineottia* gestellt werden. *Listera* und *Neottia* (Abb. 34,1) zeichnen sich durch ein spezielles Rostellum mit einer einmaligen aus Ampullenzellen bestehenden Spritzvorrichtung aus, von der die Blütenbesucher "überfallsartig" getroffen, zu ihrer Pollinationsarbeit gezwungen werden. Die Säule ist deutlich in einen männlichen und weiblichen Teil getrennt. Bei *Listera* ist außerdem eine Gewebepartie um das Staubblatt herum angelegt. Dieses Gewebe ist entweder eine Fortsetzung des Filaments, das wie bei den Staminodien von *Thelymitra* mit dem Staubblatt verbunden ist. Es kann aber auch nur aus staminodialelem Gewebe bestehen, oder es bildet eine Fusion aus beiden Gewebearten. Die

seitlichen Staminodien (B1+B2), die fast bei allen Vertretern der Unterfamilie vorhanden sind, fehlen in dieser Tribus. Bei einer monströsen *Neottia nidus-avis* (Abb. 34,2) aber sind zwei Rostella vorhanden. Außerdem treten zwei zusätzliche Staubblätter auf, die genau dort erscheinen, wo die seitlichen Staminodien zu erwarten sind, nämlich seitlich an der Narbe. E. NELSON hat eine *Neottia* mit den gleichen Merkmalen abgebildet.

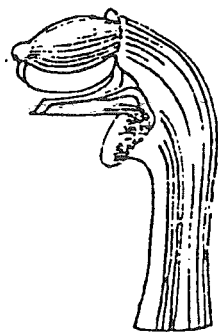


Abb. 34/1: *Neottia tenii*

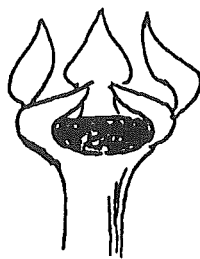


Abb. 34/2: *Neottia nidus-avis* (Atavismus)

Bei *Eulophia andamanensis* hat F. RASMUSSEN bei einer atavistischen Pflanze neben zwei Extra-Antheren auch zwei Tegulae festgestellt. Die Tegula (Abb. 33,2) ist ein hamulusartiges Organ, das auch vom Viscidium ausgeht, wobei noch andere Gewebearten (wie die Rostellum-epidermis) beteiligt sind. Er meint, daß die Entwicklung des Rostellum (das vor den beiden Narbenlappen erscheint) den Impuls für die Antherenbildung darstellt. Ebenso möglich ist eine umgekehrte Deutung. Denn die Anthere ist lange vor der orchideentypisch entwickelten Narbe und deren Organen (die sehr spät erworben wurden) vorhanden gewesen. Bei ontogenetischen Studien an den neottioiden Orchideen hat H. KURZWEIL die Heterochronie zwischen der primordialen Entwicklung des Androeceums und des Gynoeceums bewiesen. Das Androeceum mit dem fertilen Stamen und den Staminodien wird zuerst gebildet. Auf dieses Problem von überzähligen Organen wie bei *Eulophia andamanensis* wird bei den drei Viscidien in der Gattung *Epipactis* zurückzukommen sein. *Neottia* hat aber kein Klinandrium, da das überentwickelte Rostellum diesen Raum komplett einnimmt. Da keine Staminodien entwickelt werden, fehlen auch die seitlichen Klinandriumwände. Die Kladistiker versuchen die *Neottiinae* besonders wegen der gegenständigen Laubblätter von *Listera*, des eigenartig gekrümmten Stamens und des Wurzelsystems, aus dem sproßtragende Adventivwurzeln entstehen, in die Tribus *Spirantheae* einzugliedern. Bei *Archineottia*, die autogam ist, gibt es kein Klinandrium und kein Rostellum, weil die dreiteilige Narbe terminal gelagert ist und noch keinerlei Differenzierung aufweist. Die Lippe bei *Archineottia* ist

fast petaloid ausgebildet. Diese Unterentwicklung der Lippe kommt unerwartet. Wir finden die Petaloidie nur dann vor, wenn Extra-Staminodien wie A1, A2 oder B3, die am Lippenaufbau beteiligt sind, an der Columna erscheinen, wie z. B. bei *Tangtsinia*. Die unterentwickelte Lippe ist bei *Archineottia* wie auch die anderen primitiven Merkmale, etwa die terminale Narbenstellung etc., als autogamiebedingte Rückschlagserscheinung zu deuten. Die Autogamie ist immer von allogamen Formen abgeleitet. Bildungsabweichungen wie in diesem Falle zeigen uns Entwicklungsstadien aus der fernen Vergangenheit, wenngleich die bei Autogamie auftretenden Inzuchtdepressionen eine Rekonstruktion der Ahnenform sehr erschweren, falls nicht allogame, "gesunde Arten" aus derselben Gattung zum Vergleich herangezogen werden können. Weitere Atavismen werden uns in der Gattung *Epipactis* begegnen.

Bevor wir uns nun endgültig mit der Gattung *Epipactis* beschäftigen, werden die anderen Gattungen des Subtribus *Cephalantherinae* vorgestellt, vor allem die Gattung *Cephalanthera* (Abb. 35,1) in ihrer Beziehung zur Gattung *Epipactis* (Abb. 35,2-4). Die Pollenbeschaffenheit in der Subtribus ist sehr verschieden. Wir finden Gattungen wie *Cephalanthera* mit monadischem, *Epipactis* mit tetradischem Pollen und bei *Epipogium* sind sogar Massulae vorhanden. WETTSTEIN hat den Versuch gemacht, auf Grund einer sehr zweifelhaften Hybride zwischen *Cephalanthera* und *Epipactis*, der *Epipactis speciosa*, (von der sich WETTSTEIN später distanziert hat), die Gattungen *Cephalanthera*, *Epipactis* und auch *Limodorum* zusammenzulegen. R. SCHLECHTER hat diese Vereinigung mit Recht strikt abgelehnt. Heute staunen wir darüber, daß es in der Natur keine Hybridisierung zwischen diesen Gattungen gibt, obgleich beide in gleichen Biotopen zu Millionen und seit Jahrmillionen nebeneinander stehen. P. STEIN meldete erstmals 1997 künstliche Hybriden zwischen *Epipactis* (Sektion *Megapactis*) und *Cephalanthera*. Es sind dies *Ceph. rubra* X *E. veratrifolia* = *Cephalopactis aurora* und *Ceph. rubra* X *E. gigantea* = *Cephalopactis stella*, die beide in Kew registriert wurden.

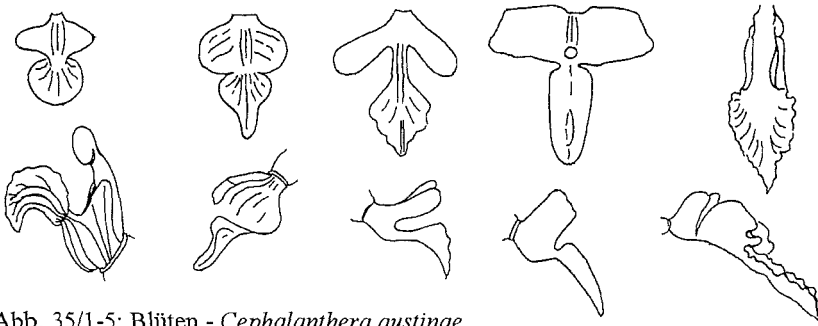


Abb. 35/1-5: Blüten - *Cephalanthera austinae*,
Epipactis gigantea, *Ep. africana*, *Ep. ulugurica*, *Aphyllorchis caudata*

Die Ähnlichkeiten zwischen den Hypochilien von *Cephalanthera* (Abb. 35,1-4) und *Epipactis* (Sektion *Megapactis*) sind verblüffend. Wenn wir uns zuerst dem Hypochil von *Cephalanthera* zuwenden, sehen wir zwei Hypochilflügel, zwischen denen Nektar produziert wird, der auch den Sporn (oder eine Andeutung desselben) hinter den Flügeln ausfüllt. Wir finden in dieser Gattung sowohl gut gespornte als auch nur mit einem Kinn versehene Arten, wie z. B. *Cephalanthera longifolia* var. *gibbosa*. Die entwicklungsgeschichtlich wichtige Tatsache ist die Spornbildung, die dann bei *Limodorum abortivum* einen Höhepunkt erreicht. In den beiden anderen Arten *L. brulloi* und *L. trabutianum* kommt sie aber nur mäßig zum Zuge. Wenn wir die Hypochilien von *Cephalanthera* mit den Hypochilien von *Epipactis*-Vertretern der Sektionen *Atrochilium*, *Cymbochilium* und *Megapactis* vergleichen, so sollen diese drei Sektionen zusammengefaßt werden, da die Unterschiede untereinander nur quantitativ sind. Bei (*Eu*-)*Epipactis* erkennen wir im Gegensatz zu den offenen Hypochilien (die ein primitives cephalantheroides Merkmal darstellen) der anderen Sektionen eine fast geschlossene Nektariumform, die eine gesteigerte Nektarproduktion bewirkt. Es scheint, daß die Seitenlappen sich zu diesem geschlossenen becherartigen Nektarium vereinigt haben. Diese Entwicklung ist anders als bei *Cephalanthera*, bei der diese Hypochilflügel eine Spornbildung eingeleitet haben. Im Säulenbau aber ist *Cephalanthera* deutlich von *Epipactis* zu unterscheiden. Bei *C. rubra* sind neben der Carina stylidii auch die beiden anderen Griffeläste (im Längsschnitt dargestellt) besonders schön zu sehen. Das Rostellum hat noch kein Viscidium entwickelt, das Antherenfilament ist lang und schmal sowie mit einem Fortsatz versehen, an dem die Anthere sogar bewegt werden kann. Die Narbe ist von einem Wulst umgeben und \pm konkav. Die Staminodien gehen bis zur Lippenbasis herunter. Eine offene Frage ist, wie überhaupt bei den *Neottioideae*, ob der dorsale sockelartige Teil des Stamen aus filamentösem oder aus staminodialelem Gewebe oder eventuell aus einer Fusion dieser beiden Texturen besteht. Bei anderen Gattungen ist des öfteren ein Nachweis dieser Fusion gelungen. Die Gattung *Limodorum* mit drei Arten, dem allogamen *L. abortivum* und den autogamen Arten *L. brulloi* und *L. trabutianum*, zeigt die meisten Bildungsabweichungen in der Subtribus, durch die aber viele Phasen der Orchideengenese erklärt werden. Bei der Varietät *polyandrum* von *L. abortivum* werden drei bis vier Antheren entwickelt, oft findet man auch triviscidiale Pflanzen. Manchmal sind wie bei *L. brulloi* auch alle fünf Staminodien vorhanden. Die vielen Monstrositäten führen nicht zum genetischen Tod. Im Gegenteil: Die Gattung ist sehr erfolgreich und weit verbreitet. Die Gattung *Aphyllorchis* (Abb. 35,5) zeigt im Säulenbau viele Ähnlichkeiten mit den Gattungen *Cephalanthera* und *Limodorum*. Die Lippe ist in ein Hypo- und Epichil gegliedert. Das Hypochil besteht aus zwei kleinen aufrechtstehenden Flügeln wie bei *Cephalanthera* und *Megapactis*. Das Klinandrium ist sehr tief ausgeformt und wird von einer breiten Carina stylidii durchzogen. Die Narbe ist konkav.

Neue Gattungen, die provisorisch zur Subtribus Cephalantherinae gezählt werden

Mit der schon vorgestellten Gattung *Archineottia* haben wir Bekanntschaft mit einer Ur-Orchidee gemacht, die, wenn auch autogam, atavistisch eine Zwischenstufe von den *Lilliflorae* zu den *Neottioideae* darstellt. Mit *Tangtsinia nanchuanica*, einer monotypischen Gattung aus Szetschuan, finden wir wieder eine terminale Narbe ohne den Ansatz einer Differenzierung und als besonderes Merkmal fünf Staminodien, die uns zusammen mit dem Stigma eine Ursituation der Orchideengenese vergegenwärtigen. Wie man sich eine *Lilliflorae*-Blüte mit 2x3zähligen Staminalkreisen rund um das Stigma vorstellt, so wird diese Erwartung bei *Tangtsinia* in der Form von fünf Staminodien und einem fertilen Stamen realisiert. Die Narbe wird im Gegensatz zu einem *Lilliflorae*-Stigma tief und horizontal unter dem einzigen fertilen Stamen gebildet. Die Lippe ist noch den Petalen gleichwertig und nicht differenziert. Die Blütenblätter sind flach ausgebreitet und haben noch keine Schutzfunktion für die reproduktiven Organe übernommen. Nach unserer Definition der Orchideenentwicklung haben wir eher ein lilienartiges Gewächs als eine Orchidee vor uns. Wie verschieden sich der Verlust, die Reduktion oder der Umbau der fünf zu erwartenden Staubblätter zeigen kann, ist am Beispiel der ebenfalls monotypischen Gattung *Diplandrorchis* zu ersehen. Eine eigenartige Diandrie ist das Hauptmerkmal dieser Gattung. Dem uns bekannten fertilen Staubblatt A3 steht das unpaarige fertile Staubblatt B3 (beide intrors orientiert) des inneren Kreises gegenüber. Die Narbe ist terminal gelagert, das Klinandrium und die Staminodien fehlen. Mit *Sinorchis simplex* (Abb. 21), bei der ein zweilappiges apikales Stigma zu erkennen ist, zeigt sich bereits ein Rostellum und zwei lineare Staminodien neben den Narben. *Thaia saprophytica* hat unter der Narbe eine von der Säule abgewinkelte zungenartige Struktur, die vielleicht als Staminodium gedeutet werden kann. Diese Struktur ist abwärts gerichtet, während in den meisten Fällen beim Auftreten des Staminodiums B3 dieses aufwärts gerichtet ist. Ähnlichkeiten zu *Limodorum brulloi* und *Limodorum trabutianum* sind vorhanden. Es fehlt allerdings bei *Thaia* die Lippendifferenzierung in ein Hypo- und Epichil. Bei *Stigmatodactylus paradoxa* (Abb. 20) ist auch eine von der Säule rechtwinklig abstehende Struktur unter der Narbe zu erkennen, die wahrscheinlich das Staminodium B3 ist. Bei *Petalochilus saecatus* (Abb. 24) sind die Staminodien B1+B2 unter der Narbe bogenartig durch das Staminodium B3 verbunden. Bei *Didimoplexis* und *Didimoplexiella* findet man zwei auffallend geflügelte, nach vorne verlängerte und abwärts gerichtete Staminodien unter der Narbe. Bei *Adenochilus nortonii* (Australien) findet man unter dem Stigma eine bis zum Säulengrund gehende leistenartige Struktur, die von BRIEGER, der nur Herbarmaterial untersucht hat, als Drüse gedeutet wurde. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist dieses Gebilde wie auch die infrastigmatischen Platten, die bei den ONCIDIEAE häufig zu finden sind, stylarer Natur. Stylodien sind stylare Bildungen, die in vielen Familien entwickelt werden. Die Krokusblüte z. B. zeigt stark zerteilte Griffeläste. Eine gene-

relle Untersuchung stylarer und staminaler Gewebe, die für phylogenetische Aussagen wichtig wäre, wird in einer weiteren Arbeit durchgeführt werden. Die Narbe ist wulstig umrandet, deutlich zweiteilig und ähnelt in der Gestalt der *Pterostylis*-Narbe, nur mit dem Unterschied, daß die beiden Narbenteile schräg auseinandergezogen sind (bei *Pterostylis* sind die Narben parallel gelagert). Das Rostellum ist gut entwickelt und weist zwei Viscidien auf, die in der Mitte durch einen Bogen verbunden sind. Die Doppelviscidien waren bisher in der Unterfamilie *Neottioideae* noch nicht bekannt. Die Staminodien gehen von der Columnabasis bis über die Anthere hinaus und sind mehrteilig angelegt. Wir finden die Anthere auch seitlich von staminodialer Substanz umwallt. Die Gattung *Adenochilus* bildet keine Wurzelknollen aus, sondern entwickelt ein Rhizom mit fleischigen Wurzeln. *A. nortonii* ist an Feuchtbiootope gebunden und scheint sich vegetativ zu vermehren. In den Blauen Bergen (New South Wales) habe ich diese Art unter Wasserfällen gefunden. Die Lippe ist wie bei *Megastylis* oder *Caladenia* mit vielen Drüsen versehen, was für die Orchideenflora Gondwanas typisch ist. Das Doppelviscidium ist nur bei den *Epidendroideae* in den Subtriben *Glomerinae*, *Podochilineae* und *Liparidinae* bekannt. Ein weiteres Problem ist die geheimnisvolle, unterirdisch blühende australische Gattung *Rhizanthella*, mit *Rh. gardneri* und *Rh. slateri* (die ich südlich von Sydney beobachten konnte), die nach P. BURNS-BALOGH mit *Cephalanthera* verwandt ist. Zu beachten ist, daß hier eine *Cephalantherinae* (die eigentlich nur in den *Fagus*-Gebieten der Nordhemisphäre vorkommen) die *Nothofagus*-Zone der Südhemisphäre erreicht hat. Die Subtribus *Cephalantherinae* ist, wenn wir *Tangtsinia*, *Diplandrorchis*, *Sinorchis*, *Rhizanthella*, *Epipogium* (die wahrscheinlich aus der Subtribus ausgegliedert werden muß) und *Thaia* dazuzählen, ein Problemfeld, in dem sich die meisten entwicklungsgeschichtlichen Sphynxen befinden. Die *Limodorinae* (sensu BENTHAM) entsprechen unseren *Cephalantherinae*, beinhalten aber noch die Gattung *Lecanorchis*, die zu den *Vanillinae* zählt. Nach den molekularen Daten wurde diese zwischen den apostasioids und cypripedoids eingereiht. Für uns Europäer ist es ein Glück, daß viele Vertreter dieser rätselhaften Subtribus, in der viele Entwicklungslinien zusammenlaufen, in unseren Breiten vorkommen.

Die Subtribus Physurinae

Die Subtribus *Physurinae*, die in die Gattungsreihe *Diplostigmata* mit zwei Narben (primitives Merkmal) und in die weiterentwickelte Gattungsreihe *Haplostigmata* (eine Narbe) zerfällt, kann wegen des enormen Umfanges nicht umfassend vorgestellt werden. Nur *Ludisia discolor* (Abb. 36), wird in der Folge eingehend besprochen werden. Die *Physurinae* zeichnen sich durch besondere staminodiale und blütenbiologische wirksame Bildungen aus. In vielen Gattungen, die ich untersucht habe, ist ein Hamulus oder eine Tegula vorhanden. F. RASMUSSEN hat neben dem

Abb. 36: *Ludisia discolor*

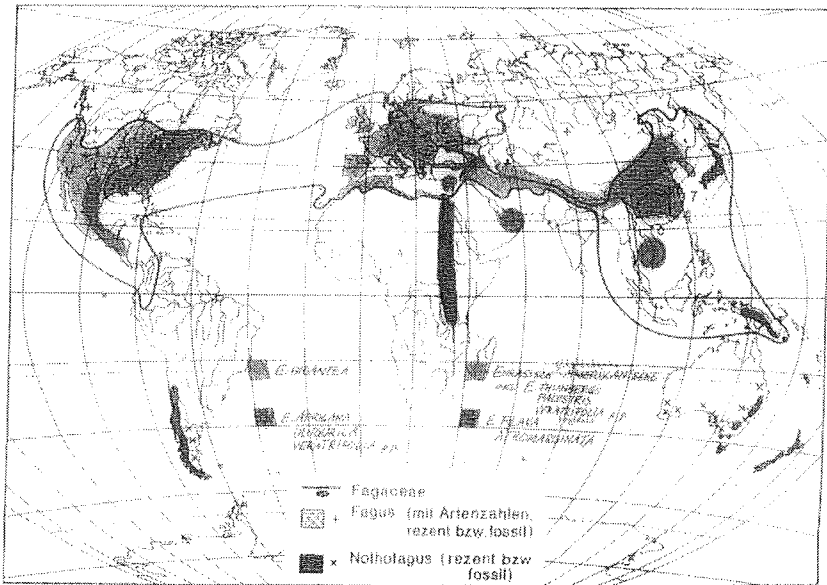


Abb. 37: Verbreitungskarte der Fagaceae

Die Fagaceae

73

seit ungefähr 90 Mio. Jahren (dies ist durch Fossilfunde belegt). Sie waren und sind als Landbiomasse wohl unübertroffen. Was uns daran besonders interessiert, ist die Tatsache, daß die Orchideen vor ca. 65 - 85 Mio. Jahren entstanden sind und in dieser Buchengemeinschaft immer vertreten waren und heute noch vertreten sind. Diese Lebensgemeinschaft der Buchenwälder ist uralt. In einer anderen Arbeit habe ich mich mit den vielen Saprophyten sowohl unter den Orchideen (viele der hier behandelten Gattungen gehören auch dazu) als auch in anderen Familien, wie z. B. in den Gattungen *Paris*, *Pyrola*, *Monotropa* etc. (die letzte Gattung ist eigentlich ein *Fagus*-Saprophyt, die mit der manchmal auch unterirdisch blühenden Art *Monotropa hypophegea*, in Mexiko und Burma ihre Südverbreitung erreicht) beschäftigt. Saprophytismus ist immer mit Mykorrhiza verbunden, und die Buchenwälder bilden das geeignete Substrat für die meist basiphilen Pilze. Die Orchideen-Mykorrhiza ist etwas Spezifisches und kommt nahe an den Parasitismus heran, den es bei den übrigen Monokotylen überhaupt nicht gibt. Auffallend ist bei den Orchideen, daß sie neben Fungistatika auch Mittel gegen pflanzliche Parasiten entwickeln. Parasiten aus der Familie *Scrophulariaceae* bevorzugen - experimentell von H. Chr. WEBER (Marburg) nachgewiesen - vor die Wahl gestellt, Orchideen zu attackieren oder den Freitod zu suchen, letzteres. Die ökologische Monotonie unserer Buchenwälder (*Fagus silvatica*, *Carpinus betulus*, im Süden *F. orientalis* und *C. orientalis*) wird nur vom Substratwechsel und der wahrscheinlich damit verbundenen unterschiedlichen Mykorrhiza unterbrochen, da die Buche sowohl basische als auch saure Bodenarten ertragen kann. Ausnahmen gibt es im Pamir, wo der Buchenwald teilweise durch *Juniperus*-Arten ersetzt wird. In der italienischen Serra findet man auch die Buche in der Minderzahl gegenüber Tannen und der kalabrischen Kiefer. Dies ist die Heimat von *E. aspromontana* und *E. schubertiorum*. *E. dunensis* und *E. phyllanthos* z. B. haben sich ebenfalls in den Pineten (meist adventiver Herkunft) der atlantischen Küsten angesiedelt. Auch die Zoologen sind von diesen alten Lebensgemeinschaften, deren Vertreter auf Buchenbiotopen spezialisiert sind, überzeugt. Die Schädlingsfauna der *Fagaceae* unter Einschluß von *Nothofagus* weist auf eine sehr lange Spezialisierung hin. Die primitive Unterfamilie der Frauenschuhartigen ist auch zum Großteil in *Fagus*-Wäldern anzutreffen. Es muß allerdings eingeräumt werden, daß die *Cypripedioideae* wahrscheinlich in einem gemeinsamen Tropenbereich Asiens und Amerikas entstanden sind. Die ursprünglichen Paphiopedilen sind nämlich tropischer Herkunft. Aber auch in diesen Tropenbereichen sind *Fagaceae*-Vertreter zu finden. *Paphiopedilum* in Neuguinea erreicht z. B. die *Nothofagus*-Zone. Die Gattung *Cypripedium* ist die jüngste Gruppe der Frauenschuharten, wie dies E. LUCKE durch seine vergleichenden Untersuchungen an den Narbenkanälen der *Cypripedioideae* festgestellt hat, und sie ist auch an *Fagus*-Gesellschaften gebunden. *Goodyera* und *Epipogium* kommen ebenso in beiden *Fagus*-Arten vor. Es scheint das Wiegenlied der ersten primitiven terrestrischen Orchideen in Buchenwäldern erklingen zu sein. Die meisten Orchideen leben heute als Epiphyten. Epiphytismus

ist aber sicher ein abgeleiteter Zustand. Wenn wir wieder einen Blick auf die Weltkarte der *Fagaceae* werfen und auf die Verbreitung von *Epipactis* zurückkommen, erkennen wir, daß die *Fagaceae* (wie auch die *Magnoliaceae*) im Riesenkontinent Afrika weder rezent noch fossil dokumentiert sind. Andere Gondwana-Familien wie die *Proteaceae* sind sowohl in Afrika als auch in Südamerika und Australien vertreten. Afrika ist der Kontinent der basitonen terrestrischen Orchideen mit der Höchstentfaltung der Triben *Diseae* und *Satyrieae*. Die letzte Tribus ist sogar über die lemurische Brücke bis nach Asien verbreitet. Die Unterfamilie *Neottioideae* ist bis auf *Corymborkis* (pantropisch), *Epipactis* (eurasisch-nordamerikanisch), *Epipogium* (nord- und südhemisphärisch), *Platylepis* (afrikanisch), *Cheirostylis*, *Haeteria*, *Zeuxine* (die letzten drei asiatisch), *Goodyera* (kosmopolitisch), *Maniella* (neotropisch mit westlicher Dispersion nach Afrika) und *Gymnochilus* (endemisch auf den Maskarenen) in Afrika sehr unterrepräsentiert. *Epipogium aphyllum* ist ein Florenelement, das in der Nordhemisphäre sehr verbreitet ist. *Epipogium roseum*, eine autogame Art, erreicht neben Afrika auch das Himalaya-Gebiet und das Gondwana-Areal. Viele neue autogame *Epipogium*-Arten wurden in Indien und Asien in jüngster Zeit gefunden. Diese sind ein Sorgenkind der Systematik. Die so deutliche Bindung von *Epipactis* an die Buchenzone erfährt in Afrika eine Ausnahme. Wir müssen nun das Vorkommen der Gattung *Epipactis* mit den Sektionen *Megapactis* und *Cymbochilium* in diesem Kontinent erklären. Unter Aufrechterhaltung der Buchenwaldtheorie ist darauf zu verweisen, daß die Vertreter der Sektion *Cymbochilium* (mit *E. veratrifolia* und *E. consimilis*, deren Status noch geklärt werden muß, da nach R. SCHLECHTER immer wieder Verwechslungen mit *E. royleana* vorgekommen sind) der Sektion *Atrochilium* (mit *E. palustris*) und der *Megapactis*-Sektion eine auffallende Hydrophilie zeigen. Das heißt, daß das Wasserangebot in ihren Biotopen bedeutend sein muß. Man findet die Vertreter dieser drei Sektionen in Flachmooren, an Rieselhängen, an Bach- und Flußufern, kurzum nach der Formel: Sonne am Kopf und Wasser im Schuh. Aus *E. veratrifolia*, die sogar noch an Wüstenquellen, wie z. B. im Sinai-Gebiet, ihr Dasein fristet, könnten über südliche Wanderwege die Arten *E. africana* und *E. ulugurica* entstanden sein. *E. somaliensis* und *E. abbyssinica* sind wahrscheinlich nur Synonyme von *E. veratrifolia*.

Sektion **Megapactis**

Und nun zu den drei Sektionen, die nur quantitativ voneinander zu unterscheiden sind. *E. palustris* (Abb. 4,4; aus der Sektion *Atrochilium*) weist folgende Säulenmerkmale auf: Die Anthere hat eine stumpfe Spitze, das Antherenfilament ist kurz und breit und geht in einen Sockel über, der wahrscheinlich aus staminalem Gewebe besteht. Die gut entwickelten Staminodien überragen das Narbenniveau und bilden die seitlichen Klinandriumverschlüsse. Die Carina stylidii, die weit zurück bis zum

Säulenrücken geht, ist als starke Leiste zu erkennen. Der Hamulus ist als dreieckiges Gebilde mit der Spitze gegen die Pollinien gerichtet, in die er nach dem Aufreißen der Theken eindringt. Die Narbe ist - von vorne betrachtet - deutlich konkav und weist an den Ecken links und rechts eine viscidienartige Figur auf. In manchen Populationen war ein Zähnnchen unter der Narbe vorhanden, wie dies H. KURZWEIL festgestellt hat. Diese Zähnnchen unterhalb der Stigmaregion stellen meistens das unpaarige Stamen des inneren Staubblattkreises (B3) dar, wie z. B. bei *Limodorum trabutianum* (Abb. 19,1). Manchmal aber sieht man bei *Chloraea*, *Gavilea*, *Tropidia*, *Anoectochilus* und *Pterostylis* unter der Narbe zwei Träger-Strukturen, die wahrscheinlich die beiden Griffeläste (oder deren Sonderbildungen), deren dritter die Carina stylidii ist, darstellen. Stigmatophoren gibt es in der Tribus Habenariinae (*Orchidoideae*). Die Histogenese dieser Gebilde aber ist noch zu wenig erforscht, um sie mit den Narbenträgern der *Orchidoideae*, deren Rostellum organophyletisch anderen Ursprungs ist, homologisieren zu können. Da die Stigmatophoren bei *Habenaria* nur in Zweifzahl vorhanden sind (man erwartet vom *Liliiflorae*-Erbe her drei Narbenträger, weil der Griffel wie auch die Narben trimer sind), ist ihre Homologisierung mit dem Stylus sehr fraglich. Das Viscidium von *E. palustris* ist sehr stark entwickelt und ballähnlich geformt. Die Lippenkonstruktion besteht aus einem offenen Hypochil mit zwei Flügeln und einer Drüsenreihe am Grunde. Das bewegliche Epichil, von höchster blütenbiologischer Bedeutung, zeigt zwei riesige primitive Calli, die kaum gegliedert und apikalwärts nicht verlängert oder gefeldert sind, wie wir dies bei (*Eu*-)*Epipactis* sehen.

Bei *E. veratrifolia* (Sektion *Cymbochilium*) sehen wir morphologisch-strukturell eine völlige Übereinstimmung mit *E. palustris*. Die Unterschiede zwischen beiden Arten sind nur im quantitativen Bereich gegeben, haben aber entwicklungsgeschichtlich eine geringere Bedeutung.

Es folgt nun eine Kurzbesprechung der Sektion *Megapactis*, die in der Grundkonstruktion mit den Vertretern der Sektionen *Atrochilium* und *Cymbochilium* übereinstimmt. Aus diesem Grund sollen sie in einer Sektion vereint werden.

E. gigantea (Abb. 32,3 und 35,2) ist großblütig. Der Pollen ist sehr pulverig und bedeckt den Hamulus meistens schon in der Knospe, die Narbe ist deutlich triviscidial. Als Bestäuber wurden *Syrphiden* beobachtet.

E. royleana ähnelt der *E. gigantea*, und erreicht eine vertikale Verbreitung bis 4000 msm (*E. helleborine* erreicht im Himalayagebiet sogar 4500 msm, was sehr fraglich ist, da das Schwarz-Weiß-Bild von dieser *E. helleborine* von sehr schlechter Qualität ist). Die Blütenbiologie ist verschieden. *Bombus*-Arten wurden als Bestäuber beobachtet, die Narbe ist deutlich triviscidial.

E. flava: tropisch. Die Narbe ist deutlich triviscidial, die Wuchshöhe nur 30-40 cm; Thailand, River Kwai.

E. atromarginata: tropisch, aber bis 80 cm hoch, ähnelt der *E. flava*, zeigt aber weißgrüne und bläuliche Blütenfarben, Narbe deutlich triviscidial; Laos und Vietnam.

E. thunbergii: eine leichte Verrohrung des Hypochils ist festzustellen, was als Andeutung des Mesochils zu bewerten ist, kommt der *E. africana* am nächsten; Japan und Ostasien.

E. ulugurica (Abb. 35,4): es ist nur die Zeichnung einer Lippe bekannt, die deutlich dreiteilig ist (mit breiten Hypochilflügeln ohne Mesochilbildung) und sich dadurch von *E. africana* unterscheidet; Hochgebirge in Tanzania und im ehemaligen Mozambique.

E. africana (Abb. 35,3): von allen bekannten *Epipactis*-Arten durch eine Mesochilbildung verschieden (wodurch die Gründung einer eigenen Sektion zu erwägen ist), die durch eine Verengung des Hypochils hervorgerufen wurde; afrikanische Hochgebirge bis zu 3750 msm; Wuchshöhe bis zu 3 ½ m. Das blütenbiologisch wirksame mobile Epichil (das bei allen *Megapactis*-Arten vorkommt) ist als Primitivum zu deuten. Der umgekehrte Evolutionsgang, daß sich aus dem (*Eu*-)*Epipactis*-Nektarium diese *Megapactis*-Hypochilform entwickelt hätte, ist schon durch die Übereinstimmung mit dem *Cephalanthera*-Hypochil (die Gattung *Cephalanthera* ist eindeutig primitiver als *Epipactis*) abzulehnen. In der Gattung *Aphyllorchis* (Abb. 35,5) sind auch auffallende Hypochilien mit kurzen Flügeln zu finden.

Zusammenfassung der *Megapactis*-Merkmale:

1. Hochwüchsige und große Pflanzen

2. Epichil mit großen, ungegliederten Calli

3. Epichil mobil: Bei *E. helleborine* ist an einem Atavismus eine sehr schmale Verbindung zwischen Epi- und Hypochil gefunden worden, wodurch eine hohe Epichilmobilität wie bei *Megapactis* zu beobachten war. Bei einer anderen *E. helleborine*-Abweichung sieht man zwei ganz einfache, aber riesig entwickelte Calli, wie wir sie von *Megapactis* kennen. Diese beiden Atavismen bedeuten zwei interessante genetische Erinnerungen an die *Megapactis*-Vergangenheit.

4. Die typische offene Hypochilform ist ein sehr primitives Merkmal, wie wir dies bei *Cephalanthera* und bei *Aphyllorchis* finden.

5. Ausgeprägte Hydrophilie

6. Enorme Resistenz gegen starke Insolation.

Im großen und ganzen sind diese Merkmale nur quantitativ abgewandelt und auch bei den Sektionen *Atrochilium* und *Cymbochilium* zu erkennen.

Sektion **Epipactis**

Bevor wir uns nun endgültig der Sektion (*Eu*-)*Epipactis* zuwenden, deren Fülle einerseits wegen der vielen obligaten oder fakultativ autogamen Arten, andererseits wegen der vielen Lusi, Subspezies und Varietäten von *E. helleborine* s.l., systematisch schwer einzuordnen ist, ist zu überlegen, warum z. B. *E. helleborine* in den USA völlig stabilisiert ist und fast keine Varietäten aufweist. Voraussetzung dafür ist, daß *E. helleborine* in den USA autochton und nicht adventiv vorkommt. Durch Beobachtungen erhärtet ist die Ausbreitung von *E. helleborine* in den USA seit dem Jahre 1879. Seit einigen Jahren ist auch *E. atrorubens* in den USA nachgewiesen, wobei es sich nach Beobachtungen von europäischen Botanikern aber nur um eine rotblühende *E. helleborine*-Varietät handeln soll. Die Bestäuber sind wie in Europa unter den Faltenwespen zu finden. Das ist ein Beweis mehr für die Anpassungsfähigkeit dieser Art. I. MÜLLER hat in einer exzellenten Arbeit das Pollenvektorenspektrum analysiert und festgestellt, daß Alkohol unter Mitwirkung von Hefepilzen im Hypochil synthetisiert wird. Sie konnte viele der Bestäuber in einem trunkenen Zustand beobachten, wie dies auch D. SZLACHETKO an *Epipactis*-Sippen an der Ostseeküste gesehen hat. Von diesen konnte er die Hummeln im betäubten Zustand einsammeln. Nach diesen Beobachtungen scheint dieser synthetisierte Alkohol eine blütenbiologisch wirksame Attraktivität zu sein. Ein Beweis für das autochtone Vorkommen dieser Art wäre die Parallele zu *Cephalanthera*, *Listera*, *Cypripedium* (*C. arietinum* in Nordamerika und das sehr nahe verwandte *C. plectrochilum* in China), *Malaxis* etc., die auch ein eurasisch-amerikanisches Verbreitungsbild aufweisen.

Im Gegensatz zu diesem Beispiel der Stabilisierung von *E. helleborine* in den USA müssen wir im eurasischen Raum eine permanente Hybridisierung postulieren, um die unübersichtliche Artenzahl erklären zu können. Nach E. MAIR, einen bekannten amerikanischen Evolutionstheoretiker, kommen bei Hybridisierung Merkmale, die bei keinem der Eltenpaare vorhanden waren, zum Vorschein. Diese neuen Merkmale aber kann man bei anderen Arten der Gattung beobachten. Am Ulrichsberg in Kärnten habe ich hybridogene Heterosis-Pflanzen mit 1,15 m Wuchshöhe gefunden, die schon vor *E. atrorubens* (die als Hybridpartner in Frage kommt) blühen. Als Hybridisierungspartner von *E. helleborine* kommen vor allem die sympatrischen

Arten *E. atrorubens*, *E. purpurata* und auch die vielen autogamen Arten in Frage, die durch Rückkreuzungen aber an morphologischem Profil verloren haben, so daß die Hybridderivate kaum mehr zu erkennen sind. Außerdem können die vielen allogamen Arten, die in letzter Zeit beschrieben wurden, an dieser Hybridisierung beteiligt sein. Von den vielen Arten wurden seit HAGERUP nur wenige karyologisch untersucht, wobei viele Unterschiede festgestellt wurden. Man hat z. B. die triploide *E. atrorubens* ssp. *triploidea* mit $2n = 60$ gefunden. In der Schweiz wurde dieselbe triploide Art von MEILI-FREI gefunden und karyologisch untersucht. Nur DNS-Analysen oder die Elektrophorese könnten, wenn alle Elternarten bekannt sind, Aufklärung bringen. Ökologisch bedingte Einnischungen können auch eine Artenbildung nach sich ziehen. Dies trifft mehr für die Arten der Auwälder und für Arten feuchter Waldgebiete (z. B. *E. greuteri*) zu. Außerdem wurde durch Exkursionen und Herbarstudien in Duschanbe (Tadschikistan) eine weitere enorme Artenentfaltung im Pamir-Gebiet, vorwiegend in *Juniperus*-Wäldern, festgestellt. Dort habe ich viele autogame Arten, die Anklänge an *E. muelleri* und *E. leptochila* und sogar *E. distans* und *E. rechingeri* aufwiesen, gesehen, konnte aber die Studien wegen kriegerischer Unruhen in diesem Gebiet nicht fortsetzen. Im Pontus gibt es *E. helleborine*-Populationen mit violetten Laubblättern, und in Italien bei Alpe di Benedetto finden sich neben *E. muelleri*, *E. leptochila*, *E. neglecta*, *E. gracilis*, *E. meridionalis*, *E. purpurata* und *E. microphylla* auch einige polymorphe *E. helleborine*-Populationen. Im österreichischen Burgenland sind neben einer üppigen Entfaltung des *E. helleborine*-Aggregates, ebenso viele autogame Arten wie *E. greuteri*, *E. gracilis*, *E. nordeniorum*, *E. albensis*, *E. voethii*, *E. muelleri* und *E. pontica* und die allogamen Arten wie *E. purpurata* und *E. atrorubens* festzustellen, die allerdings sehr selten mit *E. helleborine* (wegen der unterschiedlichen Standortsansprüche) gemeinsam vorkommen. Interessant ist das Fehlen von *E. leptochila* im Burgenland. Die Wanderwege vieler dieser autogamen Arten dürften vom Karpatenbogen ausgehen und dann über Ungarn, die Slowakei und Tschechien (in diesen Gebieten habe ich noch viele neu zu beschreibende Arten entdeckt) unser Gebiet erreichen. Das ist der Grund, daß *E. pontica*, die in den Karpaten vorkommt, in Italien nicht zu finden ist. Diese Art wurde aber nahe der österreichischen Grenze in Slowenien gefunden, wodurch auch ein südlicher Wanderweg in die Balkanhalbinsel ermöglicht wird. Interessant ist das Vorkommen der autogamen *E. danubialis* und der allogamen *E. guegelii* auf engstem Raume im Donaudelta, in dessen weiterer Umgebung eine auffällige *E. helleborine*-Sippe vorkommt. Es gibt auch Beispiele dafür, daß *E. helleborine* als Nachbar von anderen Arten völlig ausgeschlossen ist, wie z. B. in *E. greuteri*, *E. albensis*, *E. condensata* und *E. troodi*-Populationen. Bei *Epipactis* spielt auch die Phänologie als Kreuzungsbarriere eine große Rolle, weil die Blühsaison von Mitte April bis Mitte November andauert. Eine Vorliebe für Pineten, ähnlich wie sie die *Epipactis*-Arten des Pamirgebietes für *Juniperus* zeigen, haben die Arten *E. distans* (die jetzt wieder in *E. helleborine* var. *orbicularis* umbenannt wurde) in Hochgebirgspineten.

E. phyllanthos und *E. dunensis* z. B. aber sind in Pinus-Anpflanzungen der atlantischen Küsten anzutreffen. In diesen Fällen kommt es vielleicht zu einer Bindung an Pilzsymbionten, die *Pinus*-Arten bevorzugen. Die einzige amerikanische *Cephalanthera*-Art, *Cephalanthera austinae*, ist auch die einzige acidiphile, saprophytische *Cephalanthera*, die ausschließlich Pineten bewohnt. Zu fragen ist, ob die autogamen Arten „Kleinarten“ von *E. helleborine* s. l. sind, wie dies viele Autoren zu erklären versuchen, oder ob wir sie als selbständige alte Arten teils mit Reliktcharakter betrachten wollen. Ein Beispiel für eine Kleinart könnte *E. leptochila* sein, die in den vegetativen Teilen (Laubblattmorphologie) mit *E. helleborine* annähernd vergleichbar ist. Viele allogame Arten wie *E. aspromontana* etc. zeigen aber auch einige vegetative Merkmale von *E. leptochila*. Die *E. renzii* von Nord-Jütland, ist eine autogame Form, die vegetativ mit *E. neerlandica* übereinstimmt und auch deren Areal besetzt. Eigentlich stellt sie ein status-nascendi-Beispiel von beginnender Autogamie dar.

In diesem Zusammenhang müssen wir auch an Klimaverschlechterungen (Eiszeiten etc.) denken, die auf die Entwicklung autogamer Arten einwirken. Wenn man die Klimaverschlechterungen im antarktischen Bereich, der erst seit 20. Mio. Jahren vergletschert ist, in diese Überlegungen miteinbezieht, haben wir eine vielleicht auffallende Parallele zum eurasischen Eiszeitgeschehen. Bei meinen Studien über die Autogamie war es sehr auffallend, daß die patagonischen *Chloraeinae*, die vom Blütenbau her ausgesprochen attraktiv waren - man hätte Allogamie erwarten können - durchgehend autogam sind. Interessant wäre eine Untersuchung an *Ophrys apifera*, ob sie in unwirtlichen Biotopen eher zur Autogamie neigt und der Süd-Nord-Gradient dafür verantwortlich ist. HAGERUP hat dies bei *Cephalanthera rubra* festgestellt, die an ihren dänischen Standorten autogam ist. Bei den patagonischen *Chloraea*- und *Gavilea*-Arten (wie z. B. *Gavilea lutea*, die eine semikleistogame Art ist, die am Beagle-Kanal vorkommt) ist es aber der Nord-Süd-Gradient (Süden bedeutet hier Antarktisnähe) der Autogamie auslöst. Da fast alle patagonischen Gattungen autogam oder fakultativ autogam sind, stellt sich in diesem Falle bei *Chloraea* und *Gavilea* nicht die Frage, ob es sich hier um „Kleinarten“ handelt, die aus allogamen Vorgängern hervorgegangen sind. Autogamie ist natürlich immer von einer allogamen Form abgeleitet. Wenn schon alle patagonisch-andinen Gattungen der Subtribus *Chloraeinae* diese Autogamietendenz zeigen, können wir das eher auf dem viel zusammenhängenderen Gattungsniveau von *Epipactis* erwarten.

Sind eventuell auch die autogamen *Epipactis*-Arten unter ähnlichen Bedingungen (Ausfall von Bestäubergruppen oder Vordringen in unwirtliche Biotope) entstanden? Eine Aufzählung der autogamen Arten in ihren Lebensräumen könnte diese Frage teilweise beantworten: *Epipactis confusa*, *E. phyllanthos*, *E. dunensis* und *E. renzii* besiedeln die atlantischen Küsten. *E. albensis*, *E. fibri* und *E. danubialis* sind

in den Auwäldern der großen Flußsysteme Mitteleuropas vertreten. In hohen Gebirgszügen des mediterranen Raumes und den Mittelgebirgen Mitteleuropas finden wir *E. pontica*, *E. greuteri*, *E. pseudopurpurata*, *E. komorocensis*, *E. placentina*, *E. gracilis*, *E. persica*, *E. troodi*, *E. campeadori*, *E. olympica*, *E. naousaensis* und *E. rhodanensis*, die noch in den Pyrenäen auf 1450 msm vorkommt (etwas höher auf 1500 msm wächst auch *Epipactis gracilis*). Bei *E. gracilis* reicht dann das Verbreitungsgebiet von Asien bis in die Pyrenäen. Zwischen dem westlichsten Fundpunkt in Sardinien klafft dann eine große Lücke bis zu den spanischen Pyrenäen. Noch immer habe ich deshalb die Hoffnung, auch *E. rechingeri*, die im Iran sympatrisch mit *E. microphylla* und *E. persica* vorkommt, in Europa zu finden. In den Mittelgebirgen und im Hügelland ist *E. muelleri*, *E. leptochila*, *E. neglecta*, *E. peitzii*, *E. bugacensis*, *E. meszekensis*, *E. nordeniorum*, *E. voethii* und *E. tallosii* anzutreffen. Von *E. voethii*, von der nur ein Fundort (am Bisamberg im Urstromtal der Donau) bekannt war, wurde 1997 ein Großvorkommen im Burgenland bei Rechnitz (Grenzort zu Ungarn) in einem Mischwald entdeckt. Interessant ist auch das Vorkommen von *E. provincialis*, die die Lavendelheiden der Provence an extrem sonnigen Standorten besiedelt. *E. aspromontana* und *E. schubertiorum*, die mit *Limodorum brulloi* gemeinsam in der Serra vorkommen, zeigen eine Vorliebe für kalkfreie Böden. Die in diesem Gebiet vorkommende *E. helleborine* ist auch einer Introgression unterworfen, wie man das immer wieder bei sympatrischem Vorkommen von *E. helleborine* und anderen Arten feststellen kann. In den Abruzzen, in der auch die seltene orientalische Hainbuche (*Carpinus orientalis*) vorkommt, habe ich 1997 eine an *E. schubertiorum* herankommende basiphile Art gefunden. Vikarianz sieht man bei *E. atrorubens*, die in Spanien von *E. parviflora*, in Griechenland von *E. subclausa* und in Bulgarien von *E. spiridonovii* vertreten wird. Auffallend ist, daß die *E. helleborine* in *E. neerlandica*- und *E. renzii*-Populationen nicht anzutreffen sind. *E. helleborine* bevorzugt trockenere Böden. Es gibt aber Ausnahmen, wie z. B. in einer Population von *E. fibri* (die in Auwäldern an der Rhone zu finden ist), in der eine eigenartige kleinwüchsige *E. helleborine*-Sippe vorkommt. In Wildenstein (Kärnten) gibt es neben der *E. leutei* an Bachufern stehende kleinwüchsige *E. helleborine*-Pflanzen. Hygrophilie ist in der Sektion (*Eu*-)*Epipactis* bei den autogamen Arten *E. greuteri*, *E. persica*, *E. gracilis*, *E. nordeniorum*, *E. danubialis*, *E. fibri*, *E. albensis* und *E. rhodanensis* zu erkennen. Bei der Eroberung neuer Lebensräume, z. B. bei der Besiedelung von Auwäldern oder Dünen, sind die Vertreter der (*Eu*-)*Epipactis*-Sektion sehr erfolgreich. Die Vertreter der hydrophilen *Megapactis*-Sektion sind dafür nicht geeignet. Diese benötigen dauernd feuchte Böden. Die autogamen Vertreter der (*Eu*-)*Epipactis*-Arten aber sind in periodisch überschwemmten Auwäldern als Pionierpflanzen bestens geeignet.

Sind nun die autogamen Arten aus der *E. helleborine*-Verwandtschaft abzuleiten, oder ist ihnen ein hohes Alter zuzuschreiben? Mit *E. gracilis*, *E. pontica*, *E. muelleri*

und *E. placentina* haben wir sicher sehr alte Formen vor uns. Das *E. muelleri*-Syndrom (bei dem das Klinandrium extrem reduziert und die Anthere zugespitzt ist), das bei *E. renzii*, die aus *E. neerlandica* hervorgegangen ist, zu beobachten ist, finden wir auch bei *E. dunensis* (Holy island), *E. placentina*, *E. naoussaensis*, *E. greuteri*, *E. pseudopurpurata*, *E. komorocensis*, *E. peitzii* und manchmal sogar bei der allogamen *E. cretica*. Ebenso aus Stammarten hervorgegangen ist vielleicht die jüngst beschriebene *E. pseudopurpurata* aus *E. purpurata* und die gleichfalls autogame *E. papillosa* var. *sayekiana* (eine japanische Dünenform) aus *E. papillosa*. Bei *E. microphylla*, einer alten stabilisierten Art mit fakultativer Autogamie (die wahrscheinlich häufig vorkommt, weil die Hamulus-Funktion pro Art verschieden wirksam sein kann), finden wir bereits Anfänge, die zur obligaten Autogamie führen können. Diese permanenten Übergänge von der Allogamie zur Autogamie bei Präsenz der bestäubungsbereiten Insekten müssen wir zu erklären versuchen.

In der Folge werden die bei *Epipactis* zu findenden Autogamiemechanismen vorgestellt.

Die Autogamiemechanismen in der Gattung *Epipactis*:

Wenn wir von Verschleppungen der Pollinien durch Kleininsekten (z. B. durch Thripse, die eine große Rolle bei der Hybridisierung von autogamen Arten spielen können) oder durch Windtätigkeit hervorgerufene Pollinienplazierung auf der eigenen Narbe absehen wollen, kommen wir zu folgenden, die Autogamie bedingenden Mechanismen. Die von P. MARTENS vorgestellte Autogamie (Abb. 38) ist nicht leicht nachzuvollziehen. Im Feld habe ich aber alle Phasen, die er in seinen Zeichnungen darstellt, beobachten können. Auch WIEFELSPÜTZ hat Autogamiefälle bei *E. helleborine* beobachtet. Durch die Vielgestaltigkeit von *E. helleborine* sensu lato ist es unmöglich, die beobachteten autogamen Pflanzen einer Varietät oder Unterart eindeutig zuzuordnen.

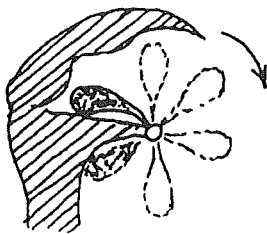


Abb. 38: *Epipactis* - Autogamie durch Pollinien-Rotation

1. Asymmetrie: finden wir bei *E. muelleri* und *E. microphylla*, bei denen die Anthere schief angesetzt ist, sodaß die eine der beiden Antheren-Hälften links oder rechts vom Viscidium mit der Narbe in Berührung kommt. F. TAUSCH hat überzeugend dargestellt, daß die schiefstehende Anthere durch die asymmetrische Entwicklung der Narbe und des Rostellum zustande kommt. Die Anthere paßt sich nur den asymmetrischen Verhältnissen an.

2. Die Form des Rostellum: Das Rostellum kann apikal mit den Pollinien in Berührung kommen. Der Rostellarm, der die Drüse trägt, kann sehr hoch aufgerichtet sein, wie z. B. bei *E. fibri* oder weit unter die Antherenfächer gehen, wie z. B. bei *E. pseudopurpurata*. Durch die Nähe der Pollinien an der Rostelldrüse ist die Bereitschaft zur Autogamie vorgegeben. Nach BRIEGER ist nur die untere Rostellumhälfte fertil, ausgenommen ist die Gattungsreihe *Diplostigmata* der *Physurinae* mit sterilem Rostellum. Zu beachten ist auch die Hamulusfunktion, die jederzeit auch bei anscheinend allogamen Arten Autogamie bewirken kann.

3. Die Pollinienbeschaffenheit ist für die Autogamie von Bedeutung. Der Pollen kann entweder staubig-trocken, pulverig oder körnig-feucht sein. Nach neueren Beobachtungen sind die Pollinien im Knospenstadium vor Aktivierung des Hamulus immer stark durchfeuchtet. Das größte Problem ergibt sich hinsichtlich der Hamulusfunktion. Wenn der Hamulus aktiv ist, scheint er die Pollinien mit Klebstoff zu versorgen und verändert deren ursprüngliche Konsistenz. Der Hamulus wirkt möglicherweise von Art zu Art verschieden. Ein Beispiel: Bei *E. voethii* kommt es in trockenen Jahren zu einem raschen Verfall der Viscidiumfunktionen. Bei hoher Luftfeuchtigkeit bleibt das Viscidium aber einige Tage aktiv. Eingehende Untersuchungen über die Hamulusaktivitäten sind noch ausständig.

4. Carina stylidii (Abb. 28): Diese Leiste, die den mittleren Griffelast darstellt, ist für die Lagerung der Pollinien im Klinandrium sehr wichtig und steht im Zusammenhang mit dem Hamulus, der dem apikalen Ende dieser Leiste aufliegt. *E. cretica* und *E. purpurata* haben eine sehr kräftige Carina stylidii, wobei bei letzterer der riesig entwickelte Hamulus mit dieser Leiste fast verwachsen erscheint. *E. cretica* hat als auffallendes primitives Merkmal auch laubblattartige Brakteen.

5. Klinandrium-Morphologie: Die Pollenschüssel kann kurz oder lang, hoch oder flach oder total verkürzt und überwachsen wie bei *E. muelleri* sein. Bei *Gastrodia sesamoides* ist eine einmalige Entdeckung gelungen. Das Klinandrium höhlt die Säule fast ihrer ganzen Länge nach aus und ist mit den Massulae ausgefüllt. Die Narbe befindet sich an der Basis der Säule und ist vom Viscidium des Rostellums sehr weit entfernt. Das Rostellum ist hoch aufgerichtet und entwickelt eine viscidiumartige Struktur, die von der Säule im rechten Winkel absteht. Die Sepalen und Petalen sind

glockenförmig verwachsen. Die Klinandrium-Veränderungen können Autogamie bewirken. Ob hier Autogamie vorliegt, muß erst überprüft werden. E. KRÖSCHE beschreibt die Narbe von *E. muelleri* als nach hinten fliehend. Damit wäre die Tendenz zu einer terminalen Narbe wie z. B. *Tangtsinia* zu erkennen, bei der das Klinandrium fehlt.

6. Viscidium: Dieses Organ weist zwei Funktionen auf: Erstens die introrse Wirkung auf die Pollinien, die schon deren Konsistenz verändern kann oder auch Blockade-wirkung aufweist. Durch Aufquellung der Pollinien wird die Verbindung zum frontalen Teil des Viscidiums verhindert, wodurch die Narbe von den Pollinien nicht erreicht werden kann. Bei den autogamen Arten aber führt die Klebstoffverbindung zu den Pollinien oft zu deren Vorfall (am frontalen Viscidium links oder rechts vorbei) auf die Narbe. Der frontale Teil des Viscidiums übernimmt die Pollinien als abholbereites Paket für die Pollinatoren. Man muß die gebräuchliche Definition Pollinarium (Einheit von Pollinien und Viscidium) erweitern, weil das Viscidium mit dem Hamulus zwei verschiedene, mitunter konträre Funktionen ausübt. Die Doppelfunktion des Viscidium sollte von Art zu Art genauer untersucht werden. Bei *E. muelleri* konnte ich in einigen Populationen eine starke viscidiale Aktivität feststellen. Im Knospenstadium kommt es zur Sekretbildung durch einen sehr stark rudimentierten Hamulus, der von einem rudimentierten Viscidium gebildet wird. Dieses Sekret zieht Fäden in die beiden Theken. Bei *E. atrorubens* ist der Hamulus besonders schön entwickelt und mit einer Nadel auf seine vielfache Länge auszustrecken. Ohne Hamulusaktivität können die Pollinien im Klinandrium vertrocknen. Diese vertrockneten Pollinien sind bei *E. helleborine* nur mit Gewalt aus der Pollenschüssel zu entfernen.

Historischer Überblick

Es hat 120 Jahre gedauert, bis man die Erkenntnisse H. MÜLLERs ernst genommen und *E. muelleri* als gute Art erkannt hat. Nicht einmal Unterschiede im vegetativen Bereich (durch ihre besondere Laubblattmorphologie und Färbung) hat man als Unterschied zu *E. helleborine* gewertet. H. MÜLLER hat sich auch um die Artberechtigung von *E. microphylla* bemühen müssen. W. ZIMMERMANN hat mit der Gattung *Parapactis* seinen Protest gegen die Einbeziehung von *E. muelleri* in die *E. helleborine*-Gruppe zum Ausdruck gebracht. Bei dieser Gelegenheit muß man auch an das *E. viridiflora*-Unglück erinnern. *E. viridiflora* ist ein Taxon, das die gesamte Fachliteratur sehr lange beschäftigt hat, und von dem es keinen Herbarbeleg gibt. Dieses Taxon war eine langanhaltende Mystifikation, die aus dem Unvermögen resultierte, die Säulenmerkmale zu gewichten. Es gibt z. B. im KELLER-SCHLECHTER-SOO keine einzige Abbildung einer autogamen *Epipactis*-Art. Leider wurde die Zweitfunktion des Viscidiums nicht erkannt. Aus diesem Grund müssen wir diese Funktionen neu überprüfen. Obgleich H. MÜLLER, Ch. DARWIN,

F. RASMUSSEN und H. KURZWEIL (die beiden letzten haben durch SEM- und REM-Aufnahmen viele ontogenetische Stadien der Gattung *Epipactis* untersucht) sich mit *Epipactis* eingehend beschäftigt haben, ist dieser Hamulus (Abb. 33,3; RASMUSSEN hat übrigens diesen Hamulus als erster, allerdings nicht bei *Epipactis*, sondern bei *Microtis* und *Ponthieva* beschrieben) nicht gefunden worden. Der hervorragende Epipactologe E. KRÖSCHE hat im Jahre 1928 bereits diese Entdeckung gemacht. Er schreibt: „Das Rostellum ist mit einem nach hinten gerichteten Höcker versehen“, womit er den Hamulus gemeint hat, den er aber trotz seiner sprichwörtlichen Genauigkeit leider nicht weiter untersucht hat. In der Zwischenzeit bin ich als Bearbeiter der gesamten Unterfamilie Neottioideae in einigen Gattungen, vor allem bei *Epipactis*, auf einen Hamulus gestoßen. Der Hamulus scheint viel weiter verbreitet zu sein, als bislang angenommen wurde. Bei *Liparis loeselii* habe ich einen neuen Autogamiemechanismus, der mit einer Hamulusfunktion zusammenhängt, festgestellt. *L. loeselii* besitzt zwei Viscidien (dies ist ein äußerst seltenes Merkmal innerhalb der Unterfamilie *Epidendroideae*), die auch nach innen eine hamuloide Funktion ausüben, durch die die vier kugeligen Pollinien (dies ist nur in der Knospe festzustellen) mit einer Drehbewegung auf den vorderen Teil der Viscidien zu liegen kommen und von dort in die tief gehöhlte Narbengrube eingelagert werden. Diese Bewegung kommt durch eine fingerartige Ausstülpung der Viscidien (Hamulus!?) zustande, durch die die Pollinien nach vorne gezogen werden. Nach Erreichen des autogamen Zustandes ist weder vom frontalen noch vom introrsen Viscidium eine Spur zu erkennen. Bei der Abwärtsbewegung der Pollinien in die Narbengrube wurden diese klebstoffliefernden Organe zur Gänze in der Narbe aufgelöst. Ähnlich ist die Situation bei *Malaxis monophyllos*, bei der auch zwei, aber fast schon miteinander verschmolzene Viscidien zu sehen sind. Bei den *Liparidinae* gibt es sowohl in der Ein- wie auch in der Zweizahl Viscidien oder auch nur Sekretionszonen am oberen Rostellumrand mit Klebtröpfchen-Bildung. Bei *Corallorhiza trifida* habe ich 100%ige Autogamie festgestellt, die durch ein ähnlich hamuloides Viscidium herbeigeführt wird. Zusätzlich wird die Anthere gleich nach der Anthese wie auch bei vielen anderen *Epidendroideae* abgeworfen, was zur Autogamie führen kann. BRIEGER hält das Viscidium bei den *Epidendroideae* (bei denen es viele Zwischenformen zwischen Arten mit funktionierenden Viscidien und nur rostellaren sekretorischen Aktivitäten gibt) für primitiv. Vielleicht ist auch der Hamulus in diesem Sinne als Teil dieses Viscidiums zu deuten.

Merkmale

Wenn wir uns nun der Merkmalsanalyse der vegetativen Teile und der Blütenmorphologie zuwenden, unterscheiden wir im Wurzelbereich Flach- oder Tiefwurzler. Das Rhizom kann entweder waagrecht oder vertikal ausgerichtet sein. Die Wurzeln können sehr dick und fleischig oder manchmal sehr dünn sein. Bei *E. bugacensis*

gehen die wassersuchenden Wurzeln z. B. sehr tief in das Substrat. In der Laubblattmorphologie unterscheiden wir die Scheiden-, die Laub-, die Hochblätter und die Brakteen und deren Dimensionen und Farben (z. B. chlorotisch-gelb, grün oder violett). In der Blüte sind die Sepalen und Petalen-Formen zu unterscheiden. Besonders wichtig ist das Labellum mit seiner Gliederung in ein Hypo- und Epichil und deren Verbindung (bei *E. africana* wird sogar ein Mesochil gebildet). Beim Hypochil ist die Nektarföhrung von Bedeutung. Die Labellum-Morphologie ist besonders wichtig, besonders die Form des Epichils. Dieses - ob länglich oder breit, mit zurückgekrümmter oder ausgebreiteter Spitze - ist für die Artenbestimmung von großer Bedeutung. Das rückgekrümmte Epichil ist meist bei den allogamen Arten anzutreffen, weil es als Aufstiegshilfe für die Bestäuber, vor allem für die Wespen, bestens funktioniert. Das bewegliche Epichil von *E. gigantea* wird von Schwebfliegen und kleineren Insekten (lt. Literatur) besucht. Im Pamir aber habe ich bei *E. royleana* sehr viele von Hummeln angebissene Blüten gesehen. Der Hypochil-Übergang, vom Epichil her, ist bei den meisten autogamen Arten verengt. Bei diesen Arten muß der Bestäuber, der nicht benötigt wird, nicht auf das gefüllte Nektarium aufmerksam gemacht werden. Bei *E. placentina* und *E. neglecta* kommt es sehr oft zu einer Anhebung des Hypochil-Bodens. Dies ist aber eher als eine genetische Erinnerung an den *Megapactis*-Zustand denn als eine blütenbiologische Raffinesse zu deuten, bei der der gehobene Hypochil-Boden dem Insektenauge besser präsentiert wird.

Die Autogamie und die vorgestellten Merkmale sollen nun entwicklungsgeschichtlich interpretiert werden. Als Beispiel hiezu dient *E. muelleri*. Die Merkmale der extrem langen Antherenspitze und die schiefe Stellung der Antheren (die von H. MÜLLER auch bei *E. microphylla* entdeckt wurde), das völlig unterentwickelte und überwachsene Klinandrium und der Verlust der Rostelldrüse bei überzeugender Vitalität dieser Pflanze, ist Grund genug, sich damit näher zu beschäftigen. Spitze Antheren (die spitze Anthere, die wie auch bei *E. fibri* und *E. pseudopurpurata* vorhanden ist, ist pollinienfrei; die Pollinien sind an der Basis konzentriert und kommen, weil das Klinandrium fehlt, mit der Narbe oder dem rudimentierten Rostellum, das zahnartig aufragt, in Verbindung, womit der Zustand der Pseudobasitonie gegeben ist) sind bei vielen ursprünglichen *Neottioideae*, wie z. B. bei *Cryptostylis*, *Chloraea*, *Aphyllorchis* etc., zu sehen. Zur schiefstehenden Anthere ist zu sagen, daß wir ihre Rolle für die Autogamie verstehen, wenn wir *E. microphylla* betrachten. Bei dieser ist die schief stehende Anthere das einzige Autogamie bewirkende Instrumentarium. Bei der allogamen *Ludisia discolor* kommt es zu totaler Asymmetrie (Asymmetrie, die wie bei *E. muelleri* und *E. microphylla* Autogamie auslösen kann, ist entwicklungsgeschichtlich von größerer Bedeutung als bisher angenommen wurde), wodurch aber die Blütenbiologie nicht gestört wird. *Ludisia discolor* (*Physurinae*) besitzt ein einseitig verdrehtes Rostellum, das wie ein Bumerang geformt ist, einen schiefen Blattansatz und eine verdrehte Lippe. Das ist in der Summe eine völlig asymmetrische Grundausrüstung. Dennoch wird sie von einem seitlich landenden

Schmetterling, *Plesioneura asmara*, erfolgreich bestäubt. Bei *Evrardia poilanei* und *Dossinia marmorata* findet man ein schienenartiges asymmetrisches Rostellum, an dem das Viscidium seitlich befestigt ist. Die vielen angeführten Organausfälle bei *E. muelleri* können wir in der zeitlichen Abfolge nicht mehr rekonstruieren. Die schiefstehende Anthere könnte allein schon Autogamie bewirken. Wie sind die weiteren Veränderungen wie Viscidiumausfall und Reduktion des Klinandriums zu erklären? Wir haben praktisch vielfache Autogamieeinrichtungen vor uns, von denen einige überflüssig sind.

Eine Erklärung dafür ist die Neotenie. Das heißt, daß ontogenetisch frühe Stadien beibehalten werden (in der Ontogenese zeigt sich das Klinandrium zuerst als schmaler Spalt, der bei anderen allogamen Arten dann breitträumig weiterentwickelt wird und nur bei *E. muelleri* und einigen anderen Arten als schmaler Spalt bis zur fertigen Blüte verbleibt). Auch die Entwicklung der Calli am Epichil beginnt erst in der letzten Phase knapp vor der Anthese. Atavismen zeigen alte Baupläne auf, die *Liliiflorae*-Merkmale wiederholen, wie z. B. zwei überzählige Antheren bei Triandrie. Bei vielen Saprophyten wie bei *Cymbidium macrorhizon* (die von BURGEFF als Beispiel für Neotenie angeführt wurde) wird die Ausbildung von Laubblättern unterdrückt, oder die Laubblätter und die Brakteen sind nicht mehr zu unterscheiden, wie z. B. bei *Danhatchia australis* (Neuseeland). Der *Axolotl*, ein berühmtes Beispiel für Neotenie bei den Amphibien, wird schon im Kiemenstadium geschlechtsreif. Die Geschlechtsreife tritt im larvalen Stadium ein. Es kommt zur Abbreviation der Ontogenie, die die Körpergestalt entwickelt. D. h., ein wichtiges Stadium wird übersprungen, aber das Reproduktionsorgan erscheint mit vollen Funktionen. Mitunter ist es schwer zu unterscheiden, ob hier ein frühes ontogenetisches Stadium beibehalten wird oder ob alte, abgelegte Baupläne wieder phänotypisch werden. Atavismen sind nach HUXLEY durch neue Kombinationen alter Gene bedingt. Die amerikanischen Evolutionstheoretiker um ihren Doyen E. MAIR verwenden oft den Begriff der „hopefull-monsters“, mit denen man viele nicht erklärbare Entwicklungssprünge begründet. In *E. muelleri* haben wir eine Pflanze vor uns, die eigentlich ein „successfull-monster“ ist, was auch für die autogamen *Chloreainae* gültig sein kann, die sehr viele Bildungsabweichungen aufweisen. Man erkennt daraus, daß stabilisierte Atavismen für den Artbildungsprozess unvermeidlich und vielleicht sogar unverzichtbar sind. Vor allem bei autogamen Arten wie *E. muelleri*, *E. placentina*, *E. dunensis* (Holy island), *E. komorocensis*, *E. pseudopurpurata*, *E. renzii*, *E. peitzii*, *E. naoussaensis*, *E. greuteri* (*E. greuteri* zeigt in vielen Populationen ein ähnlich unterdrücktes Klinandrium wie *E. muelleri*, in anderen Populationen können auch Pflanzen mit normalem Klinandrium vorkommen) kommt es wie auch bei der allogamen Epipactis *E. cretica* gehäuft zu Degenerationserscheinungen (wie Farbe-, Kontur- und Funktionsverluste, Pelorien-Häufigkeit wie bei *E. phyllanthes* var. *degenera*), die aber die Vitalität nicht vermindern. Es ist eher umgekehrt, daß die blütenbiologisch komplizierten Arten bei Bestäuberausfällen geringere Überlebenschancen haben.

DARWIN war der Meinung, daß z. B. *Ophrys apifera* in tausend Jahren - er wollte deshalb so lange am Leben bleiben - in eine totale Degeneration verfallen würde. Der Fall liegt aber vielleicht anders. Denn *O. apifera* zeigt sich bei gesicherter Reproduktion in vielen morphologischen Varietäten und Farbspielarten. In letzter Zeit wurde die wunderschöne *O. apifera* subsp. *fulvofusca* (ob autogam?) in Sardinien entdeckt. Naegeli glaubt in den Abweichungen von *O. apifera* das Gegenteil von Inzuchtdepressionen zu erkennen und meint in den Varietäten eine Unmenge der prachtvollsten und seltsamsten Neuschöpfungen zu sehen. Zurück zu *E. helleborine*. Ihre Entfaltung in Buchenwäldern - die Buchenwälder (Buche, Hainbuche und Eiche) können auch hohe Azidität ertragen - ist, damit unabhängig vom Substrat, verständlich. *E. helleborine* hat wohl den höchsten Anpassungsgrad erworben, wie man dies dem Verbreitungsbild entnehmen kann. Die Einteilung der Laubblattform, in den *platyphylla*-Typ (flachblättrig) und den *orbicularis*-Typ (kreisförmig), die die früheren Botaniker zur Anwendung gebracht haben, hat die taxonomischen Probleme aber nicht gelöst. Die Erklärung ihrer Varietätenfülle - für den Fall, daß sie hybridogen ist - ist nur durch DNS-Analysen, Elektrophorese, karyologische, embryologische u.ä. Untersuchungen möglich. Die autogamen Arten sollte man bis auf wenige Ausnahmen besser als alte Sippen betrachten. Entwicklungsgeschichtliche Parameter sind schwer zu erstellen, da Heterobathmie, blütenbiologische Zwänge, neotene Verhältnisse oder stabilisierte Atavismen uns vor eine Situation stellen, in denen abgeleitete und alte Merkmale gemeinsam vorkommen. Ein Merkmal ist noch zu erwähnen. Das sind die laubigen Brakteen, wie z. B. bei *E. cretica*. Dieses ist sicher als ursprüngliches Merkmal zu bewerten, weil es die Laubblattausgangsformen, von denen die Brakteen abstammen, wiederholt. Die Arten mit schmalen und kürzeren Brakteen (ein abgeleitetes Merkmal) sind viel häufiger anzutreffen. Sehr wichtig war es, den Unterschied zwischen den Vertretern der *Megapactis*-Sektion und der (*Eu*-)*Epipactis*-Sektion herauszustellen. Damit hat man einen entwicklungsgeschichtlichen Parameter erarbeitet. Die alten und ursprünglichen *Megapactis*-Arten scheinen genetisch völlig stabilisiert zu sein, weil sie fast keine Varietäten aufweisen. Von den (*Eu*-)*Epipactis*-Arten hingegen befindet sich *E. helleborine* in einer Phase hochaktiver Evolution und ist sicher als eine junge, erfolgreiche Art (man denke an ihre weite Verbreitung als Neophyt in Nordamerika) zu erkennen, womit sich die Frage nach den "Kleinarten", die aus ihr entstanden sein sollen, erübrigt, weisen diese doch einen weit höheren Stabilisierungsgrad auf.

Entwicklungslinien

Zwei Evolutionslinien sind deutlich zu unterscheiden:

die Entfaltung der Allogamie und
die Entfaltung der Autogamie.

1) Die Entfaltung der **Allogamie**, insbesondere innerhalb des *E. helleborine*-Aggregates, das uns wie ein Kaleidoskop von Farben und Formen erscheint, ist offensichtlich. Wir dürfen nicht die Fehler unserer Vorgänger wie etwa die von Th. IRMISCH wiederholen. Dieser wollte nicht einmal *E. microphylla* oder *E. atrorubens* als eigene Arten gelten lassen. Bei ihnen handelt es sich um zwei Spezies, die schon durch ihre besonders intensive Duftentwicklung auffallen. Man vermutet den Sitz der Osmophoren im Kräuselfeld der Epichilcalli. R. WETTSTEIN versuchte, unter Ignorierung der Merkmale der Säulenorgane und deren Funktionen (wie z. B. der Autogamie) *Epipactis*, *Cephalanthera* und *Limodorum* zu vereinen. R. SCHLECHTER hat diese Absicht überzeugend vereitelt. Selbst R. v. SÓO wollte die autogamen Arten, die zu seiner Zeit bereits bekannt waren, als Subspezies oder in noch niedrigeren Rängen zu *E. helleborine* stellen. Aufgrund der primitiven Merkmale der *E. muelleri* wollte ZIMMERMANN die Gattung *Parapactis* begründen. E. KRÖSCHE hat durch seine Studien in Hildesheim und im Leine-Wesergebiet hervorragende Pionierarbeit geleistet und ein sehr praktikables Bewertungssystem erstellt. Er hat damit das Unglück mit *E. viridiflora* beseitigt. Seit 1911 geistert dieses Taxon in unterschiedlichster Bewertung durch die Fachliteratur, in der immer wieder die Säulenmerkmale ignoriert wurden. Überdies existiert von diesem kein einziger Herbarbeleg. Heute können wir annehmen, daß *E. viridiflora* ein Synonym zu *E. muelleri* darstellt. In der Zwischenzeit aber hat sich der Artenstand unserer Gattung vervielfacht. Ein Ende dieser Entwicklung ist nicht abzusehen. Mir sind in Mitteleuropa ungefähr zwanzig noch zu beschreibende "Arten" bekannt.

Sehr lange haben wir uns mit vielen zu vernachlässigenden Formen und Lusi beschäftigt, so daß wir heute ins Gegenteil verfallen sind und nur eindeutig definierte Sippen in den Artrang erheben. Es fehlen Übergangsformen zwischen disjunkt verbreiteten Sippen, wie z. B. bei *Dactylorhiza*, bei der durch ihre Hydrophilie und die dadurch bedingte ökologische Treue viele Populationen in Dauerkontakt verbunden sind. Der Blütentyp im *E. helleborine*-Aggregat ist vorwiegend konstant und von bestem blütenbiologischem Effekt. Einige Änderungen in der Blütenmorphologie kommen bei den anderen allogamen Arten wie z. B. bei *E. schubertiorum* mit extrem kleinen Blüten, vor. Wir vermuten bei *E. microphylla* und *E. atrorubens* Osmophoren. Möglicherweise sind auch die anderen Arten geruchsintensiv, für unseren Geruchssinn aber nicht wahrnehmbar. Genauere Untersuchungen über die Duftlokalisierung sind allerdings noch ausständig. Substrat und Mykorrhiza-Abhängigkeiten, starke Insolation und extreme Höhenlagen schaffen die vegetativen Unterschiede, vor allem im Blattbau, innerhalb der in der Folge angeführten allogamen Arten: *E. atrorubens*, *E. subclausa*, *E. parviflora*, *E. spiridovii*, *E. microphylla*, *E. purpurata*, *E. rechingeri*, *E. condensata*, *E. lusitanica*, *E. tremolsii*, *E. latina*, *E. neerlandica*, *E. joungiana*, *E. leutei*, *E. meridionalis*, *E. halaszii*, *E. distans*, *E. bythinica*, *E. guegeli*, *E. schubertiorum*. Durch die Hamulusfunktionen kann bei manchen der angeführten Arten der allogame in einen autogamen Status übergehen.

Zur Bedeutung der Hybridisation: W. FROSCH und P. STERN haben einige interessante Hybriden innerhalb der *Megapactis*- und *Atrochilium*-Sektion (die, wie schon erwähnt wurde, zusammengelegt werden sollen) hergestellt. Naturhybriden wie *E. atrorubens* x *E. palustris* = *E. pupplingensis* zeigen uns die Kreuzungsmöglichkeiten zwischen den beiden Sektionen. Geklärt werden muß in diesem Zusammenhang, ob einige *Epipactis*-Arten selbststeril sein können. Untersuchungen darüber gibt es bis dato keine. W. TIMPE hat für Österreich eine übersichtliche Zusammenstellung vieler Ökotypen von *E. helleborine* zustande gebracht. Diese Formenfülle kenne ich aus anderen Ländern. An dieser Stelle muß ich eine Beobachtung wiederholen: Wo immer ein neues Taxon auftaucht, sind die im selben Biotop vorkommenden *E. helleborine* Populationen gestört. Sie sind dann nie rein nachzuweisen. Wenn mehrere Arten zusammenkommen, scheinen immer Introgressionen innerhalb des Genpools stattzufinden. O. HAGERUP hat in seiner Arbeit "Parthenogenese, Haploidie, Polyploidie und Aneuploidie bei *E. helleborine*" festgestellt, daß in 10% der Fälle, der unbefruchtete weibliche Kern haploide Embryonen mit $2n = 20$ zu entwickeln beginnt. Später dringen zwar mitunter mehrere Pollenschläuche, meistens aber nur zwei Spermakerne ein, die jedoch keine Funktion mehr ausüben können. Manchmal kommt es auch durch den rechtzeitigen Eintritt von mehreren Pollenschläuchen in die Eizelle zu einer Überfertilisation. Dadurch können polyploide Embryonen entstehen. Aneuploidie aber wurde bei *E. falcata* ($2n = 24$), *E. leptochila* ($2n = 36$) und *E. schizuo* ($2n = 32$) festgestellt. Für *E. pseudopurpurata* wurden $2n = \text{ca. } 40$ angegeben. Auch in diesem Falle könnte Aneuploidie vorliegen. In Pollentetraden wurden manchmal zusätzliche kleine Mikrosporen gefunden, die mehr Chromatin enthalten als normale Pollenkörner, woraus bei *E. confusa* polyploide Pflanzen entstehen können. HAGERUP hat aber bei seinen Untersuchungen manchmal in normalen Tetraden polyploide Riesenkerne gefunden. HAGERUP empfiehlt, in der Natur nach Heterosispflanzen zu suchen. Mir ist es gelungen, am Ulrichsberg bei Klagenfurt (Kärnten) eine 115 cm hohe hybridogene *Epipactis*-Sippe mit Heterosis-Effekt zu finden. In einem gemeinsamen Vorkommen von *E. helleborine* und *E. leptochila* bei Launsdorf (Kärnten) gibt es ähnliche Pflanzen, die über einen Meter hoch sind. HAGERUP erwähnt die Gattung *Epipactis* als Standardbeispiel dafür, wie Gameten mit abweichender Chromosomenzahl sich in der Natur spontan entwickeln können. Durch die Aneuploidie (die Grundzahl von *Epipactis* ist $n=20$) kommt es zur Entwicklung von neuen Charakterzügen, die dann eine neue Spezies bilden. *E. triploidia* mit $2n = 60$ ist ein Beispiel für eine polyploide neue Art. Parthenogenese oder Agamospermie ist für die Erhaltung von Hybriderivaten sehr wichtig. F. EHRENDORFER aber erkennt in der homoploiden Hybridisierung (homoploide Hybriden entsprechen in der Chromosomenzahl und Struktur ihren Elternsippen, sie können entweder steril oder \pm normal sexuell fortpflanzungsfähig sein) eine besonders wirksame Evolutionsstrategie. Bei sexueller Fortpflanzung kommt es zur Freisetzung einer ungeheuren Variabilität, die auf der Basis von Mutationen um vieles langsamer entstehen würde. Wenn man zwei Individuen kreuzt, die sich in zwei

Genen unterscheiden, entstehen in der zweiten Hybridgeneration (F2) neun erblich verschiedene Rekombinationstypen. Unterscheiden sich aber z. B. die beiden Kreuzungspartner in zehn Erbanlagen, kommt man auf 3^{10} mit 59049 Rekombinationstypen. Für unsere Betrachtungen des *E. helleborine*-Aggregates ist die homoploide Hybridisierung die beste Erklärung für dieses schillernd prächtige Kaleidoskop von Farben und Formen. Das Studium der Embryologie in Verbindung mit der Karyologie ist seit HAGERUP leider nur zögernd fortgesetzt worden, sollte aber wieder intensiver betrieben werden. Vor allem bei den autogamen Arten gibt es bis auf die von HAGERUP bearbeitete *E. confusa* und *E. leptochila* keine Beispiele. Naturhybriden zwischen allogamen und autogamen Arten gibt es folgende: *E. phyllanthos* x *E. atrorubens*, *E. greuteri* x *E. purpurata*, *E. muelleri* x *E. atrorubens*, *E. muelleri* x *E. helleborine*, *E. gracilis* x *E. helleborine*, *E. leptochila* x *E. helleborine*, *E. pontica* x *E. purpurata*, *E. gracilis* x *E. muelleri* !? (eine nicht sicher festgestellte Hybride zwischen zwei autogamen Arten) und vielleicht sind auch *E. pseudopurpurata* und *E. komorocensis* hybridogen.

Es bleibt zu resümieren, daß kursorische, rein numerische oder statistische Methoden für eine sinnvolle Gliederung des *E. helleborine* Aggregates nicht ausreichen. Von einigen Autoren wurde auch schon die Chaos-Theorie zur Erklärung herangezogen. In diesem Falle können nur DNS-Analysen, die Elektrophorese oder karyologische und embryologische Untersuchungen eine befriedigende Übersicht herbeiführen.

2) Die zweite Evolutionsrichtung ist die Tendenz zur **Autogamie** (die in der Unterfamilie und vor allem in der Subtribus *Cephalantherinae* weit verbreitet ist), von der wir glauben, daß sie gerichtet ist. Die status-nascendi-Beispiele, wie z. B. bei *E. renzii*, *E. pseudopurpurata* und *E. papillosa* var. *sayekiana* lassen das vermuten. Wir dürfen aber nicht vergessen, daß die DARWINsche Evolutionstheorie eine ganze Epoche geprägt hat, unter dem Vorzeichen der Koevolution mit der besonderen Betonung auf der Allogamie, während man der Autogamie nicht die nötige Aufmerksamkeit gewidmet hat. DARWIN hat die autogame *Epipactis phyllanthos*, die zu seiner Zeit beschrieben wurde, auch nicht beachtet und für die allogame *E. helleborine* den vielzitierten Ausspruch getan: „Stürben die Wespen in einem Bezirk aus, würde dies auch mit *Epipactis* geschehen“. Die Frage ist nun, gibt es einen Urahn (den viele Autoren in *E. helleborine* sehen), von dem die Ableitung zu den autogamen Arten ausgeht? Denn Autogamie ist immer abgeleitet, weil sie nie ursprünglich sein und weil dann kein wirksamer Genfluß stattfinden kann. Die ursprüngliche *Megapactis*-Arten scheinen keine Autogamietendenz aufzuweisen. Ist nun das Autogamie-Programm generell in unserer Gattung vorgegeben? Heute wissen wir durch die Funktion des erst kürzlich entdeckten Hamulus, daß vielleicht viele Vertreter der *E. helleborine*-Gruppe auch autogam oder fakultativ autogam sein können.

Das würde ihre Vielfältigkeit erklären, da bei vermindertem Genfluß auch einschneidende morphologische Veränderungen zu erwarten sind. Wenn man die Tendenz der *Neottioideae* zur Autogamie, die durch Neotenie, Saprophytismus und durch die Eroberung unwirtlicher Lebensräume etc. bewirkt wird, ins Kalkül zieht, muß man ein gerichtetes, die ganze Gattung betreffendes Geschehen annehmen. Als Beispiele sind die vielen *Chloraeinae*-Gattungen in Patagonien und die *Prasophyllum*- und *Microtis*-arten in Australien, die autogam und sogar apomiktisch sein können, zu nennen. Die Entfaltung der *E. helleborine*-Gruppe aber muß man als einmaligen Allogamieversuch betrachten. Die weit verbreitete *E. helleborine* ist sicher eine sehr junge, noch nicht stabilisierte Art von hoher ökologischer Toleranz. Die Neotenie, die in den höheren Taxa nach TAKTAJAN eine bedeutende Rolle gespielt hat, ist auch bei den autogamen *Epipactis*-Arten nachzuweisen: Die Blütenentwicklung bleibt in einem frühen ontogenetischen Stadium stehen. Wenn man eine allogame Art mit einer autogamen Art vergleicht, ist zu erkennen, daß die letztere eine Reduktion des Epichils, das sich in einer Calliverminderung zeigt, aufweist. Das heißt, daß das Epichil auf einem frühen ontogenetischen Stadium stehengeblieben ist. Bei den Allogamen entwickeln sich die Calli des Epichils aber sehr spät. Bei Kleistogamie kommt es zu noch stärkeren Blüten-Reduktionen. Die Knospenbestäubung führt zu einer frühen Pollenreife, die sich in der staubigen Beschaffenheit des Pollens zeigt. Eine ursprünglich hydrophile Waldpflanze (*Megapactis* mit vielen primitiven Merkmalen) ist in neue ökologische Nischen geraten und hat durch die Eroberung von wechselfeuchten oder auch trockenen Lebensräumen eine *Euepipactis*-Form entwickelt, aus der in der Folge die vielen autogamen Arten hervorgegangen sind. Es könnte aber auch aus einer *Megapactis*-Art eine (*Eu*-)*Epipactis* zuerst entstanden sein, die die trockeneren und gebirgigeren Standorte erobert hat und erst nach Besiedelung von Auen- und Dünenzonen die autogamen Arten hervorgebracht haben. Zu bedenken ist, daß die Gewässernetze in früheren Zeiten von unvorstellbaren Ausmaßen waren. Spärlich Reste davon sehen wir noch heute.

Die Dünenlandschaft ist wiederum ein besonderer Lebensraum, der raschen Veränderungen unterworfen ist. Dünenbewohner sind die allogamen *E. neerlandica* und *E. atrorubens*, autogam sind *E. renzii*, *E. dunensis*, *E. youngiana*, *E. phyllanthos* und *E. leptochila*, die alle in *Salix repens*-Gesellschaften und in Pineten vorkommen. In Japan bewohnt die autogame *E. papillosa* subsp. *sayekiana* ebenfalls Dünenlandschaften. Es gibt auch extrem thermophile Arten wie *E. provincialis*, *E. condensata*, etc. Die Suche nach der Ahnenform, von der die autogamen Arten abgeleitet sind, ist schwierig, weil sie ausgestorben sein kann. Vielleicht aber werden diese Autogamen ständig neu entwickelt, wie z. B. *E. renzii*. Die Autogamie ist ja die Antwort darauf, daß eine allogame Form in ihrer Existenz bedroht wurde. Der Zusammenhang zwischen den allogamen und autogamen Arten (man bedenke, daß es autogame Arten in Pamir und

in Japan gibt und ihre Verbreitung weit umfangreicher sein kann, weil viele Gebiete wie etwa China, noch unerforscht sind) ist durch die Isolation der letzteren in kontaktarmen Nischen, in denen es nicht zur Verbindung zwischen mehreren Populationen kommt, sehr gering. Man kann sagen, daß *E. neglecta* und *E. leptochila* wie auch *E. muelleri* und *E. placentina* sehr nahe miteinander verwandt sind (wobei *E. placentina* in der Laubblattmorphologie stark abweicht, aber in der Blütenstruktur mit *E. muelleri* übereinstimmt). Bei den anderen autogamen Arten kommt es zu einer enormen Divergenz in den morphologischen Merkmalen und Autogamie-Mechanismen. Die Autogamie hat den Vorteil, daß die vielen degenerativen Ausfälle in den Populationen durch den 100%igen Samenansatz voll kompensiert werden. Außerdem findet eine strenge Selektion statt, die die degenerativen Individuen eliminiert, wenn Störungen des Reproduktionssystems vorliegen. Dies erklärt unter Umständen die vielen autogamen Arten mit kleinen Populationen in kleinen Nischen (in denen keine allogamen Arten vorkommen, die als Hybridpartner geeignet wären), die voneinander getrennt sind und zwischen denen kein Genfluß stattfindet, wenn nicht als Ausnahme doch eine Hybridisierung zwischen Autogamen vorkommt, wie ich dies bei *E. muelleri* x *E. gracilis* (Pollenübertragung durch Kleininsekten) in Italien gesehen habe. Die autogamen Arten, die meist stark mykotroph sind, geraten leichter in eine Isolation, die durch die nicht überall präsenten symbiotischen Pilze bedingt ist. Dadurch entsteht ein sehr disjunktes Verbreitungsbild. Die Inzucht-depressionsrate sollte eigentlich immer höher werden. Man hat aber bei Beobachtung von autogamen Populationen den Eindruck von bester Vitalität. Der genetische Tod ist nicht einmal bei *Gavilea australis* oder *Limodorum brulloi* eingetreten, die die meisten Bildungsabweichungen zeigen. Solange die reproduktiven Organe ihre Aufgabe erfüllen, bleiben diese Pflanzen am Leben.

Von den folgenden drei Arten habe ich nur in Alkohol gelegtes Blütenmaterial erhalten: Bei *E. pseudopurpurata* kommen Merkmale, die aber nicht konstant sind, zum Vorschein, die an *E. muelleri* erinnern. Es gibt ein funktionsloses, sehr schmales Klinandrium, das vom Antherenfilament überbrückt wird. Die Anthere steht direkt mit der Narbe und dem Rostellum in Kontakt. Narbe und Rostellum ersetzen den Klinandriumboden, weil beide eine fast horizontale Position einnehmen, wie wir dies z. B. bei den Narben von *Tangtsinia*, *Archineottia* und *Epipogium roseum* sehen. Diese Narben könnten als genetische Erinnerung an sehr frühe Zustände interpretiert werden. Die *E. komorocensis*-Blüte gleicht der *E. muelleri*-Blüte. Sie unterscheidet sich von dieser aber durch leptochiloide Charaktere wie einem spitzen Epichil und einem schmalen Hypochil-Epichil-Übergang. Diese Art ist hybridverdächtig, zumal in ihrem Verbreitungsgebiet *E. muelleri* häufig vorkommt. Abschließend ist zur allogamen *E. distans* festzuhalten, daß der Hybridverdacht ebenfalls gegeben ist. In ihrer Begleitung kommt nämlich immer *E. atrorubens* vor.

Die zwei Extraviscidien in der Gattung *Epipactis*

Ein zuvor erwähntes Problem, das alle (*Eu*-) *Epipactis*-Arten betrifft (bei den abgeleiteten *Eupipactis*-Arten sind die Extraviscidien nur angedeutet), ist die Präsenz von zwei Extraviscidien (die mehr oder weniger deutlich zu erkennen sind) auf den fertilen Narbenlappen. Die viscidiale Natur dieser Gebilde, die dem funktionalen Viscidium des Rostellums gleichen, wird durch die Sektretproduktion noch verstärkt. Die erste Beobachtung dieser Gebilde geht auf E. KRÖSCHE (1928) zurück, der die Form *triostellata* von *E. helleborine* in seinem Heimatort Stadtholten entdeckt hat. Der bekannte holländische Orchideologe und Phylogenetiker P. VERMEULEN erwähnt mehrmals bei *E. gigantea* (Abb. 32,3) die riesig entwickelten zusätzlichen Viscidien. Als Erklärung hierfür gibt er eine triandrische Ahnenform an, bei der außer den zwei zusätzlichen Stamina auch zwei Rostella vorhanden waren.

Die Einleitung der Entstehungsgeschichte der Orchidaceae zeigt viele Phasen auf, vor allem die Evolution des Griffels und der Narbe. Daß die Liliiflorae-Narbe wie auch der Griffel trimer sind, steht außer Zweifel. Bei *Epipactis* sind die beiden Narbenlappen aber fusioniert, was einen abgeleiteten Zustand darstellt. Diese Narbe, die bei den *Apostasioideae*, *Cypripedioideae* und den *Neottioideae* in Zeichnungen dargestellt wurde, ist nur bei den letzteren zu einem Organträger geworden, durch die Umwandlung des mittleren, unpaarigen Narbenlappens. Dieser Lappen, Rostellum genannt, ist im oberen polliniennahen Teil steril. Er muß es auch sein, um Autogamie zu verhindern. F. G. BRIEGER berichtet von radiären *Rossiglossum grande*-Blüten, bei denen neben drei Antheren auch drei Rostella (je ein Rostellum pro Narbenlappen) und außerdem drei Viscidien vorhanden sind. Diese Beobachtung ist die eigentliche Beweisführung für die triandrische Ahnenform, der sich auch R. DRESSLER anschließt. Es ist allerdings unverständlich, wie aus einer *Liliiflorae*-Ausstattung, in der die dreiteilige Narbe für sechs Stamina ausreicht hat, bei den Orchideen, bei denen durch eine lange Entwicklung fünf Stamina zu Staminodien umgebaut wurden, plötzlich für nur drei Antheren (genauer gesagt für eine Anthere und zwei Staminodien) zwei zusätzliche Rostella entwickelt worden sein sollen. Diese Analyse ist mein Hauptargument gegen die Triandrie-Theorie. Meine Arbeiten an Atavismen haben gezeigt, daß bei Monstrositäten staminale und stylare Gewebe (eingeschlossen deren Organe) vertauscht werden können. In der Form *tridentifera* von *E. helleborine* zeigt schon E. KRÖSCHE die Präsenz von zwei Zusatzantheren auf den Oberkanten des Stigmas auf. Seine Beweisführung ist überzeugend, weil sich in den Zusatzantheren auch Pollinien gezeigt haben. Bei einer atavistischen *Eulophia andamanensis* sehen wir neben einer fertilen Anthere auch zwei weitere zusätzliche Antheren und daneben ein nur zur Hälfte entwickeltes Staubblatt. Neben einem normalen Rostellum ist ein zweites Rostellum mit einer zweiten Tegula entwickelt. Bei einer atavistischen *Neottia nidus-avis* sind neben einer fertilen auch zwei zusätzliche

Antheren zu sehen. Auffallend ist, daß die Zusatzantheren an den Plätzen erscheinen, an denen in anderen Gattungen die Staminodien stehen, die aber bei den *Neottieae* nicht ausgebildet werden. Zwei Rostella sind ebenfalls vorhanden. Bei den zu besonderen Atavismen neigenden *Limodorum*-Arten wie *L. abortivum* (Abb. 39), *L. trabutianum* und *L. brulloi* kann man diese Phänomene mit zwei Extraviscidien auf den Spitzen der fertilen Narbenlappen häufig beobachten. Außerdem findet man oft zwei zusätzliche Antheren, die an den staminodialen Plätzen erscheinen. Bei den



Abb. 39: *Limodorum abortivum*,
Atavismus

Epidendroideae gibt es mitunter ein- oder zweiteilige Viscidien, die immer am Rostellum und nicht auf den beiden fertilen Narbenlappen inseriert sind. Überhaupt sind Organvermehrungen bei Monstrositäten (Dedoublements) häufig zu finden, etwa bei einer monströsen *Neottia nidus-avis* (Abb. 34,2), bei der neben einem Extra-Rostellum auch zwei Staminodien erschienen sind, die es sonst in dieser Gattung überhaupt nicht gibt. Die viermännige *Goodyera procera* mit vier Rostella, vier Viscidien und einer halbentwickelten Zusatzanthere im Petalum wurde schon erwähnt. Meine Erklärung für diese Erscheinung ist, daß Atavismen genetisch stabilisiert werden, wie wir dies bei *E. muelleri*, *Archineottia* etc. erkannt haben.

Untersuchungen über die Histogenese dieser Zusatzviscidien sind noch ausständig. Die Extraviscidien sind wie die zwei überzähligen Stamina bei triandrischen Formen oder wie das zusätzliche Stamen von *Phragmipedium caudatum* subsp. *lindenii*, die überzähligen Viscidien bei den *Limodorum*-Arten, das an der Antherenspitze erscheinende Viscidium von *Stereosandra* (dies ist der einzige Fall in der Familie, daß ein Narbenorgan im Androeceum entwickelt wurde) oder das reduzierte Klinandrium bei vielen *Epipactis*-Arten, als ein stabilisierter Atavismus („succesfull monsters“) aufzufassen. Organgebilde am fertilen Stigma sind die Stigmatophoren in der Subtribus *Habenariinae* (Orchidoideae). Untersuchungen bei den *Neottioideae* an Narbenstrukturen, wie z. B. bei *Thaia* (Abb. 18), *Stigmatodactylus* (Abb. 20) etc., welche die staminale oder eventuelle stylare Natur dieser Gebilde ergründen sollen, sind im Gange. Stylare Bildungen sind z. B. die blattartigen Strukturen bei *Cheirostylis*, die mit der Narbe verwachsen sind. Bei *Evrardia poilanei* stehen über der Narbe zwei kegelartige Gebilde. Und bei *Anoectochilus imitans* sind zwei Lamellen zu erkennen, die die beiden Stylusäste darstellen, wie wir sie bei den *Liliiflorae* finden. Bei den erwähnten Strukturen kann es sich möglicherweise um Sonderbildungen der Griffeläste, um Stylodien (nach TROLL und HANF), handeln.

Ergebnisse und Ausblicke

An vielen Beispielen wird die Ableitung der Orchideenblüte von der Liliiflorenblüte gezeigt. Mit dem Ab- und Umbau der ursprünglichen sechs Staubblätter, der Weiterentwicklung der ursprünglich dreiteiligen Narbe, den neuen Funktionen der beiden Blütenblattkreise, von denen das unpaarige Tepalum des inneren Kreises zum Labellum wird, kommt es zur "Frontalisation" der Orchideenblüte und zum evolutiven Erfolg der artenreichsten Familie unter den Monokotylen.

Die Trennung der *Apostasiaceae* (die einige Autoren als Unterfamilie *Apostasioideae* zu den *Orchidaceae* stellen) von den Orchideen drängt sich durch eingehende Merkmalsanalysen auf. Die bei den Orchideen ausgeprägte Evolutionstendenz im Narbenbereich (der unpaarige Narbenlappen wird zum Rostellum entwickelt) findet im Gynoeceum der *Apostasiaceae* ihr Gegenstück, die ursprünglich dreiteilige Liliiflorenarbe wird nicht weiterentwickelt. Es kommt sogar zu auffälligen Reduktionen des Stigmas.

Die Merkmalsanalyse der *Neottioideae*- und *Epidendroideae*-Blüte, mit Betonung auf der Acrotonie (im Gegensatz zur Basitonie der *Orchidoideae*), führt zur Konfrontation mit den molekularen Daten. Nach diesen wurden viele Triben und Subtriben der *Neottioideae* wie auch der *Epidendroideae* sensu BRIEGER in die "orchidoids" aufgenommen. Ein weiterer Konflikt ergibt sich bei den *Vanillinae* sensu BRIEGER, die durch die rbcL-Plastiden-Sequenzanalysen zwischen den *Apostasiaceae* und den *Cypripedioideae* eingereiht werden. In dieser Studie werden die Orchideenmerkmale der *Cypripedioideae* besonders herausgestellt. In dieser Unterfamilie kommt es zu keiner Weiterentwicklung des Stigmas wie bei den Acrotonen. In den anderen Merkmalen des Androeceums und des Labellums aber ist eine volle Übereinstimmung mit den Orchideen gegeben.

Probleme ergeben sich bei der Unterscheidung androecealer und gynoecealer Gewebe, vor allem wenn Sonderbildungen auftreten. Durch weitere histologische und anatomische Untersuchungen ist die Lösung dieses Problems in Angriff zu nehmen.

Literaturverzeichnis:

- AYLALA, F. J. (1986): Mechanismen der Evolution. - Spektrum der Wissenschaft. Heidelberg, 21-30.
BALOGH, P. (1982): *Rhizanthella* R. S. Rogers, a misunderstood Genus (Orchidaceae), Selbyana 7.
BARTOLO, G. & PULVIRENTI, S. (1993): *Limodorum brulloi* (Orchidaceae) a new species from Calabria. Candollea 48 (2).
BARTOLO, G. PULVIRENTI, S. & ROBATSCH, K. (1996): *Epipactis schubertiorum*, Bartolos Pulvirenti et Robatsch, eine neue Epipactis-Art aus Italien. - Jour. Eur. Orch. 28(4): 773 - 780.

- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. (1981): Eine neue *Epipactis*art aus Griechenland. - Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 13 (3). 341 - 346.
- BONGORNI, L. & GRÜNANGER, P. (1993): *Epipactis placentina*, Bongorni & Grünanger, spec. nova, a new species of *E. muelleri* - group from northern Italy. - Mittl. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 25 (4). 459 - 466.
- BRIEGER, F. G., MAATSCH, R. & SENGHAS K. (1970): Die Orchideen, SCHLECHTER R., Paul Parey - Verlag, Berlin, Hamburg.
- BURNS-BALOGH, P. & FUNK, V. A. (1986): A phylogenetic analysis of the Orchidaceae. Smithsonian Contributions to Botany 61: 1 - 79.
- CHEN, SING-CHI (1965): A primitive new orchid genus *Tangtsinia* and its meaning in phylogeny. - Acta Phytotax. Sin. 10. 193 - 207.
- DAFNI, A. & IVRI J. (1986): The flower Biology of *Cephalanthera longifolia* (Orchidaceae) - Pollen Imitation and Facultative Floral Mimicry, Plant Systematics and Evolution. Haifa. 137. 229 - 240.
- DAHLGREN, R. M. T. (1982): The Monocotyledons: a comparative Study. Academic Press, London, New York, Paris, San Diego, San Francisco, São Paulo, Sydney, Tokyo, Toronto.
- DAHLGREN, R. M. T., H. T. CLIFFORD, P. F. JEO (1985): The Families of the Monocotyledons. Structure, Evolution, and Taxonomy. Springer Verlag. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo 1985.
- DARWIN, C. (1877): Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen von Insekten befruchtet werden, Übersetzung von J. V. CARUS, Stuttgart.
- DIETFURTH, H. V. & ARZT, V. (1978): Querschnitt - Dimensionen des Lebens II. - Hoffmann und Campe Verlag, Hamburg.
- DIETFURTH, H. V. (1975): Evolution. - Hoffmann und Campe Verlag, Hamburg.
- DIETFURTH, H. V. (1978): Evolution II. - Hoffmann und Campe Verlag, Hamburg.
- DRESSLER, R. (1987): Die Orchideen. - Ulmer-Verlag, Stuttgart.
- EHRENDORFER, F. (1984): Artbegriff und Artbildung in botanischer Sicht.- Sonderdruck aus Zschrft. f. zool. Systematik und Evolutionsforschung, Bd. 22. Verlag Paul Parey, Hamburg. 245, 253 - 256.
- FERLAN, L. (1958): *Limodorum* L. C. Rich. - Agr. Lusit. 20.
- FREIDINGER, L. & ROBATSCH, K. (1989): Beiträge zur Kenntnis autogamer *Epipactis*- Sippen in Österreich. - Ber. Arbeitskr. Heim Orch, 6 (2) 19 - 21.
- GAREY, L. A. (1963): Evolutionary significance of geographical distribution of orchids. Staats Times Press (M) LTD., Singapore. 170 - 187.
- GAREUS, R. (1991): Untersuchung der Pollen von fränkischen Orchideen. - Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 23 (3): 369 - 448.
- GRANT, V. (1976): Artbildung bei Pflanzen. - Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- HAGERUP, O. (1932): On pollination in the extremely hot air of Timbuctu. - Dansk bot. Arkiv, 8. 1 - 20.
- HAGERUP, O. (1950): Rain pollination. - Biol. Meddel. XVIII. 1 - 18.
- HAGERUP, O. (1952): Bud autogamy in some northern *Orchis*. - Phytomorphologie. 2. 51 - 60.
- IVRI, J. & DAFNI, A. (1977): The Pollination Ecology of *Epipactis consimilis* Don (Orchidaceae) in Israel. - New Phytol. 79. 173 - 177.
- JONES, D. (1993): Nativ Orchids of Australia. - Reed ISBN reprinted.
- KELLER, G. & SCHLECHTER, R. (1930 - 1940): Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. - Berlin.
- KIMURA, M. (1979): Die neutrale Theorie der molekularen Evolution. - Scientific American 11.
- KNUTH, P. (1904): Handbuch der Blütenbiologie.
- KOESTLER, A. (1978): Der Mensch - Irläufer der Evolution. - Verlag Bern, München.
- KORES, P. J. CAMERON, K. M. MOLVRAV, M. & CHASE, W. M. (1997): THE PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS OF ORCHIDOIDEAE AND SPIRANTHOIDEAE (ORCHIDACEAE) AS INFERRED FROM rbcL PLASTID SEQUENCES. Lindleyana 12 (1): 1 - 11.
- KRÖSCHE, E. (1928): *E. viridiflora* auct. (em. Krösche) f. *acutiflora* Krösche. - Feddes Rep. II. 305 - 308

- KRÖSCHE, E. (1929): Nochmals *E. viridiflora* auct. (em.) f. *acutiflora*, Krösche. - Feddes Rep. XXVI. 88 - 92.
- KRÖSCHE, E. (1932): Ergänzung zu den Beobachtungen an der Gesamtart *E. latifolia*. - Feddes Rep. XXVII. 368 - 383.
- KRÖSCHE, E. (1936): Gynostemien der *E. latifolia* All. (sensu latu). - Feddes Rep. XXXIV. 356 - 362.
- KUGLER, H. (1930 - 1936): Blütenökologische Untersuchungen mit Hummeln I - VIII. - Berlin.
- KURZWEIL, H. (1988): Developmental studies in orchid flowers III: Neottioid species. - Nord. J. Bot. 8: 271 - 282.
- KURZWEIL, H. (1989): Floral Morphology and Ontogeny in *Huttonaea pulchra*. Lindleyana (1): 1.-5. 1989.
- LEEUWEN, W. M. von. (1932): The Biology of *Epipogium roseum*. - Blumea. J. pl. tax. and plant geogr. supplement I.
- LOVELL, J. (1918): The flower and the bee. - New York.
- LUCKE, E. (1993): Die Gattung *Phragmipedium* Rolfe. - Die Orchidee 44 (3): 129 - 137
- LUCKE, E. (1994): Nektardrüsenhaare bei *Paphiopedilum*. - Die Orchidee 45 (1): 30 - 34.
- MARTENS, P. (1926): L'autogamie des l'*Orchis*. - Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. LIX. 69 - 88.
- MARTENS, P. (1928): La pollination de l'*Epipactis*. - Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. LX. 109 - 111.
- MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. - Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- MAYR, E. (1978): Evolution. - Spektrum der Wissenschaft. Heidelberg. 9 - 20.
- MOEBIUS, M. (1913): Beiträge zur Biologie und Anatomie der Blüten. - Frankfurt.
- MOLNAR, A. & ROBATSCH, K. (1996): *Epipactis mecsekensis* A. Molnár et K. Robatsch spec. nov. eine neue *Epipactis*-Art aus Ungarn. - Jour. Eur. Orch. 28 (4): 781 - 786.
- MOLNAR, A. & ROBATSCH, K. (1996): *Epipactis tallosii* A. Molnár et K. Robatsch spec. nova, eine neue *Epipactis*-Art aus Ungarn. Jour. Eur. Orch. 28 (4): 787 - 794.
- MUELLER, H. (1881a): Die Alpenblumen. - Leipzig.
- MUELLER, H. (1881b): Die Entwicklung der Blumentätigkeit der Insekten. - Kosmos, Stuttgart.
- MÜLLER, I. (1988): Vergleichende blütenökologische Untersuchungen an der Orchideengattung *Epipactis*. - Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Würt. 20 (4): 701 - 803.
- NELSON, E. (1962): Gestaltwandel und Artbildung erörtert am Beispiel der Orchidaceen Europas und der Mittelmeerländer. - Verlag E. Nelson, Chermex - Montreux. 39, 55, 56, 87.
- NOVAKOVA, H. & RYDLO, J. (1978): *Epipactis albensis* - nový autogamický druh z okruhu *Epipactis helleborine* agg. (Orchidaceae). - Preslia, 50: 161 - 171.
- OESER, E. (1974): System Klassifikation, Evolution. - Wien, Stuttgart.
- OSCHE, G. (1984): Artbegriff und Artbildung in zoologischer, botanischer und paläontologischer Sicht. - Zeitschrift Zool. Syst. & Evol. Forsch 22/3.
- PIJL, L. & CALAWAY, H. (1969): Orchid flowers. - University of Miami, Miami Press.
- PORSCH, O. (1906): Beiträge zur histologischen Blütenbiologie. - Ö. B. Z. 2: 1 - 25.
- PORSCH, O. (1908): Die descendenztheoretische Bedeutung sprunghafter Blütenvariationen und korrelativer Abänderungen für die Orchideenflora Südbrasilens. - Berlin. Zeitschr. f. induk. Abst. u. Vererbungsl. 1: 69 - 376.
- PRIDGEON, A. M. BATEMAN, R. M. COX, A. V. HAPPEMAN, J. R. & CHASE, M. W. (1997): Phylogenetics of subtribe Orchidinae (Orchidoideae; Orecgidaeae) based on nuclear ITS sequences. I. Intergeneric relationships and polyphyly of *Orchis* sensu latu. Linleyana 12 (2): 89 - 109.
- PRIDGEON, A. M. & CHASE, M. W. (1995): Subterranean axes in tribe Diurideae (Orchidaceae): morphology, anatomy, and systematic significance. American journal of Botany 82 (12): 1473 - 1495.
- RASMUSSEN, F. N. (1982): The gynostemium of the neottioid orchids. - Opera Bot. 65: 7 - 96.
- RASMUSSEN, F. N. (1986): Ontogeny and phylogenie in Orchidaceae. Lindleyana 1 (2): 114 - 124.
- RASMUSSEN, F. N. (1993): The genus *Corymborkis* Thou (orchidaceae), a taconomic Revision. - Bot. Tids. 71. 161 - 192

- REMANE, A. (1956): Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. - Leipzig.
- RENZ, J. (1980a): Probleme der Orchideengattung *Habenaria*. Die Orchidee, 31 (2). 64 - 71.
- RENZ, J. (1980b): Probleme der Orchideengattung *Habenaria*. Die Orchidee. 31 (2). 93 - 98.
- RIEDL, R. (1980): Die Strategie der Genesis. München, Zürich.
- ROBATSCH, K. & RYDLO, J. (1989): Beiträge zur Kenntnis der europäischen *Epipactis*-Arten. - Linzer Biol. Beitr., 21: 295 - 302.
- ROBATSCH, K. (1983): Beiträge zur Blütenbiologie und Autogamie der Gattung *Epipactis*. Die Orchidee (Sonderheft) 25 - 31.
- ROBATSCH, K. (1988): *Epipactis leptochila* (Godf.) Godf. subsp. *leptochila* und *Epipactis leptochila* (Godf.) God. subsp. *neglecta* Kämpel. Carinthia II. 178 (98): 587 - 591.
- ROBATSCH, K. (1988): *Epipactis bugacensis* K. Robatsch spec. nova - eine neue *Epipactis*-Art aus Ungarn. - Ber. Arbeitskr. Heim. Orch., 7 (1): 12 - 15, 32/35.
- ROBATSCH, K. (1991): Neues zur Gattung *Epipactis* Zinn (Orchidaceae). - Carinthia II, 181 (101): 599 - 600.
- ROBATSCH, K. (1992): Neues und Kritisches zur Orchideenflora Kärntens und des Pamirgebietes. - Carinthia II, 182 (102): 633 - 636.
- ROBATSCH, K. (1993): *Epipactis voethii* K. Robatsch, spec. nova, eine neue *Epipactis*-Art aus Niederösterreich. - Mitt. Abt. Bot. Landesmuseum Joanneum, Graz. 21/22: 21 - 26.
- ROBATSCH, K. (1996): Einführung in die Hamulus-Definition. - Jour. Eur. Orch. 28 (4): 761 - 764.
- ROBATSCH, K. (1996): *Epipactis guegelii*. K. Robatsch spec. nov., eine neue *Epipactis*-Art aus Rumänien. - Jour. Eur. Orch. 28 (4): 765 - 772.
- ROBINSON, I. (19924): Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode. - Stzgsber. Akad. Wiss. math.-nat. Kl. Wien 133: 181 - 211.
- SCHICK, B. KUNZE, G. & BOND, J. (1987): Rostelldifferenzierung und Pollinarienbildung europäischer Orchideen III. Zur Morphologie und Histologie des Rostellums von *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. - Die Orchidee 38 (4): 197 - 201.
- SCHLECHTER, R. (1919): Orchideologiae Sino-Japonicae Prodomus. - Feddes Rep. 4.
- SCHMUCKER, T. (1930): Blütenbiologische und morphologische Beobachtungen. - Berlin. 9 718 - 747.
- SCHMUCKER, T. (1955): Blütenbiologie. - Berlin Göttingen Heidelberg.
- SCHWARZACHER, T., AMBRUS, P. & SCHWEIZER D. (1980): Application of Giesma Banding to Orchid Karyotype. - Analysis, Plant Systematics and Evolution. Wien 134, 293 - 497.
- SEIDENFADEN, G. (1978): Orchid Genera in Thailand VI, Neottioideae Linne. - København. Dansk Bot. Ark. 32.
- SENGHAS, K. & SUNDERMANN, H. (Hrsg) (1970): Probleme der Orchideengattung *Epipactis*. - Jahresber. Naturwiss. Verein Wuppertal 23.
- SKOTTSBERG, C. (1905): Feuerländische Blüten. - Lithographisches Institut d. Generalstabes, Stockholm. 1 - 75.
- STUESSY, T. F. (1990): Plant Taxonomy. - Oxford.
- SZLACHETKO, D. L. (1991): Thelymitroideae, a new subfamily within Orchidaceae. Fragm. Flor. Goebo. 36 (1): 33 - 49.
- TAKHTAJAN, A. (1973): Evolution und Ausbreitung der Blütenpflanzen. - Stuttgart.
- UPHOF, J. C. & HUMMEL, K. (1962): Plant hairs. - Encyclopedia of Plant Anatomy, Berlin.
- VERMEULEN, P. (1959): The different structure of the rostellum in Ophrydeae and Neottieae. - Acta bot. Neerl. 8. 338 - 355.
- VERMEULEN, P. (1965): The place of *Epipogium* in the System of Orchidales. - Acta bot. Neerl. 14. 230 - 241.
- VEYRET, V. (1988): Lex six carpelles des orchidées. L'orchidophile N° 82: 113 - 117.
- VOGEL, S. (1959): Organographie der Blüten Kapländischer Ophrydeen mit Bemerkungen zum Koaptations-Problem. - Akad. Wiss. u. Lit. Mainz. Teil 1. 106 - 107.

- WETTSTEIN, R. (1889): Studien über die Gattungen *Cephalanthera*, *Epipactis* und *Limodorum*. - Österr. Bot. Z. **39**: 395 - 399, 422 - 430.
- WIEFELSPÜTZ, W. (1970): Über die Blütenbiologie der Gattung *Epipactis*. - Jber. Naturwiss. Ver. Wuppertal **23**: 53 - 69.
- ZIMMERMANN, W. (1954): Methoden der Phylogenetik. - Stuttgart.

Karl Robatsch, Viktringerring 49, A-9020 Klagenfurt