

Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal e.V.

Heft 60

13. Wuppertaler Orchideen-Tagung
am 11. und 12. November 2006



Wuppertal, im September 2007

13. Wuppertaler Orchideen-Tagung
am 11. und 12. November 2006

Titelbild

Dactylorhiza incarnata L. subsp. *jugicrucis*
M. AKHALKATSI, R. LORENZ & M. MOSULISHVILI

Jahresberichte
des Naturwissenschaftlichen
Vereins Wuppertal e. V.

Heft 60

Herausgegeben in Wuppertal 2007

Danksagung

Der Herausgeber bedankt sich bei der Nordrhein-Westfalen-Stiftung und der Sparkasse Wuppertal für die Beteiligung an den Herstellungskosten.



 Stadtsparkasse
Wuppertal

Herausgeber: Naturwissenschaftlicher Verein Wuppertal e.V.

Für die in diesem Buch veröffentlichten Arbeiten
sind deren Verfasser allein verantwortlich.

Copyright © 2007 Naturwissenschaftlicher Verein Wuppertal e.V.

ISSN-Nr. 0547-9795

Layout und Druck: Wupperdruck e.K., Rolf Grünhoff, Wuppertal

Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist nur
mit Zustimmung des Herausgebers oder der Autoren zulässig.

Inhaltsverzeichnis

WOLF STIEGLITZ, Vorsitzender Naturwissenschaftlicher Verein e.V., Wuppertal Geleitwort _____	7
PROF. DR. VOLKER RONGE, Rektor der Bergischen Universität Wuppertal Grüßwort _____	9
TEILNEHMERVERZEICHNIS Orchideentagung 2006 in Wuppertal _____	11
M. AKHALKATSI, R. LORENZ & M. MOSULISHVILI Beiträge zur Kenntnis der Orchideen Georgiens (Kaukasus) _____	13
H. PAULUS & PHILIPP SCHLÜTER Neues zur Bestäubungsbiologie kretischer und anderer <i>Ophrys</i> -Arten _____	101
B. BAUMANN & H. BAUMANN Zur Bestäubung von <i>Ophrys holoserica</i> s.l. _____	153
D. WENKER Die Gattung <i>Nigritella</i> – Rückkehr zu taxonomischer Stabilität _____	177
W. WUCHERPFENNIG <i>Epipactis</i> -Arten des östlichen Mitteleuropa _____	217
J. KOENIG Die Orchideen der Auvergne (Frankreich) _____	239
M.-A. SELOSSE & J.-C. GUILLAUMIN Vom Keimstadium zur adulten Pflanze: Die symbiotischen Pilze der Orchideen _____	253
J. REINHARDT Thilo Irmisch (1816–1879) und sein Beitrag für die Erforschung der Gattung <i>Epipactis</i> ZINN in Deutschland _____	275
W. SCHUMACHER, H. KAM, C. KÜHNE, C. LEX, A. METZMACHER & F. OPITZ Populationsgrößen und -entwicklung seltener Orchideen auf Vertragsnaturschutzflächen _____	307

Geleitwort

Am 11. und 12. November 2006 fand in den Räumen der Bergischen Universität Wuppertal die 13. Wuppertaler Orchideentagung statt. Mehr als 100 Wissenschaftler und interessierte Orchideenfreunde aus Deutschland und dem benachbarten Ausland diskutierten 2 Tage lang über Probleme der europäischen Erdorchideen. Die Skala der behandelten Themen reichte über Nomenklaturfragen, bestäubungsbiologische Besonderheiten, neue Wege der Determination, Synopsen der Orchideenflora einzelner Länder und Regionen bis zu historischen Betrachtungen und Fragen des Naturschutzes. Von besonderer Bedeutung sind Neubeschreibungen einzelner Orchideenarten (LORENZ, PAULUS).

Traditionell widmet der Naturwissenschaftliche Verein Wuppertal den Jahresbericht des auf die Tagung folgenden Jahres den Vorträgen dieser Tagung. Leider können in diesem Jahr nicht alle Vorträge veröffentlicht werden, weil die Referate einzelner Autoren in einen größeren Kontext eingebunden sind und eine Vorabveröffentlichung daher nicht möglich ist.

Ich hoffe dennoch, dass das vorliegende Heft dem hohen wissenschaftlichen Maßstab entspricht, den die Vorträge gesetzt haben. Ich danke allen Vortragenden, die ihr überarbeitetes Referat als Manuskript zur Verfügung gestellt haben, für die harmonische Kooperation. Mein Dank gilt ferner Rolf Grünhoff, Wupperdruck und seinen Mitarbeitern, die die Wünsche der Referenten sorgfältig berücksichtigt und umgesetzt haben.

Ich wünsche der Publikation eine weite Verbreitung in Fach- und Laienkreisen.

Wolf Stieglitz

Vorsitzender Naturwissenschaftlicher Verein e.V., Wuppertal

Grußwort

Als Hausherr, der Ihrer Tagung Räume der Universität zur Verfügung stellt, begrüße ich Sie herzlich.

Zur Sache Ihrer Tagung, zur Orchideenforschung, kann ich leider gar nichts beitragen. Zwar habe ich zu Hause Orchideen, habe auch schon beeindruckende Orchideenfarmen (in Thailand) besichtigt, aber dabei handelt es sich ja um ganz andere Orchideen als diejenigen, an denen Sie interessiert sind: heimische, in der Natur wachsende Orchideen, nicht agroindustriell gezüchtete.

Wozu ich höchstens ein wenig sagen könnte, das ist das Verhältnis zwischen dem, was Sie – wohl (ohne jede Geringschätzung oder Abwertung) eher als Hobby – tun, und der universitären Wissenschaft auf diesem Gebiet. Aber zu diesem wissenschaftstheoretischen oder -soziologischen Thema, über wissenschaftliche Paradigmen und Paradigmenwechsel, über Alternativen in der und zur Wissenschaft, habe ich mich bereits auf Ihrer letzten Tagung geäußert und will das nicht wiederholen, obwohl diese letzte Tagung schon fünf Jahre zurückliegt.

Nachdem in der Entstehungsgeschichte der Wuppertaler Orchideentagungen ein Professor der Gesamthochschule bzw. deren PH-Vorgänger-Institution – Herr Sundermann – eine nicht unwesentliche Rolle gespielt hatte, ist es vielleicht nicht unangebracht, wenn ich Ihnen etwas über einschlägige aktuelle Entwicklungen an unserer Universität sage:

Unter sehr schwierigen Finanzverhältnissen ist es uns gerade gelungen, einen auf die Lehrerbildung fokussierten Lehrstuhl für Biologie (inklusive Biologie-Didaktik) – mit Zoologie und Botanik – neu einzurichten und zu besetzen. Damit kann dieses Fach als Kombinationsfach nun auch in Wuppertal studiert werden.

Allen dafür notwendigen Mut zusammennehmend erlaube ich mir, in diese Begrüßung etwas Soziologisches einzuschleusen: Als Soziologe wäre ich an einer historischen Betrachtung eines „naturwissenschaftlichen Vereins“ wie dem Ihren, mit einer Geschichte von eineinhalb Jahrhunderten, interessiert, innerhalb dessen Sie ja agieren und sich heute hier treffen und austauschen – und zwar in dessen Verhältnis zur Entwicklungsgeschichte der akademischen Naturwissenschaften.

Das Neue, die moderne Wissenschaft, hat das Ältere, den wissenschaftlichen Hobby-Verein, ja offensichtlich nicht verdrängt, hat ihm allerdings eine veränderte Funktionsbestimmung aufgedrängt. Dabei bin ich mir nicht sicher, ob dies allen Akteuren bewusst ist.

Es gibt analoge Erscheinungen z.B. im Verhältnis der berühmten Lesegesellschaften, die im späten 18. und dann im 19. Jahrhundert in vielen deutschen Städten aufkamen, zur modernen Geistes-, insbesondere Literaturwissenschaft. Ein besonders spannendes, auch bereits zum Forschungsthema gemachtes, weiteres Beispiel wäre das Verhältnis der alten vorwissenschaftlichen Hebammenkunst zur modernen Medizin, sprich: Gynäkologie. Auch hier gab es keine Verdrängung des Alten durch das Neue, sondern eine neue Kombination von beidem, allerdings nicht ohne hierarchische und Image-Relation.

Aber ganz sicher sind Sie an Orchideen interessiert, nicht an Wissenschaftsgeschichte. Deshalb ohne weitere Exkurse: Haben Sie Freude an Ihrer Tagung.

Prof. Dr. Volker Ronge

Rektors der Bergischen Universität Wuppertal

Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Dactylorhiza* in Georgien (Kaukasus)

Ein Beitrag zum OPTIMA-Projekt »Kartierung der mediterranen Orchideen«.

MAIA AKHALKATSI, RICHARD LORENZ UND MARINE MOSULISHVILI

Zusammenfassung

Die Ergebnisse langjähriger Feldarbeiten und umfangreicher biometrischer Untersuchungen über die Gattung *Dactylorhiza* in Georgien werden vorgestellt. Die Eigenständigkeit von *Dactylorhiza amblyoloba* wird bestätigt. *D. armeniaca* wird erstmals für Georgien nachgewiesen. Eine zu *D. incarnata* gehörige Sippe wird als Unterart subsp. *jugicrucis* neu beschrieben. Die taxonomische Geschichte dieser drei Taxa wird eingehend dargestellt. Insgesamt werden acht *Dactylorhiza*-Taxa für Georgien als sicher nachgewiesen eingestuft: *D. armeniaca*, *D. umbrosa* und sechs weitere, deren terra typica in Georgien liegt, nämlich *D. amblyoloba*, *D. euxina*, *D. iberica*, *D. incarnata* subsp. *jugicrucis*, *D. romana* subsp. *georgica* und *D. urvilleana*. Ihre umfangreiche Synonymie wird zusammengestellt, die Typusdaten mitgeteilt sowie Verbreitung in Georgien, Standort, Bestand und Gefährdung erläutert. Ältere Angaben von *D. osmanica* und *D. salina* konnten nicht bestätigt werden, sie erscheinen aus arealökologischen Gründen zweifelhaft. Eine irrtümliche Angabe von *D. sambucina* ist zu streichen. Abschließend wird eine überarbeitete Liste der für Georgien bestätigten Orchideentaxa mit den aktuell bekannten Minima und Maxima ihrer vertikalen Verbreitung angefügt.

Summary

The data gained during long term field works and results of extensive biometrical investigations on the genus *Dactylorhiza* in Georgia are presented in this paper. It is confirmed that *Dactylorhiza amblyoloba* represents independent species. Occurrence of *D. armeniaca* is proved for Georgia for the first time. New subspecies was described for *D. incarnata* group - subsp. *jugicrucis*. The detailed history of taxonomic investigations of these three taxa is presented. In total, the existence of 8 *Dactylorhiza*-taxa is confirmed for Georgia. Besides *D. armeniaca* and *D. umbrosa*, the following six species have terratypica in Georgia: *D. amblyoloba*, *D. euxina*, *D. iberica*, *D. incarnata* subsp. *jugicrucis*, *D. romana* subsp. *georgica* and *D. urvilleana*. All synonyms are presented for studied species, type material and distribution in Georgia is evaluated, habitat, community type and threats are described. Old data on existence of *D. osmanica* and *D. salina* in Georgia was not confirmed. It is doubtful because of distribution area and ecological conditions. Earlier wrong statement on occurrence of *D. sambucina* should be refuted. Finally, updated complete species list of Georgian orchid-taxa is presented with indication of minimum and maximum altitudes of their vertical distribution.

1. Einleitung

Innerhalb der europäischen Orchideen gilt die Gattung *Dactylorhiza* allgemein als taxonomisch schwierige Gruppe. Dies gilt insbesondere für die orientalischkaukasischen Sippen, die in diesem Raum ein ausgeprägtes Entfaltungszentrum besitzen (BAUMANN & KÜNKELE 1988: 31; AVERYANOV 1990: 59). Allein sechs der heute aus Georgien bekannten acht *Dactylorhiza*-Taxa sind von hier beschrieben.

Die taxonomischen Probleme mit *Dactylorhiza* sind zum einen sicher in gattungsimmanenten Eigenschaften insbesondere der leichten intraspezifischen Hybridisierung und der damit verbundenen häufigen Polyploidisierung begründet, liegen zum anderen jedoch in der riesigen Ausdehnung und relativen Abgelegenheit dieses gebirgigen Raumes.

Die floristische Erforschung des Kaukasus setzte Ende des 18. Jahrhunderts mit den Reisen von J. A. Gueldenstaedt (1768-1772) und F.A. MARSCHALL von Bieberstein (1796-1805) ein. Es folgten dann C. Steven (1800-1810), J.S.C. Dumont d'Urville (1820), C.A. Meyer (1829-1830) und K. Koch (1836-1844). In ihren Berichten haben diese auch Sammelergebnisse mehrerer weiterer Forscher veröffentlicht. Die Kenntnisse über die heutige Gattung *Dactylorhiza* bauten sich aus den eingangs genannten Gründen allerdings erst allmählich auf, einige der heute als gute Arten anerkannten Taxa wurden mehrfach beschrieben, auch wurden die zur Verfügung stehenden Namen von späteren Autoren häufig inhaltlich verschieden interpretiert. KOCH (1849) kannte bereits fünf der heute bekannten acht kaukasischen Arten aus der Gattung *Dactylorhiza*. Klinge stützte sich bei der Bearbeitung kaukasischer Taxa dieser Gattung auf umfangreiche Herbarstudien. Für unser Gebiet nennt er in seinem Prodromus (KLINGE 1898) sechs Sippen, deren teils unklare Umgrenzung und die von ihm gebrauchte Nomenklatur nachfolgend eher zur Verwirrung als zu einer Klärung beigetragen haben. Seine Monographie über die Untergattung *Dactylorchis* blieb leider unvollendet, so blieben die Bewertungen der von ihm eingesehenen, auf viele Herbarien verteilten Belege unveröffentlicht.

Es ist das Verdienst von S.A. Nevski, im Rahmen der Behandlung der Orchideen der Sowjetunion erstmals ein klares Konzept der damals noch weitgefaßten Gattung *Orchis* vorgelegt zu haben (NEVSKI 1935). In seiner (illegitimen) Untergattung *Dactylorhiza*, die er zwei Jahre später in einen korrekten Gattungsnamen überführte, gibt er noch unter *Orchis* für den Kaukasus bereits sieben der heute bekannten acht *Dactylorhiza*-Arten an: *D. amblyoloba*, *D. euxina*, *D. iberica*, *D. incarnata* (sub *O. latifolia*), *D. romana* subsp. *georgica* (sub *O. flavescens*), *D. umbrosa* (sub *O. sanasunitensis*), *D. urvilleana* (sub *O. triphylla*). Seine Gliederung hat bis auf eine noch unzureichend geklärte Synonymie und damals noch nicht bekannte Arten (*D. armeniaca*) oder Unterarten von *D. incarnata* grundsätzlich bis heute Bestand.

Fast fünfzig Jahre später haben BAUMANN & KÜNKELE (1981) im Rahmen der Vorarbeiten zum OPTIMA-Projekt „Kartierung der mediterranen Orchideen“ die Taxonomie und Nomenklatur der orientalischen *Dactylorhiza*-Arten auf Basis eigener Geländeerfahrungen und der in der Zwischenzeit von NIESCHALK &

NIESCHALK (1975, 1976) und RENZ (1978) veröffentlichten Feldstudien neu bearbeitet und damit eine klare Basis für weitere Forschungsarbeiten gelegt. AVERYANOV (1988-1993, 1990, 1994, 1995) hat bei seiner Bearbeitung der Gattung *Dactylorhiza* diese Ergebnisse nur begrenzt übernommen. AVERYANOV (l.c.) hält für kaukasisch-orientalische Taxa eine ganze Reihe synonymen Namen als eigenständige Arten aufrecht. Die knappen Angaben in den beigefügten dichotomen Schlüsseln sind für eine klare morphologische Abgrenzung unzureichend, seine Angaben zur Verbreitung mangels Quellenangabe nur begrenzt nachvollziehbar. GAGNIDZE (2006: 199) übernimmt bis auf *D. amblyoloba* das System von NEVSKI 1935. Neue Impulse hingegen gehen von den molekulargenetischen Arbeiten von M. HEDRÉN über die Gattung *Dactylorhiza* im Pontusgebirge aus. HEDRÉN (2001) konnte hierbei völlig neue Einblicke in die verwandtschaftlichen Beziehungen der nord-nordosttürkischen Taxa gewinnen und die hybridogene Natur polyploider Taxa wie *D. urvilleana*, *D. nieschalkiorum* und der neuen *D. armeniaca* aufzeigen. Erste molekulargenetische Untersuchungen kaukasischer Vertreter der Gattung *Dactylorhiza* wurden von SHIPUNOV et al. (2004) durchgeführt.

Wir selbst haben im Rahmen der Erforschung der Orchideen Georgiens (AKHALKATSI et al. 2003) seit über zehn Jahren die Morphologie und Verbreitung der Gattung *Dactylorhiza* untersucht. Einen Schwerpunkt legten wir hierbei auf biometrische Vermessungen, da aus Georgien bislang nur wenige systematische Vermessungen bekannt waren und terra typica-Daten allgemein von Interesse sind; die bisherigen Ergebnisse werden hier vorgelegt. Weiter konnten wir im Sommer 2005 gemeinsam mit M. HEDRÉN (Lund) eine Vielzahl georgischer *Dactylorhiza*-Populationen für molekulargenetische Untersuchungen bemustern, deren Ergebnisse von M. HEDRÉN an anderer Stelle mitgeteilt werden.

2. Die Taxa der Gattung *Dactylorhiza* in Georgien

Die Gattung *Dactylorhiza* ist in Georgien nach jetzigem Kenntnisstand mit acht Arten vertreten, davon zwei als endemische Unterarten ihrer in Georgien nicht vorkommenden Nominatsippe. Im Folgenden wird kurz auf die Geschichte ihrer Erforschung in Georgien eingegangen. Für jedes Taxon wird eine ausführliche Synonymie mit Typusdaten aufgelistet. Für die Sippen der Sektion *Dactylorhiza* werden die morphologische Variabilität, Standortbedingungen und Hybridisierung in Georgien näher erläutert und durch Angaben zum Gesamtareal sowie zu Verbreitung, Bestand und Gefährdung in Georgien ergänzt.

2.1 *Dactylorhiza amblyoloba* - Stumpflippige Fingerwurz

In Kartli, Gare Kacheti und Kacheti haben wir in den letzten zehn Jahren mehrfach eine hochwüchsige *Dactylorhiza*-Sippe mit markgefülltem Stängel, ungefleckten bis schwachgefleckten, linealanzettlichen Blättern und rötlichvioletten Blüten mit dreigeteilter Lippe und mittellangem Sporn angetroffen. Nach erstem Augenschein gehört sie zu dem Aggregat von *D. fuchsii*, setzt sich aber durch eine eigene Merkmalscharakteristik wie schlankem Wuchs, sehr langen Blättern und breitem, abgestumpftem Mittellappen der Lippe von allen in Europa hierzu gehörenden Taxa deutlich ab. Erste Ergebnisse molekulargenetischer Untersuchungen georgischer *Dactylorhiza*-Sippen bestätigten ihre Zugehörigkeit zur Gruppe diploider Taxa des *D. fuchsii*-Aggregats (HEDRÉN 2006 in litt.). Morphologische Untersuchungen zeigten, daß diese Sippe mit *Orchis amblyoloba* Nevski 1935 konspezifisch identisch ist. Die Auswertung kaukasischer Literatur ergab, daß ihr Vorkommen in Georgien bereits seit über 150 Jahren bekannt war.

KOCH (1849: 283) gibt mit *Orchis saccifera* Brongn. („Im Hochgebirge des Kaukasus in den Wäldern des Gebietes der Rionquellen auf Thonschiefer und Porphyry, c. 5000 Fuß hoch“) und *O. maculata* L. („cod. No. 6823. Aus Grusien von Wilhelms erhalten.“) erstmals für Georgien Taxa aus dem Aggregat von *D. fuchsii* s.l. an. Er unterscheidet die georgische *O. maculata* wegen ihres festen Stängels eindeutig von seinen aus der Türkei beschriebenen hohlstängeligen *O. triphylla*, *Orchis lancibracteata* und *O. affinis*, die heute alle zu *Dactylorhiza urvilleana* gestellt werden (BAUMANN & KÜNKELE 1981: 223, 244; s.a. hoc loco, Kap. 2.8). LEDEBOUR (1853: 59, mit weiteren Fundangaben) und BOISSIER (1882: 73, incl. der hohlstängeligen *O. lancibracteata*) zitieren diese Angaben zum Vorkommen von *O. maculata* im Kaukasus.

KLINGE (1898: 196-197) hat diese Meldungen nicht aufgegriffen. Bei seinen Verbreitungsangaben führt er den Kaukasus weder für *O. maculata* (sub *O. basilica* subsp. *maculata*) noch für die von ihm weit gefaßte, als hohlstängelig bezeichnete *O. saccifera* (sub *O. basilica* subsp. *saccifera*) auf. Seine *Orchis basilica* subsp. *cartaliniae*, unter welcher er die Koch'schen Synonyme von *D. urvilleana* zusammengefaßt hat (BAUMANN & KÜNKELE 1981: 245), beschränkt sich trotz ihrer weiten Fassung auf hohlstängelige Pflanzen („caule fistuloso“). Ebenso wenig geht LIPSKY (1899: 457) neben der von ihm als Art bewerteten *O. cartaliniae* (KLINGE) LIPSKY auf die Koch'schen Hinweise ein. SOMMER & LEVIER (1900: 418) haben im Sommer 1890 *O. maculata* im Grenzgebiet zwischen Swanetien und Abchasien gefunden und geben auch *O. maculata* var. *saccifera* Rchb.f. für Swanetien an. Eine von BROTHEUS in Westgeorgien (Tschwichi ad flumen Rion in Imeretia, Jun. 1877) gesammelte Pflanze mit schopfigen Brakteen beschreiben sie (1900: 419) als hohlstängelige *O. maculata* var. *brotheri*.

MEDVEDEV (1919: 475) wiederum führt für unser Gebiet nur seine *O. cartaliniae* (KLINGE) Medw., ein jüngeres Isonym des Artnamens von LIPSKY. Er liefert zwar eine kurze Beschreibung, die knappen Angaben zum Stängel („Stängel unterhalb des Blütenstandes mehr oder weniger robust“) lassen es jedoch offen, ob diese auch feststängelige Pflanzen umfaßt. GROSSHEIM (1928: 267-268) hingegen führt unter *O. maculata* (Abchasien, Tiflis) und *O. saccifera* (Transkaukasus = Südkaukasus) wieder feststängelige Taxa, stellt allerdings auch „*O. carthalinae* Klinge (Abchasien, Tiflis)“ zu diesen. Hier zitiert GROSSHEIM den Namen von KLINGE weder formal noch inhaltlich korrekt. KLINGE (1898: 158, 196) hat, wie dies BAUMANN & KÜNKELE (1981: 230) gezeigt haben, keine Artnamen geschaffen, sondern für seine Unterarten unzulässigerweise, aber korrigierbar binäre Kombinationen gebraucht (ICBN Art. 24.4). Der zu zitierende korrekte Name wäre *O. cartaliniae* (KLINGE) LIPSKY oder *Orchis basilica* subsp. *cartaliniae* Klinge. Inhaltlich ist es nicht zutreffend, wenn GROSSHEIM die von KLINGE (1898: 196) ausdrücklich als hohlstängelig beschriebene und auf die ebenfalls hohlstängelige *O. lancibracteata* K. Koch gegründete subsp. *cartaliniae* als drittes Taxon zur Gruppe der feststängeligen Sippen stellt. Die Gründe hierfür bleiben unklar, zumal GROSSHEIM (1928: 269) *O. lancibracteata* noch in der Gruppe der hohlstängeligen Taxa aufführt.

Insgesamt zeigt die bisherige Geschichte die großen Schwierigkeiten bei der Bewertung der auch im Kaukasus sehr variablen *Dactylorhiza*-Sippen. NEVSKI (1935: 707-708, 753) hat die Natur der kaukasischen Vertreters aus dem *D. fuchsii* Aggregat erstmals klar erkannt. Er greift die Meldungen von *O. maculata* auct. fl. cauc. auf und trennt die damit benannte kaukasische Sippe unter *Orchis amblyoloba* von „*Orchis carthalinae* Klinge in A.H.P. XVII 1 (1898) 191, pro min. parte“ als eigene Art ab. NEVSKI hat dabei die Unterschiede zwischen *O. amblyoloba* (= *D. amblyoloba*) und



O. amblyoloba Nevski **HB.**

Abb. 1: Blüte von *Dact. amblyoloba* aus Nevski, Fl. SSSR, Tab. 42, fig. 3. 1935. Die stumpfen, wenig gespaltenen Lippenlappen und der mittelgroße Sporn sind sehr gut dargestellt.

O. triphylla (= *D. urvilleana*) sehr klar herausgearbeitet: danach unterscheidet sich *O. amblyoloba* von dieser auch im Gebiet vorkommenden durch einen festen Stängel, stumpflappige Lippe mit breiterem Mittelappen und kürzeren, etwas schmaleren Sporn. Diese charakteristischen Blütenmerkmale sind in der beigegeführten Abbildung deutlich zu erkennen (l.c.: Tab. 42, fig. 3; s. hoc loco, Abb. 1).

O. saccifera wird von NEVSKI für das Gebiet der damaligen UdSSR nicht mehr angegeben, von der sich seine *O. amblyoloba* durch Lippenform und hellere Blütenfärbung unterscheidet. Mit seiner Namenswahl (gr. *amblyós* stumpf

und gr. *lobós* Lappen) unterstreicht NEVSKI die besondere Bedeutung der Lippenform. Es bleibt darauf hinzuweisen, daß auch NEVSKI den Klinge'schen Unterartnamen fälschlicherweise als Art interpretierte. Weiter war eine formale Abspaltung der neuen *O. amblyoloba* von *Orchis basilica* subsp. *cartaliniae* Klinge gegenstandslos, da der Klinge'sche Name trotz weiter Fassung sich auf hohlstängelige Sippen beschränkt. Seine Neubeschreibung ist deshalb auch ohne gleichzeitige Typisierung des Klinge'schen Namens formal korrekt und inhaltlich vollständig.

In der Folge hat sich das Konzept NEVSKI'S, die feststängeligen kaukasischen Pflanzen aus dem Aggregat von *D. fuchsii* als eigenständige Art zu führen und von den hohlstängeligen klar abzutrennen in der russisch-kaukasischen und georgischen Literatur weitgehend durchgesetzt (GROSSHEIM 1940: 243; KEMULARIA-NATADSE 1941: 564; SAKHOKIA & CHUZISHVILI 1975: 167; GALUSCHKO 1978: 184; SHETAKAURI, TSISKARAULI & ZANGURASHVILI 2006: 377). AVERYANOV wiederum führt die Art in seiner frühen Übersichtsarbeit über die Gattung *Dactylorhiza* in der SSSR (1983: 1160-1162) weder als eigenständig noch als Synonym. Später war sich AVERYANOV unschlüssig über die Bewertung von *O. amblyoloba*. Zunächst (1989: 47) folgt er NEVSKI und überführt die nun anerkannte Art konsequenterweise in die Gattung *Dactylorhiza*, stellt aber unzutreffenderweise *D. urvilleana* auch in die feststängelige Subsect. *Maculatae* Parl. 1860 (non Averyanov 1983). Kurz darauf stellt AVERYANOV (1990: 175; 1994: 116; 1995: 20) wie auch AVERYANOV & NERSESIAN (2001: 197) *D. amblyoloba* ohne Begründung in die Synonymie von *D. urvilleana*, gefolgt von GAGNIDZE (2005: 199) und CHEISHVILI & GAGNIDZE (2006: 26). SHIPUNOV et al. (2004: 1422) ordnen sie (sub „*amblyopoda*“, sphalm.) *D. saccifera* zu.

Die meisten mitteleuropäischen Autoren haben *D. amblyoloba* bislang nicht aufgegriffen. SOÓ (1969: 70) stellte die Art als Synonym von *O. triphylla* zu *D. saccifera*. BAUMANN & KÜNKELE (1981: 248) haben mangels Frisch- und Herbarmaterial eine abschließende Bewertung von *O. amblyoloba* zurückgestellt und sie vorläufig unter *D. urvilleana* eingereiht, wohl auch bestärkt durch eine irrtümliche Zuordnung einer kurzen Spornlänge zu *O. triphylla* [6,5-9 mm statt (11) 13-13 (14) mm] infolge einer Verwechslung der von NEVSKI (1935: 709-710) für *O. triphylla* angegebenen Spornmaße mit denen von *O. euxina*. Dieser Einstufung folgten später RENZ & TAUBENHEIM (1984: 541), BUTTLER (1986: 78), KREUTZ (1998: 157), DELFORGE (2006: 225) und BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ (2006: 70).

JÄGER allerdings berichtet von häufigem Vorkommen von *O. amblyoloba* bei Schowi in Ratscha (1988: 40). Er äußert auch Zweifel an der Korrektheit des Namens, ohne dies näher zu erläutern. Nach JÄGER ist das Taxon durch weniger kräftigen Habitus und hellere Blütenfarbe deutlich abgesetzt von *D. urvilleana* und

D. maculata näher stehend. Die Lippe sei zwar flacher, aber ähnlich dreilappig wie bei *D. urvilleana*. Auf die charakteristische stumpfe und breite Form des Lippenmittellappens geht JÄGER zwar nicht ein, auf seiner Abbildung (l.c.: 45, Abb. 3) ist diese jedoch deutlich zu erkennen.

Ein Vergleich der Messungen morphologischer Merkmale bestätigt die von NEVSKI (l.c.) klar erkannte Eigenständigkeit von *D. amblyoloba* (Tabelle 1a, Auszug aus Tabelle 1b).

Tabelle 1a: Mittelwerte wichtiger Unterscheidungsmerkmale von *D. amblyoloba* im Vergleich zu nächstverwandten Taxa [mm]. Auszug aus Tabelle 1b.

Taxon	<i>D. fuchsii</i> subsp. <i>fuchsii</i>	<i>D. saccifera</i>	<i>D.</i> <i>amblyoloba</i>	<i>D. urvilleana</i>		
				subsp. <i>bithynica</i>	subsp. <i>phoenissa</i>	subsp. <i>urvilleana</i>
Herkunft	GB / De	It / Griech	GEO	TÜ	Libanon	TÜ / GEO
Datenquelle	Eigene	Eigene	Eigene	BAUMANN 1983: 69, 93	BAUMANN & BAUMANN 2005: 253	Eigene
Pflanzen Höhe	378,7	488,6	463,8	396	484	354,4
Stängel	markig	markig	markig	n.b.	markig	hohl
3. Laubblatt Spreiten Länge	132,9	146,6	191,4	118 ¹	80-300 ³	109,4
3. Laubblatt Spreiten Breite	16,8	25,3	20,5	29 ¹	20-67 ³	21,4
3. LB L : B	9,6	6,8	10,8	4 ¹	3,2-5 ³	5,7
Inneres Sepal L	7,1	9,8	8,5	8,4 ²	10,1 ⁴	10,6
Lippen Länge	7,9	10,0	8,7	9,4 ²	9,9 ⁴	11,0
Lippen Breite	11,3	13,3	11,7	12,7 ²	13,5 ⁴	13,7
Lipp Seit Lapp L	6,7	7,5	6,4	8,1 ²	8,2 ⁴	9,3
Lipp Mitt Lapp L	3,7	5,4	3,5	4,8 ²	3,2 ⁴	3,7
Lipp Mitt Lapp B	3,0	4,1	4,6	4,0 ²	3,8 ⁴	3,3
Sporn L	8,0	12,3	11,1	12,6 ²	13,7 ⁴	14,1
Sporn B (flach)	2,1	4,6	3,4	3,5 ²	4,5 ⁴	4,1

¹ 2. Laubblatt, ² ermittelt aus Abb. Blüten bei BAUMANN (1983: 84); ³ Angaben für die größeren der Laubblätter, ⁴ ermittelt aus Abb. Blüten bei BAUMANN (2005: 279).

Im vegetativen Bereich fallen vor allem der hohe Wuchs und die schlanken, ungefleckten bis schwach gefleckten Laubblätter auf. Die durchschnittliche Pflanzenhöhe ist vergleichbar mit der anderer feststängeliger Taxa wie *D. saccifera*, *D. bithynica* und *D. urvilleana* subsp. *phoenissa*, aber deutlich höher als bei *D. fuchsii* s.str. und der hohlstängeligen *D. urvilleana* subsp. *urvilleana*. *D. amblyoloba* besitzt die

längsten Laubblätter, bei vergleichbarer Breite deshalb auch die relativ schmalsten. Beim drittuntersten Laubblatt ist das Verhältnis Länge: Breite mit 10,8 ähnlich wie bei *D. fuchsii* subsp. *fuchsii*, aber fast doppelt so groß wie bei den anderen verglichenen Taxa. Insgesamt zeigt sich hier eine starke Affinität zur Gruppe der diploiden *D. fuchsii* s.l. und deutliche Unterschiede zur tetraploiden *D. urvilleana*. Zu berücksichtigen ist hierbei, daß *D. urvilleana* vermutlich wegen ihres hybridogenen Ursprungs eine sehr große Variabilität insbesondere der vegetativen Merkmale aufweist, sodaß Überlappungen zwar sehr häufig zu beobachten sind, aber die Mittelwerte der untersuchten Taxa, gebildet aus den Vermessungen zahlreicher Pflanzen aus vielen Populationen, sich deutlich unterscheiden.

In der Blüte setzt sich *D. amblyoloba* durch die dreigeteilte, stumpfe Lippe mit kurzen Seitenlappen, breitem Mittellappen und stumpfwinkligem Einschnitt zwischen den Lippenspaltstücken deutlich von allen anderen nahestehenden *Dactylorhiza*-Taxa ab (Diagramm 1, Abb. 14 Blütenanalysen, Farbtafel 1, Abb. 33, 34). Weiterhin unterscheidet sich *D. amblyoloba* von *D. fuchsii* subsp. *fuchsii* durch größere Perigonblätter und längereren, dickeren Sporn (Abb. 30), von *D. saccifera* durch kleinere Blüten und schmalere Sporn (Abb. 30), von *D. urvilleana* subsp. *bithynica* durch kleinere Blüten und kürzeren Sporn, von subsp. *phoenissa* durch kleinere Blüten und kürzeren, schmalere Sporn, von subsp. *urvilleana* durch deutlich kleinere Blüten und kürzeren Sporn (Diagramm 2).

Dactylorhiza amblyoloba (NEVSKI) Aver., Novosti Sist. Vyssh. Rast. 26: 47 .1989.

Holotypus: Transcaucasia, Georgia, prov. Tiflis, distr. Borzhom, prope pagum Bakuriani, 1500 m; in silva, 26.7.1925, leg. V. Kozlovsky, Herb. Inst. Bot. Ac. Sc. URSS (LE) (NEVSKI 1935), fot. typi in herbario Jany Renz Nr. 12848.1 et 12848.2 recte supra (cum sched. S. Nevski); Isotypus: LE, Photo Herbar Jany Renz Nr. 12848.2 sin. infra; Isotypus Herb. Georgian National Museum Tbilisi (TGM), Nr. 8894 (Abb. 12).

≡ *Orchis amblyoloba* Nevski in Kom., Fl. USSR 4: 753. 1935.

Beschreibung (nach NEVSKI 1935: 707-708, 753-754, ergänzt und modifiziert nach eigenen Beobachtungen): Mehrjährige Pflanze mit zwei 2-4-fach geteilten, in schmale Spitzen auslaufenden Knollen mit mehreren weißlichcremefarbenen Wurzeln. Stängel hellgrün, seltener im obersten Teil der Infloreszenz braunviolett angehaucht, fest, innen mit sehr schmaler Röhre, aufrecht, (250) 350-550 (620) mm lang und oberhalb der Basis (3) 5-7 (9) mm, unterhalb der Blütenähre (2) 2,2-4 (5) mm dick. Über der Knolle 2 weißlichcremefarbene bis bräunliche Scheidenblätter. Laubblätter (4) 5-8 (9), länglich-lanzettlich bis verkehrteilanzettlich, am Stängel verteilt, bogen-

förmig abstehend, leicht gekielt, die sehr langen unteren oft leicht abgeknickt, beidseitig grün, leicht glänzend, ungefleckt bis oberseits schwach gefleckt. Internodienlänge zur Mitte zunehmend, zwischen dem 4. und 5. Blatt am größten, 50-110 mm lang; Scheide des untersten Laubblatts stängelumfassend, 25-35 mm lang, Blattspreite an der Basis verengt, vorne spitz, seltener rundlich-stumpf, (80) 95-160 (220) mm lang und (12) 15-30 (35) mm breit; die nächsten Blätter zunehmend schmaler und zugespitzt, in der \pm Mitte am breitesten; das 3. Blatt meist am größten, 8-12 länger als breit, Blattscheide 20-35 mm lang, Blattspreite (120) 150-220 (280) mm lang und (8) 12-25 (35) mm breit; die oberen (1-2) Blätter brakteenartig, schmal lineal-lanzettlich, zugespitzt. Das oberste Blatt wenig kürzer als Internodium, den Blütenstand meist nicht erreichend, (25) 30-80 (105) mm lang und (1,5) 3-5 (7) mm breit.

Blütenstand zylindrisch, \pm dicht, reichblütig, (60) 70-130 (175) mm lang und 23-35 mm breit. Untere Brakteen $1\frac{1}{2}$ -2 x so lang wie Blüten, schmal lanzettlich bis lineal-lanzettlich, stark zugespitzt, grün, selten braunviolett angehaucht, (18) 22-40 (50) mm lang und (2,5) 3,2-5,0 (5,7) mm breit; mittlere und obere Brakteen kürzer als Blüten, gelegentlich braunviolett angelaufen, 9-15 mm lang und 2-2,5 mm breit, schmal lanzettlich, zugespitzt. Blüten (15) 20-45 (60), rosa-lilafarben, sehr schwach süßlich duftend. Innere Perigonblätter mit mittlerem Sepal einen geschlossenen Helm bildend. Mittleres Sepal länglich elliptisch, stumpf, konkav, (6) 7-8 mm lang, ca. 3 mm breit, 3-nervig; seitliche Sepalen schief eilanzettlich oder eiförmig, schräg aufwärts zurückgeschlagen, 3-4-nervig, stumpflich oder stumpf, (7) 9-11 (13) mm lang, (3) 3,5-4,8 (5,4) mm breit; Petalen eiförmig, stumpf, kürzer als Sepalen, (5,5) 6-7,7 (8,5) mm lang, (2,5) 3,5-4,3 (4,6) mm breit. Lippe oberseits kurz papillös, mit schmalen, linienförmig angeordneten und von der Basis aus divergierenden violetten Punkten oder Strichen gezeichnet, rundlich-rhombisch oder rundlich querelliptisch, (7) 8,0-9,5 (10,5) mm lang, (8,5) 10-12,5 (14) mm breit, vorne kurz dreilappig, Mittellappen breit eiförmig, sehr stumpf, (2,5) 3,0-4,0 (5,0) mm lang, (2,5) 4,0-5,0 (5,8) mm breit, Seitenlappen etwas kürzer als Mittellappen, dessen Basis kaum (meist weniger als 1 mm) überragend, \pm gekerbt oder stumpf gezähelt, nahezu rhombisch, stumpf. Sporn gerade bis schwach gebogen, leicht schräg abwärts gerichtet, zylindrisch bis leicht konisch, am Ende stumpf, ab Lippenbasis (8) 9,5-12,5 mm lang, oben ab Perigonansatz um 1,5-2 mm kürzer, in natürlichem Zustand 2,2- 2,7 mm dick, am Ende nicht gänzlich dem Fruchtknoten anliegend, etwa $\frac{3}{4}$ bis gleich lang wie dieser. Fruchtknoten grün, öfters braunviolett überlaufen, (8,5) 10-12,5 (13,5) mm lang, 1,5-3 mm dick um 150° - 180° gedreht. Gynostemium kurz, 4,0-5,5 mm hoch, Narbe im oberen Bereich des rundlichen bis hochovalen Sporneingangs liegend, oft von lila gefärbten Streifen eingesäumt.

Pollinien 2, olivgrün, langgestielt, in aufrecht stehender Theke liegend, Stielchen und unterer Teil der Pollinien \pm von lila bis violett gefärbtem, sich vom Thekenrand

aus nach innen wölbenden Häutchen geschützt. Beide Stielchen am unteren Ende mit je einer separaten Klebscheibe versehen, geschützt durch ein gemeinsames weißliches bis hellviolett, häutiges, querovales Beutelchen, welches in der Mitte zwischen den Klebscheiben gelegentlich leicht eingedellt ist. Rostelfalte weißlich, in der Mitte rinnig, am oberen Ende zugespitzt, sich aus etwa 1 mm breiter Basis vom oberen Rand des Beutelchens zwischen den Stielchen nach oben erstreckend, etwa 2-2½ x so lang wie die Höhe des Beutelchens. Diploid (HEDRÉN 2006 in litt.).

Standort: Auenwälder an Fluß- und Bachläufen mit *Populus alba*, *P. nigra*, *Alnus barbata*, lichte, etwas frische, ± feuchte Laubmischwälder der collinen bis montanen Stufe mit *Fagus orientalis*, *Quercus iberica*, *Carpinus betulus*, *C. orientalis*, *Ostrya carpinifolia*.

Areal: Kaukasus, von Nordwesten (Tuapse) bis Daghestan, Azerbaijan. Südlich des Hauptkamms in Georgien bis zum Kleinen Kaukasus, wohl auch in Armenien. Karten (sub *Orchis amblyoloba*) bei GROSSHEIM 1940: Karte 265 und MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965: 454, Karte 110c). Ihre Verbreitung ist noch ungenügend bekannt. In Georgien rezent aus Kartli, Gare-Kacheti und Kacheti nachgewiesen. Bevorzugt mittlere Lagen von 500-1200 (1500) m ü.d.M.

Icones: hoc loco: Abb. 14 Blütenanalysen, Farbtafel 1, Abb. 31-34. NEVSKI, Fl. SSSR, Tab. 42, fig. 3. 1935, gute Zeichnung der Blüte; GROSSHEIM 1940: Tab. 31, fig. 7, schematische Zeichnung der Blüte mit untypisch kleinem Lippenmittellappen und zu kleinem Sporn; JÄGER 1988: 45, Abb. 3; BAUMANN et. al 2006: 70, fig. dex., gute Darstellung des Blütenstandes (sub *D. urvilleana* subsp. *urvilleana*, Azerbaijan, Sheki, 2.6.1997, fot. H. Baumann).

Bestand/Gefährdung (Georgien): Zerstreut, Populationen meist individuenarm, rezent von 10 Wuchsorten nachgewiesen. Habitate der Auwälder in Talböden sind durch die weithin praktizierte Waldweide gefährdet; für die Habitate der collinen bis submontanen Stufe ist rezent eine Gefährdung nicht erkennbar. IUCN-Gefährdungsstufe: VU.

Hybriden: JÄGER (1988: 41, 44, Abb. 2) berichtet von zwei Pflanzen des Bastards *D. amblyoloba*, x *D. iberica* bei Schowi (Ratscha) in Begleitung ihrer Elternarten. AVERYANOV listet Hybriden mit *D. incarnata* (1991: 36, sehr selten an den Nordabhängen des Großen Kaukasus und in Daghestan) und mit *D. urvilleana* (1991: 40, gemein bei syntopen Vorkommen der Elternarten) ohne Quellenangabe auf. Aus Georgien sind keine sicheren Nachweise bekannt. *D. urvilleana* wurde von uns an keinem der Wuchsorte von *D. amblyoloba* angetroffen.

2.2 *Dactylorhiza armeniaca* - Armenische Fingerwurz

HEDRÉN (2001) konnte mit umfangreichen Untersuchungen der Allozym-Variation vieler *Dactylorhiza*-Populationen in der N/NE-Türkei neue Einblicke in deren verwandtschaftliche Beziehungen gewinnen. Danach erweist sich die diploide *D. euxina* neben den beiden diploiden Aggregaten *D. incarnata* s.l. (incl. *D. umbrosa*, *D. osmanica*) und *D. fuchsii* s.l. (incl. *D. saccifera*) als dritte, ziemlich eigenständige kaukasisch-orientalische Linie. Aus diesen (oder deren Vorfahren) sind durch Hybridisierung die allotetraploiden Arten *D. urvilleana* (aus *D. euxina* und *D. fuchsii* s.l.) und *D. neschalkiorum* (aus *D. incarnata* s.l. und *D. fuchsii* s.l.) entstanden. In der NE-Türkei beobachtete HEDRÉN eine dritte allotetraploide Sippe, die ein gemischtes Genom (EEII) aus *D. euxina* (EE) und *D. incarnata* s.l. (II) besitzt (2001: 38). Die robusten, hochwüchsigen, hohlstängeligen Pflanzen mit ansonsten intermediärer morphologischer Merkmalscharakteristik hat HEDRÉN (l.c.) als eigene Art erkannt. Wenig später haben SHIPUNOV et al. (2004: 1425) bei ersten molekulargenetischen Untersuchungen der Gattung *Dactylorhiza* im europäischen Russland unter NW-kaukasischen Pflanzen ebenfalls *D. armeniaca* nachweisen können.

In Georgien haben wir in der Kazbegi-Region auf feuchten Wiesen kleinere und größere Gruppen kräftiger Pflanzen mit mittelgroßen Blüten beobachtet, die in der Blüte gewisse Ähnlichkeiten mit *D. euxina* besaßen, sich aber durch hohen Wuchs, längere und ungeflechte Blätter von ihr unterschieden. Sie ließen sich keiner der uns aus der Gegend bekannten Arten zuordnen. So war zunächst ein hybridogener Einfluß zu vermuten. *D. urvilleana* mit gefleckten Blättern und großen Blüten schied jedoch als ein Kreuzungspartner aus, *D. amblyoloba* ist in der Kazbegi-Region bislang noch nicht angetroffen worden. Nicht auszuschließen war jedoch die Beteiligung einer niederwüchsigen, ungeflechten und kleinblütigen Sippe aus dem Aggregat von *D. incarnata* s.l., die wir in der weiteren Umgebung antrafen und nach eingehenden Untersuchungen in dieser Arbeit als subsp. *jugicrucis* beschreiben können. Mehrere dieser hybridverdächtigen Populationen wurden im Sommer 2005 mit M. HEDRÉN bemustert, erste Ergebnisse zeigen, daß unsere Pflanzen wie *D. armeniaca* aus der NE-Türkei einen tetraploiden Chromosomensatz besitzen. Ihr Genom (EEII) geht auf *D. euxina* (EE) und *D. incarnata* s.l. (II) zurück und stimmt insofern mit türkischer *D. armeniaca* überein (HEDRÉN in litt. 2006). Während mit *D. euxina* oder ihren Vorfahren eine Stammart als sicher nachgewiesen gelten kann, ist die zweite Stammart aus dem Aggregat von *D. incarnata* allerdings noch unklar. Hierfür kommen nach jetzigem Kenntnisstand *D. umbrosa* oder *D. incarnata* subsp. *jugicrucis* oder deren Vorfahren in Frage.

Die biometrischen Daten dieser georgischen tetraploiden Pflanzen von *D. armeniaca* stimmen mit denen türkischer *D. armeniaca* aus der terra typica

grundsätzlich gut überein (Tabelle 2a). Ein Vergleich mit *D. euxina*, *D. umbrosa* und *D. incarnata* subsp. *jugicrucis* zeigt hingegen deutliche Unterschiede vor allem im Habitus (Diagramm 3): sie sind im Mittel hochwüchsiger und kräftiger, ihre Laubblätter länger, die Blattscheide bei den unteren Blättern auffallend länger, sie kann bis zu über einem Drittel der gesamten Blattlänge betragen (Abb. 3). Der Blütenstand ist häufig länger und reichblütig, die Blüten sind mittelgroß, etwas größer als bei *D. incarnata* subsp. *jugicrucis*, deutlich kleiner als bei *D. urvilleana* und etwa gleich groß wie bei *D. euxina* und *D. umbrosa* (Diagramm 4).

Tabelle 2a: Mittelwerte wichtiger Unterscheidungsmerkmale von *D. armeniaca* im Vergleich zu nahverwandten Taxa und dem Bastard *D. euxina* × *D. urvilleana* [mm].

<i>Dactylorhiza</i>	<i>euxina</i>	<i>armeniaca</i>		<i>incarnata</i> subsp. <i>jugicrucis</i>	<i>umbrosa</i>	<i>euxina</i> × <i>urvilleana</i>	<i>urvilleana</i> subsp. <i>urvilleana</i>
		GEO/TÜ	NE-TÜ	GEO- Kazbegi	GEO- Kreuzpaß	GEO/ TÜ	GEO- Gudauri
Herkunft	GEO/TÜ	NE-TÜ	GEO- Kazbegi	GEO- Kreuzpaß	GEO/ TÜ	GEO- Gudauri	GEO
Anzahl Pfl./Blüt.	64/111	6 ¹ /13 ³	13/21	37/43	37/54	10/34	56/124
Pflanzen Höhe	229,4	-700 ¹ 610 ²	429,3	262,8	322,8	358,8	334,3
2. LB Spreiten L	67,1	-125 ⁻¹ 124 ²	121,8	84,1	94,5	104,3	99,9
2. LB Spreiten B	21,8	-25 ⁻¹ 28 ²	30,2	29,5	26,5	28,4	24,3
2. LB L Spreite : L Scheide	6,2	2,0 ³	3,6	4,4	6,3	5,7	5,9
oberstes LB L	44,3	75 ³	67,0	55,0	55,4	60,2	56,3
oberstes LB B	8,3	14 ³	13,7	8,5	12,2	7,8	6,7
Blütenstand L	59,4	166 ³	97,9	86,2	89,5	99,6	81,7
Blütenzahl n	20,3	39 ³	26,7	33,7	26,2	29,6	27,9
Lippen L	9,8	9,5 ³	8,4	7,2	8,9	10,2	11,1
Sporn L	10,9	10,6 ³	10,7	9,4	10,8	12,6	14,1

D. armeniaca aus der NE-Türkei: ¹ Angaben HEDRÉN 2001: 41-42; ² Mittelwerte der vegetativen Organe beruhen auf den Angaben und Abbildungen von HEDRÉN (2001: 42-43) und wenigen 2006 von uns noch blühend angetroffenen, sehr großen Pflanzen und sind deshalb nicht repräsentativ, zeigen aber deutlich den Trend zu großen Abmessungen der Pflanze, Blätter und Blütenstand; ³ nach eigenen Messungen.

Dactylorhiza armeniaca Hedrén, Plant Syst. Evol. 229: 42. 2001.

Holotypus: Turkey, Artvin ("Ardahan") adm. region, ca. 5 km east Şavşat, 9.6. 2000, leg. Hedrén & Hansson (LD).

≡ *Dactylorhiza euxina* subsp. *armeniaca* (Hedrén) Kreutz, Komp. Eur. Orch.: 37. 2004.

Anmerkung: *Dactylorhiza armeniaca* stellt eine neue allotetraploide Entwicklungslinie dar, ihre Bewertung als eigenständige Art erscheint angemessen. Die formal korrekte, sachlich jedoch nicht zu rechtfertigende Umstufung zur Unterart (KREUTZ 2004: 37) erfolgte ohne Angabe von Gründen.

Beschreibung: Mehrjährige Pflanze mit 2 kräftigen, 2- bis 4-geteilten, an der Teilung 20-40 mm breiten, danach in lange Spitzen auslaufenden, weißlichen Knollen und mehreren 25-150 mm langen, 1,5-3 mm dicken Wurzeln. Stängel (250) 350-650 (910) mm hoch, rund, hohl, unten (4,5) 7-12 (15) mm dick, weißlich grün bis grün, unterhalb des Blütenstandes 5-9 mm dick und leicht längsgerillt, meist braunviolett überlaufen.

Oberhalb der Knollen 1-2 cremefarbene bis bräunliche, 15-40 mm lange scheidenartige Blätter, Spitzen den Erdboden nicht oder nur geringfügig überragend (dann grünlich). Laubblätter (4) 5-6 (8), ziemlich gleichmäßig am Stängel verteilt, grün, beidseits glänzend, schräg nach oben gerichtet, oft gebogen, streifenförmig, leicht rinnig gefaltet bis flach ausgebreitet, an der Spitze kaum bis nicht gekielt, untere den Stängel lang scheidig umfassend, Spreite eilanzettlich bis lanzettlich, das 2. oder 3. am größten, die beiden obersten brakteenartig, gelegentlich braunrot angehaucht, das oberste die unterste Blüte ± erreichend, selten wenig überragend. Unterstes Internodium (5) 15-50 (75) mm lang, mittlere (30) 45-100 (150) mm lang, das oberste Internodium (30) 50-80 (120) mm lang. Blattspreite des 1. Laubblatts 60-130 (170) mm lang, 17-35 (45) mm breit, des 2. Laubblatts 90-150 (200) mm lang, 20-35 (60) mm breit (dieses unterhalb der Mitte am breitesten), des 3. Laubblatts 100-180 (240) mm lang, 20-45 (80) mm breit, des 4. Laubblatts 50-150 (200) mm lang, 15-35 (50) mm breit, des obersten Laubblatts 40-80 (100) mm lang, 8-20 (25) mm breit, Scheiden der unteren Blätter ungewöhnlich lang im Vergleich zu nahverwandten Arten, oft länger als die zugehörigen Internodien, sodaß die Blattscheiden ineinander verschachtelt sind und der untere Stängel teils von zwei Blattscheiden umhüllt wird. Scheide des untersten Blattes am längsten, weißlich, (30) 40-80 (100) mm lang, des zweiten Blattes (18) 25-70 (100) mm lang; nach oben kürzer werdend, oberstes Blatt meist ohne Scheide.

Blütenstand zylindrisch, (45) 70-150 (220) mm lang, 25-40 mm breit, reichblütig mit (12) 20-45 (60) mittelgroßen, rotviolett gefärbten Blüten, untere am größten, in mehreren parallelen, nach oben steigenden Spiralen dicht angeordnet mit schwach wahrnehmbaren, vanilleähnlichem Geruch. Brakteen krautig, eilanzettlich, vorne

stark zugespitzt, grün, meist braunviolett überlaufen, ziemlich flach, im oberen Drittel \pm zum Blütenstand hin gebogen, untere etwas länger als Blüten, obere \pm gleichlang, untere 30-45 (55) mm lang, 5-10 (15) mm breit. Äußere Sepalen seitlich abstehend bis schräg aufwärts nach hinten geschlagen, schief eiförmig, vorne zugespitzt, an der Basis weißlichlila, sonst rotviolett mit violetten Flecken, (8) 9-11 (12) mm lang, (2,5) 3,5-4,3 (5,2) mm breit, im unteren Drittel am breitesten. Mittleres Sepal eilanzettlich, 7,5-10,5 mm lang, 3,5-4,7 mm breit, mit den Petalen einen das Gynostemium schützenden Helm bildend. Petalen eiförmig, löffelartig, an der unteren Vorderkante weißlich, sonst lila bis rotviolett, 7,5-9,5 mm lang, 2,7-3,7 mm breit.

Lippe aus schmalem weißlichem Grunde rasch breiter werdend, größte Breite ungefähr in der Mitte; nach vorne zunehmend lila bis rotviolett gefärbt, in der Mitte mit andeutungsweise symmetrischem, kräftiger rotviolett gefärbtem Schleifen- und Strichmuster, vorne gefleckt; dreiteilig, Seitenlappen halbkreisförmig, vorne durch leichten Einschnitt deutlich vom Mittellappen abgesetzt, \pm stark zurückgeschlagen, Lippe im natürlichen Zustand in der Aufsicht deshalb länglich rhomboedrisch, im ausgebreiteten Zustand rundlich, breiter als lang, 7,5-10,0 mm lang, 10,0-13,5 mm breit; Mittellappen 1-3 mm lang, an der Basis 2-4 mm breit, wenig länger als Seitenlappen oder gleichlang wie diese. Sporn, in schwachem Bogen schräg abwärts gerichtet, breit zylindrisch bis konisch, rotviolett, unten ab Lippenbasis (9,0) 10,0-11,5 (12,5) mm lang, oben ab Perigonansatz 1,8-2,3 mm kürzer, 2,5-4,5 mm breit (gepreßt 3-5 mm), im ersten Drittel am breitesten, nach hinten sich verjüngend, am Ende in abgerundete Spitze auslaufend, am Fruchtknoten anliegend, etwa $\frac{3}{4}$ so lang wie dieser (Abb. 8). Fruchtknoten um 150° - 180° gedreht, an den Rippen und zu den Perigonblättern hin zunehmend schmutzigviolett überlaufen, 12-16 mm lang, 2,5-3,5 mm breit (gepreßt 3,5-5 mm). Gynostemium kurz, 4,5-5,5 mm hoch, Narbe im oberen Bereich des rundlichen bis hochovalen Sporneingangs liegend, oft von lila gefärbten Streifen eingesäumt.

Pollinien 2, olivgrünlich, langgestielt, in aufrecht stehender Theke liegend, Stielchen und unterer Teil der Pollinien \pm von lila bis violett gefärbtem, sich vom Thekenrand aus nach innen wölbenden Häutchen geschützt. Beide Stielchen am unteren Ende mit je einer separaten Klebscheibe versehen, geschützt durch ein gemeinsames hellviolett und häutiges, querovaleres Beutelchen, Rostellfalte weißlich, in der Mitte rinnig, am oberen Ende zugespitzt, sich aus etwa 1 mm breiter Basis vom oberen Rand des Beutelchens zwischen den Stielchen nach oben erstreckend, etwa $2-2\frac{1}{2}$ x so lang wie die Höhe des Beutelchens. Tetraploid (HEDRÉN 2001: 41.).

Standort: Feuchte Wiesen, Quellhänge.

Areal: NE-Türkei (Vil. Artvin, Kars), Georgien, NW-Kaukasus (Tuapse, Region Krasnodar). 1390-1770 m ü.d.M. In Georgien bisher nur aus Chewi nachgewiesen (Region Kazbegi mit Terekta N Stepantsminda, Talböden bei Stepantsminda und Sno).

Icons: hoc loco: Abb. 3, Blätter, Abb. 8 Blüten, Abb. 15, 16 Blütenanalysen, Farbtafel 2, Abb. 35-38. AKHALKATSI et al. 2003: 18, fig. 3 (sub *D. euxina*, das Foto zeigt einen charakteristischen, langen Blütenstand, fot. MA).

Bestand/Gefährdung (Georgien): Die wenigen bekannten Populationen sind teils sehr individuenreich, eine Gefährdung ist bei Aufrechterhaltung der bisherigen Nutzung als Heuwiesen mit anschließender Beweidung nicht zu befürchten. Unvorhergesehene Maßnahmen wie Straßenbau oder Nutzungsintensivierungen können jedoch zu massiven Verlusten führen und die Populationen unter eine für langfristiges Überleben erforderliche kritische Größe bringen. IUCN-Gefährdungsstufe: EN.

Hybriden: Bisher keine sicheren Nachweise bekannt.

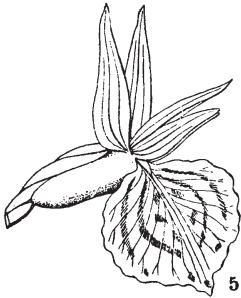
2.3 *Dactylorhiza euxina* - Schwarzmeer-Fingerwurz

MARSCHALL v. BIEBERSTEIN führt in seiner berühmten Flora Taurico-Caucasica (1808: 367) für Georgien mit *Orchis latifolia* („In Iberiae pratis humentibus obvia“) und *O. sambucina* („circa Tiflin“) zwei Arten auf, die heute zur Gattung *Dactylorhiza* gestellt werden. Während sich seine Angabe von *O. sambucina* nach heutiger Kenntnis nicht auf *Dactylorhiza sambucina*, sondern auf *D. romana* subsp. *georgica* bezieht, kann die Zuordnung von *D. latifolia* nicht zweifelsfrei geklärt werden. Er beschreibt ihre Lippe als leicht dreilappig, den Sporn als kürzer als der Fruchtknoten. In der zeitgenössischen Literatur wurde mit *O. latifolia* die heutige *D. majalis* bezeichnet, die im Kaukasus nicht vorkommt. So kommen dafür *D. euxina*, *D. umbrosa* und *D. urvilleana* in Frage. Letztere scheidet aufgrund ihres langen Spornes aus. Die Lippe der in Georgien seltenen *D. umbrosa* ist meist ganzrandig, gelegentlich leicht dreilappig. Die rundliche Lippe von *D. euxina* hingegen ist leicht dreigeteilt oder grob gezähnt (Abb. 17, 18), ihr Mittellappen ragt oft \pm leicht über die rundliche Lippe hinaus (Abb. 2). Deshalb ist die Zuordnung zu *D. euxina* am wahrscheinlichsten. Ebenso kann die Angabe von *O. latifolia* bei LEDEBOUR für Kartli, Imereti, Guria (1853: 55) interpretiert werden.

LIPSKY erkannte erstmals die Eigenständigkeit der kaukasischen Sippe, er beschrieb sie als *Orchis cordigera* var. *caucasica* (nom. inval., 1898: 306). KLINGE validierte

den Namen als *O. monticola* subsp. *caucasica* (1898: 171), gleich anschließend schuf LIPSKY den illegitimen Artnamen *O. caucasica* (1899: 457). NEVSKI (1935: 709) korrigierte den komplexen Sachverhalt durch Auswahl des Ersatznamens *O. euxina*. Die taxonomisch-nomenklatorische Geschichte von *D. euxina* ist von *Baumann & Künkele* (1981: 235-238) ausführlich dargestellt worden.

EVERYANOV (1983: 893; 1988: 60) führt für den Kaukasus incl. Südkaukasus neben *D. euxina* auch noch die niederwüchsige Varietät *markowitschii* als eigene Art auf. Kleinwüchsige Pflanzen können in vielen *D. euxina*-Populationen der Kazbegi-Region angetroffen werden, ein Hiatus ist nicht erkennbar. Deshalb erscheint kein besonderer Status weder als Varietät, noch als Art gerechtfertigt.



5. *O. euxina* Nevski **gg.**

Abb. 2: Blüte von *D. euxina* aus NEVSKI, Fl. SSSR, Tab. 42, fig. 5. 1935. Die rundliche Lippe mit kurz vorgezogenem Mittellappen und der kräftige Sporn sind sehr gut dargestellt.

Dactylorhiza euxina (Nevski) Czerep., Pl. vasc. USSR: 308. 19. Feb. 1981.

Lectotypus: Caucasus, inter Wladikawkas et Tiflis, Baidara in turfosis, 21.8.1861, leg. Ruprecht no. 1240 (LE) [EVERYANOV, Bot. Zhurn. 68 (7): 893. 1983]. Der Beleg Ruprecht Nr. 1240 wird von LIPSKY nicht zitiert, könnte aber von Klinge eingesehen und beschriftet worden sein und wäre dann, aber nur dann wählbares Material entspr. Zitat „Caucasus“ bei KLINGE (1898: 182). Dies sollte zur Bestätigung der Lectotypisierung in LE geprüft werden, da EVERYANOV (l.c.) hierzu keine Angaben macht.

≡ *Orchis euxina* Nevski in Kom., Fl. URSS 4: 709. 1935, nom. novum pro *Orchis caucasica* (Lipsky ex Klinge) Lipsky.

≡ *Orchis cordigera* var. *caucasica* Klinge ex Lipsky, Fl. Cauc. impr. Colch. novit. 1895 in Acta Horti Petrop. 16 (10): 306. 1898 („1897“), nom. inval. (nom. nud., descr. omitta). [Typus: Wladikawkaz 18/30 apr. 1891; pass. Zekar haud Abastuman (1892); statio Gudaur 8000', 2/14 Juni 1889)].

≡ *Orchis monticola* subsp. *caucasica* Lipsky ex Klinge, Acta Horti Petrop. 17 (Vorausabdruck): 35. 1898, et 17 (1,3): 181. 1898 (cum descr.). [Typus: Caucasus, Transcaucasus (i.e. loci cit. in LIPSKY 1898: 306), em. Asia Minor]

- ≡ *Orchis caucasica* (Lipsky ex Klinge) Lipsky, Fl. Kavk.: 457. 1899, nom. illeg. (non Regel, Ind. Sem. Horti Petrop. App. 1868: 22. 1869).
- ≡ *Orchis caucasica* (Lipsky ex Klinge) Soó, Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem 89(9): 909. 1926, nom. illeg. (non Regel).
- ≡ *Orchis caucasica* (Lipsky ex Klinge) Schltr., Monogr. Icon. Orch. Eur. 1: 909. 1927, nom. illeg. (non Regel).
- ≡ *Dactylorhiza caucasica* (Lipsky ex Klinge) Soó, Nom. nova gen. Dactylorhizae: 5. 1962, nom. illeg. (Epitheton „caucasica“ pro specie non suppetens, quoad „euxina“ a Nevski 1935 selectum pro nom. nov.).
- ≡ *Dactylorhiza cataonica* subsp. *caucasica* (Lipsky ex Klinge) Soó, Ann. Univ. Sci. Budap., Sect. Biol. 11: 69. 1969.
- ≡ *Dactylorhiza majalis* subsp. *caucasica* (Lipsky ex Klinge) H. Sund., Eur. medit. Orch. ed. 2: ? 45. 1975 p. p. (excl. *O. cataonica* H.Fleischm. pro syn.).
- ≡ *Dactylorhiza euxina* (Nevski) H. Baumann & Künkele, Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.. 13(2): 235. 1. Aug. 1981, isonym.
- = *Orchis caucasica* var. *markowitschii* Soó, Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem 89(9): 909. 1926. [Typus: Caucasus, Ossetia, alp. ad Dagon, leg. Markowitsch (B, zerstört), Niederwüchsige Pflanze mit ungefleckten Blättern].
- ≡ *Dactylorhiza euxina* var. *markowitschii* (Soó) Renz & Taubenheim, Notes Roy. Bot. Garden Edinb. 41: 270. 1983.
- ≡ *Dactylorhiza markowitschii* (Soó) Aver., Bot. Zhurn. 68 (7): 893. 1983.
- = *Orchis caucasica* var. *alpina* Schltr., Monogr. Icon. Orch. Eur. 1: 909. 1927. [Typus: Auf alpinen Matten des Kaukasus].

Anmerkung: Biometrische Meßdaten kaukasischer Pflanzen von *D. euxina* sind bisher nur in begrenztem Maße veröffentlicht worden (NEVSKI 1935: 709-710; GROSSHEIM 1940: 243-244). Die von BAUMANN & KÜNKELE (1981) mitgeteilten umfangreichen Daten gründen auf türkischem Material aus dem Pontus. KREUTZ (1998: 143) gibt keine Meßwerte an. Deshalb werden hier unsere in den letzten Jahren in Georgien im Gelände an Lebendmaterial (vegetative Organe) und an präparierten Blüten erhobenen zahlreichen Messungen tabellarisch zusammengefaßt. Die Herkünfte unserer Stichproben decken die von LIPSKY im Protolog seiner var. *caucasica* aufgeführten Gebiete zwischen Wladikawkas (Russland) und Gudauri (Mtiuleti) sowie die Region Guria, damit die terrae typicae, gut ab. Insgesamt stimmen die in Tabelle 2b aufgeführten Meßwerte gut mit den bei NEVSKI (l.c.), GROSSHEIM (l.c.) und BAUMANN et al. (2006) angegebenen Werten überein. Leichte Abweichungen nach oben bei unseren Werten einiger Blütenmerkmale sind auf die Meßmethodik zurückzuführen (Vermessung plan gepresster Blütenorgane) zurückzuführen, z.B. bei Lippenbreite, Spornbreite). Eine detaillierte Beschreibung der Morphologie in Ergänzung zu den zitierten Werken ist hier nicht mehr erforderlich.

Die Blattfleckung ist bei *D. euxina* sehr variabel. In der Region Kazbegi konnten wir innerhalb der untersuchten, teils sehr individuenreichen Populationen sämtliche Übergänge von rein grünen, ungefleckten über leicht gefleckte bis fast gänzlich braunrotviolett überlaufenen Laubblättern beobachten. Dabei ist die Fleckung meistens flächig bis diffus das Blatt überlaufend, selten scharf vom Untergrund abgesetzt. Die Intensität der Färbung ist knapp oberhalb des Blattgrundes am stärksten und nimmt zur Blattspitze hin \pm schnell ab. Im Kleinen Kaukasus überwiegen ungefleckte Pflanzen ähnlich wie im türkischen Pontus.

HOLUBEC & KŘIVKA (2006: 366) führen neuerdings die ungefleckt-blättrigen Pflanzen von *Dactylorhiza euxina* unter dem illegitimen Namen *Dactylorhiza caucasica* (LIPSKY ex KLINGE) Soó. Dies ist jedoch weder nomenklatorisch noch taxonomisch korrekt, da sich *D. euxina* auf denselben Typus gründet unabhängig davon, ob die Lectotypisierung durch AVERYANOV (1983: 893) regelgerecht ist (s.o., Anm. zum Lectotypus). Für niederwüchsige, ungeflecktblättrige Pflanzen steht der Name var. *markowitschii* zur Verfügung. *D. euxina* ist diploid, $2n = 40$ (AVERYANOV 1988: 60; HEDRÉN 2001: 38)

Standort: Feuchte Wiesen der montanen bis alpinen Lagen mit Schwerpunkt zwischen 1700 und 2300 m.

Areal: NW- bis SE-Kaukasus, Kleiner Kaukasus, NE-Pontus (BAUMANN et al. 2006: 35). Karten bei GROSSHEIM 1940: Karte 267, sub *O. caucasica*; BAUMANN & KÜNKELE 1982: 64. In Georgien oberhalb 1600 m weit verbreitet. Nachgewiesen in über 90 Feldern $10 \times 10 \text{ km}^2$.

Icones.: hoc loco: Abb. 4 Blätter, Abb. 17, 18 Blütenanalysen, Abb. 39, 40 Habitus. AKHALKATSI et al. 2003: 17, fig. 6; 18, fig. 2; 23, fig. 4; BAUMANN et al. 2006: 35; HOLUBEC & KŘIVKA 2006: 365, 366; NEVSKI 1935: Tab. 42, fig. 5.

Bestand/Gefährdung (Georgien): In den Gebirgsregionen bestehen zahlreiche, individuenstarke Populationen, eine Gefährdung ist zur Zeit nicht zu erkennen. IUCN-Gefährdungsstufe: NT. Georgien besitzt eine besonders hohe Verantwortung zur Erhaltung der Art. Deshalb sollen wichtige Bestände zur nachhaltigen Sicherung unter Schutz gestellt werden.

Hybriden (Georgien): Zahlreiche Pflanzen des Bastards *Dactylorhiza euxina* x *D. urvilleana* [*Dactylorhiza* x *rizeana* Renz & Taubenheim, Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 41(2): 269. 1983] konnten im Kleinen Kaukasus in der Umgebung von Bakuriani (2001 Kochta Mta; 1996, 2005 am Weg zum Tskhratskaro-Paß) nachgewiesen werden. Die vegetativen und generativen Organe besitzen im Mittel

intermediäre Abmessungen (Tab. 5, Diagramm 5 und 6, Abb. 19 Blütenanalysen). Im Großen Kaukasus (Mtiuleti) wurden bei Gudauri intermediäre gefleckte und teils auch ungeflechte, hohlstängelige Pflanzen in unmittelbarer Nachbarschaft der Eltern angetroffen (Farbtafel 3, Abb. 41-42), die eine verwirrende Variabilität ausweisen und nach ersten molekulargenetischen Untersuchungen möglicherweise auch einen Einfluß von *D. armeniaca* besitzen (HEDRÉN in litt. 2006). In den vegetativen Merkmalen stehen sie *D. urvilleana* näher (Diagramm 5, Abb. 41), ihre Blütenmerkmale streuen sehr stark und sind intermediär (Diagramm 6, Abb. 20 Blütenanalysen, Abb. 42).

2.4 *Dactylorhiza iberica* - Iberische Fingerwurz

Die sehr schmalblättrige *D. iberica* wurde bereits sehr früh von MARSCHALL V. BIEBERSTEIN auf seinen Reisen im Kaukasus entdeckt. Zwei von ihm gesammelte Belege, der eine aus Georgien („Habitat in Iberia“, vermutlich 1802, B-Herb. Willdenow), der andere aus Azerbaijan („Ex montibus Schirwanicis, 1796, Bieb.“ LE) wurden von ihm mit dem Arbeitsnamen *Orchis angustifolia* beschriftet. Der erste Beleg (B) lag Willdenow bei der Beschreibung seiner *Orchis iberica* 1805 vor. Er hat ihn vermutlich von MARSCHALL V. BIEBERSTEIN selbst im Jahre 1804 auf dessen Reise nach Deutschland und Frankreich erhalten. Der zweite Beleg stellt den Typus für den späteren, illegitimen Namen *Orchis angustifolia* M.Bieb. 1808 dar. Weitere frühe Nachweise aus Georgien gehen auf Eduard Eichwald (sammelte 1825-1826 im Kaukasus) und Christian Wilhelms (sammelte 1819-1837 im Kaukasus) zurück (KOCH 1849: 284; LEDEBOUR 1853: 54). Die taxonomische Geschichte und Synonyme von *D. iberica* sind bei BAUMANN (1983: 61-63) zusammenfassend dargestellt.

Dactylorhiza iberica (M. Bieb. ex Willd.) Soó, Nom. nova gen. Dactylorhizae: 3. 1962.

Holotypus: Habitat in Iberia, leg. F.A. MARSCHALL von Bieberstein, no. 16829, sub *O. angustifolia* (B, Herb. Willdenow). AVERYANOV (Bot. Zhurn. 68: 1165. 1983, Novosti Syst. Vyssh. Rast. 27: 55. 1990, Bot. Zhurn. 79(10): 117. 1994) führt den in LE aufbewahrten Beleg von F.A. MARSCHALL V. BIEBERSTEIN (Ex montibus Schirwanicis, 1796, leg) als „Typus“. Dieser Beleg stammt aus dem Ostkaukasus, die Region Schirwan war Teil des ehem. Gouv. Baku (in der Antike den südl. Teil Albanien bildend) und damit außerhalb Iberiens. Er wurde von Willdenow (l.c.) nicht im Protolog zitiert und besitzt deshalb entgegen AVERYANOV (l.c.) keine Typuseigenschaften für *D. iberica*.

= *Orchis iberica* M. Bieb. ex Willd., Sp. Pl. 4: 25. 1805.

- ≡ *Dactylorchis iberica* (M. Bieb. ex Willd.) Verm., Stud. Dactylorch.: 65.
- = *Orchis angustifolia* M. Bieb., Fl. taur.-cauc. 2: 368. 1808, nom. illeg. (*Orchis iberica* pro syn.). [Typus: Azerbaijan, ex montibus Schirwanicis, 1796, leg. Marschall v. Bieberstein (LE).]
- = *Orchis leptophylla* K. Koch, Linnaea 22 (3): 282.1849. [Typus: Auf sumpfigen Hochthälern des Kaukasus auf Kalk, c. 3500' (= ca. 1150 m) hoch, zwischen 1836 und 1844, leg. K. Koch, Belege B zerstört].
- = *Orchis natolica* Fisch. & C. A. Meyer, Ann. Sci. nat. (Paris) ser. 4, bot.1: 30. 1854. [Typus: Sultanchen (Lycaonia), loc. palud., altitud. ca. 1000 m, 1849, leg. Tchihatcheff, no. 114] (n.v., fide BAUMANN 1983: 62).

Anmerkung: Habitus, Blütenform und Blütengröße der von uns beobachteten Populationen im Aragvi- und Iori-Tal entsprechen den von NELSON (1978: 106) und BAUMANN (1983: 64) beschriebenen Pflanzen aus der NE-Türkei. Die Blätter sind meist lang, die Blüten mittelgroß, die Lippe eher rundlich, der Sepalhelm etwas geöffnet. $2n=40$ (SUNDERMANN 1975: 159; fraglich nach AVERYANOV 1990: 55).

Standort: Feuchte Wiesen, Quellhänge.

Areal: Vom Kaukasus bis N-/NW-Iran, NE-Irak, Libanon, Türkei. Isolierte Areale auf der Krim und in Zentralgriechenland bis N-Peloponnes (BAUMANN et al. 2006: 40). Karten bei GROSSHEIM 1940: Karte 263, sub *Orchis iberica*; BAUMANN & KÜNKELE 1982: 70. In Georgien bisher nur von 10 Fundorten aus Imereti, Südossetien, Mtiuleti, Kartli, Shida Kartli, Javakheti, Gare Kacheti bekannt. Rezent nur an drei Wuchsorten nachgewiesen.

Icons: NEVSKI 1935: Tab. 42, fig. 9; JÄGER 1988: 43, Abb. 1.

Bestand/Gefährdung (Georgien): *D. iberica* ist in Georgien sehr selten. Von den bekannten drei aktuellen Wuchsorten erscheint einer (Aragvi-Tal) z.Zt. nicht gefährdet, über einen (Schowi) liegen z.Zt. keine Bestandsaufnahmen vor, der dritte (Iori-Tal) ist hingegen durch Beweidung und Straßenbau stark gefährdet und droht zu erlöschen. Eine Unterschutzstellung dieser Wuchsorte ist wegen der Seltenheit der Art und der allgemeinen Gefährdung von Feuchtgebieten durch Trockenlegung zu empfehlen. IUCN-Gefährdungsstufe: EN.

Hybriden (Georgien): JÄGER (1988: 41, 44, Abb. 2.) berichtet von einem Fund des Bastards *D. amblyoloba* x *D. iberica* zwischen den Elternarten im Juli 1984 bei Schowi in Ratscha.

2.5 *Dactylorhiza incarnata* - Fleischfarbene Fingerwurz

Dactylorhiza incarnata (L.) Soó, von LINNAEUS 1755 nach Material aus der Umgebung von Uppsala in Schweden beschrieben (VERMEULEN 1947: 89, 101; BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ 1989: 458), besitzt in Europa eine weite Verbreitung (BAUMANN & KÜNKELE 1982: 72) und hat hier mehrere Unterarten und Varietäten hervorgebracht (BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ 2006: 41-43), die von anderen Autoren verschiedentlich als Arten bewertet werden (DELFORGE 2006: 182-186). Nach Osten dehnt sich ihr Verbreitungsgebiet nördlich der südrussischen Steppen bis weit in den sibirischen Raum aus (NEVSKI 1935: 717, sub. *O. latifolia* L.; HULTEN & FRIES 1986: 288, K, 576; IVANOVA 1987: 130, 218, KARTE 171) und erreicht südlich der Steppen über die Krim den nordkaukasischen Raum (NEVSKI l.c.; SAKHOKIA. & CHUZISVILI 1975: 168, Chewi, sub. *O. latifolia* L.; Galuschko 1978: 183; AVERYANOV 1988: 54; 1990: 173; 1994: 115; 1995: 18). Ob die nordkaukasischen Meldungen *D. incarnata* subsp. *incarnata* zugeordnet werden können, ist z.Zt. noch unsicher. Eingehende vergleichende Untersuchungen nordkaukasischer Pflanzen mit europäischem Material von *D. incarnata*, oder mit *D. umbrosa* und *D. osmanica* aus dem anatolischen Raum sind nicht bekannt geworden. Letztere beiden stehen nach rezenten genetischen Untersuchungen *D. incarnata* sehr nahe (HEDRÉN 2001: 31, 41). In der Türkei erreicht *D. incarnata* subsp. *incarnata* nach heutigem Kenntnisstand gerade noch den mittleren Pontus (BAUMANN & KÜNKELE 1982: 72; KREUTZ 1998: 175) und wird ostwärts von *D. umbrosa* abgelöst, *D. osmanica* ist wohl auf den SE-anatolischen und NW-syrischen Raum beschränkt (BAUMANN et al. 2006: 58).

Ein sehr früher Hinweis auf das Vorkommen von *D. incarnata* südlich der kaukasischen Hauptkette geht auf KOCH (1849: 284, sub *O. incarnata*: „In den Hochthälern Grusiens auf Kalk- und Porphyrboden, 800-2500' hoch“ [250-770 m]; zit. in LEDEBOUR 1853: 56, BOISSIER 1882: 71) zurück und ist nicht mehr sicher zuordenbar, da sein Herbar in Berlin (B) im letzten Weltkrieg einem Brand zum Opfer fiel. Für seine *O. incarnata* var. *nana* (nom. nud, nicht mehr zuordenbar, ob *D. euxina*?, *D. umbrosa*?) gibt Koch (l.c.) eine weite Verbreitung an (Pontus, Eriwan). BOISSIER (l.c.) erwähnt für unser Gebiet weiter einen von Ruprecht im östlichen Kaukasus gesammelten Beleg (sub *O. incarnata*: „Kaukasus orientalis (Rupr.!“). Diese Angabe bezieht sich möglicherweise auf die heutige *D. euxina*, die in dem von Franz J. Ruprecht (1814 Freiburg - 1870 St. Petersburg) vom Sommer 1860 bis Herbst 1861 bereisten Gebiet (zentraler und östlicher Kaukasus von Ratscha, Ossetien über Chewi, Tuscheti bis Daghestan) häufig vorkommt, von BOISSIER aber nicht unter dem damals gebräuchlichen Namen angegeben wird (MARSCHALL v. BIEBERSTEIN 1808: 367, sub *Orchis latifolia*, in Iberia). MEDVEDEV (1919: 476) führt für die Art neben dem Großen Kaukasus auch den kleinen Kaukasus an. GROSSHEIM (1928: 267) gibt *D. incarnata* zunächst noch für Georgien (Tbilissi) an,

führt sie in der 2. Auflage der Fl. Kavk. (1940: 242, sub *O. latifolia*) jedoch nur mehr für den Nordkaukasus. Neuerdings führt GAGNIDZE (2005: 199) die Art wieder für Georgien, seine Checkliste enthält jedoch keine Details zu Vorkommen und Verbreitung. So erscheint der Kenntnisstand über das Vorkommen von *D. incarnata* im gesamten Kaukasus, vor allem aber für den Südkaukasus (ehemals Transkaukasus) bis zum Ende des 20. Jahrhunderts sehr unsicher. Eindeutige Belege konnten in den georgischen Herbarien bislang nicht aufgefunden werden.

Ein isoliertes Vorkommen einer niederwüchsigen, kleinblütigen Sippe von *D. incarnata* ist vor kurzem im Hügelland bei Sheki am Südfuß des Großen Kaukasus (Azerbajjan) nachgewiesen und als *D. incarnata* subsp. *baumgartneriana* beschrieben worden (BAUMANN et al. 2003: 165-167; BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ 2006: 42; DELFORGE 2006: 184).

2.5.1 *Dactylorhiza incarnata* am Kreuzpaß

Bei unseren Geländearbeiten zur Kartierung der Orchideen Georgiens trafen wir Ende Juli 2003 auf Feuchtwiesen nördlich und südlich des Kreuzpasses auf abblühende, robuste *Dactylorhiza*-Pflanzen mit mittellangen, breiten ungefleckten Blättern und eher kleinen, hellrosa-rosa gefärbten Blüten mit kaum geteilter Lippe. Von der öfters in unmittelbarer Nachbarschaft wachsenden *D. euxina* unterscheiden sich diese Pflanzen durch die kräftigere Beblätterung, Lippenform und Blütenfarbe, von der hier ebenfalls vorkommenden *D. urvilleana* durch kompakten Habitus, ungefleckte Blätter, Blütengröße, -form und -farbe. Nach erstem Augenschein weisen die Blüten dieser Kreuzpaß-Fingerwurz auf *D. incarnata*, während Habitus eher an *D. umbrosa* erinnern. Umfangreiche biometrische Untersuchungen zur Hochblüte dieser Sippe in 2004-2006 aus fünf Kleinpopulationen bestätigten einerseits die intermediäre Stellung zwischen *D. umbrosa* und *D. incarnata*, andererseits auch ihre Eigenständigkeit. Die Ergebnisse der morphologischen Untersuchungen werden im Folgenden ausführlich dargestellt. Zusätzlich wurde die Kreuzpaß-*D. incarnata* im Sommer 2005 gemeinsam mit M. HEDRÉN (Lund) für molekulargenetische Untersuchungen bemustert. Erste Befunde bestätigten die Zugehörigkeit zur Gruppe der diploiden *D. incarnata* s.l. (HEDRÉN 2006 in litt.).

Ein Vergleich der Abmessungen charakteristischer Merkmale in Tabelle 3a sowie aller vermessenen Pflanzenorgane in Tabelle 3b im Anhang zeigt, daß sich unsere Kreuzpaß-Sippe habituell von *D. incarnata* s.str. aus Mitteleuropa incl. Nordapennin und Pyrenäen durch geringere Pflanzenhöhe, kürzere und breitere Blätter (Abb. 5, 43, 44) und kräftigeren Stängel deutlich unterscheidet, während die Unterschiede zu *D. umbrosa* aus der NE-Türkei weniger ausgeprägt, aber doch tendentiell erkennbar sind wie kürzerer Stängel und relativ breitere Blätter. Diese

Befunde werden auch durch ausgewählte Verhältniszahlen vegetativer Merkmale in Diagramm 7 bestätigt. Im Blütenbereich fällt die Ähnlichkeit der Kreuzpaß-Sippe zu *D. incarnata* bereits durch die fleischfarbene, ± helle Rosafärbung auf, durch die sie sich andererseits deutlich von *D. umbrosa* unterscheidet.

Die Abmessungen der Blüten und ihrer einzelnen Organe liegen im Mittel intermediär, meist aber näher bei *D. incarnata* s.str. (Diagramm 8, Tabellen 3a, 3b, Blütenanalysen Abb. 21, 22, 23). So ist die Lippe der Kreuzpaß-Sippe im Mittel nur geringfügig länger als bei *D. incarnata* s.str. und deutlich kürzer als bei *D. umbrosa*. Die Breite der manuell ausgebreiteten Lippe ist intermediär, im natürlichen Zustand sind die Seitenlappen jedoch zurückgeschlagen wie bei *D. incarnata* s.str., sodaß die Lippe in der Aufsicht deutlich schlanker wirkt als bei *D. umbrosa* mit ihrer eher flachen Lippe. Ähnlich verhält es sich bei der Länge der Perigonblätter, während deren Breite eher die Maße von *D. umbrosa* erreicht. Insgesamt erscheint die Kreuzpaß-Sippe von beiden nahestehenden Taxa ausreichend differenziert zu sein, um sie als eigenständiges Taxon zu führen. Wegen der größeren Ähnlichkeit im Blütenbereich stellen wir sie als geographisch gut abgesetzte Unterart zu *D. incarnata*. Von *D. incarnata* subsp. *baumgartneriana* unterscheidet sich die Kreuzpaß-Sippe durch kräftigeren Habitus, längere und breitere Blätter und größere Blüten (Meßwerte in Tab. 2a aus BAUMANN et al. 2003: 206, mit Ergänzungen).

Tabelle 3a: Mittelwerte wichtiger Unterscheidungsmerkmale von <i>D. incarnata</i> subsp. <i>jugicrucis</i> im Vergleich zu nächstverwandten Taxa [mm].					
Taxon	<i>D. incarnata</i> subsp.			<i>D. umbrosa</i>	
	<i>incarnata</i>	<i>jugicrucis</i>	<i>baumgart.</i>		
Herkunft	Europa	Georgien	Azerbaidjan	Georgien	Türkei
Pflanzen Höhe	421,0	262,8	239	236,4	342,9
1. Laubblatt Spreiten L	76,8	57,6	23,7	61,4	63,5
1. Laubblatt Spreiten B	15,4	24,4	10,6	24,0	21,1
2. Laubblatt Scheiden L	46,9	26,0	22,9	13,9	18,9
2. Laubblatt Spreiten L	137,5	84,1	66,7	79,6	98,0
2. Laubblatt Spreiten B	20,7	29,5	14,8	27,4	26,3
äußere Sepalen Länge	8,0	8,9	7,5	10,1	10,2
äußere Sepalen Breite	3,2	3,7	2,2	4,2	3,7
innere Sepalen Länge	6,8	7,5	6,7	8,3	8,8
innere Sepalen Breite	3,0	3,5	2,7	4,0	3,6
Lippenlänge	6,9	7,2	6,9	8,3	9,2
Lippenbreite	7,9	8,9	5,9	10,3	10,0

2.5.2 *Dactylorhiza incarnata* subsp. *jugicrucis* subsp. nov. Akhalkatsi,
R. Lorenz & Mosulishvili - **Kreuzpaß-Fingerwurz**

Diagnosis: Planta inter *Dactylorhiza incarnata* s.l. et *D. umbrosa* quasi intermedia, sed differt a *Dactylorhiza incarnata* subsp. *incarnata* habitu compactiore, caule brevioris, foliis brevioribus, latioribus, planioribus et floribus majoribus, a subsp. *baumgartneriana* habitu compactiore, foliis et floribus majoribus, a *D. umbrosa* floribus minoribus subroseo coloratis.

Holotypus: Sakartwelo (Georgien), Mtiuleti, Gudauri, UTM 38T MN 50.54, 2250 m ü.d.M., 21.7.2003 (Lo 03.262c), leg. M. Akhalkatsi, R. Lorenz & M. Mosulishvili, n° Dincgeo 2a Nr. 6 (STU); Isotypi: n° Dincgeo 2a Nr. 7-11 (Hb. R. LORENZ).

Icons: hoc loco: Abb. 5 Blätter, Abb. 9 Blüten, Abb. 13, Holotypus, Abb. 21, 22 Blütenanalysen, Farbtafel 4, Abb. 43-46.

Etymologie: lat. *iugum*, Bergjoch, Paß und lat. *crux*, Kreuz: in Anlehnung an das Vorkommen der neuen Unterart im Gebiete des Kreuzpasses an der georgischen Heerstraße (Georgien, Kaukasus).

Beschreibung: Mehrjährige Pflanze mit 2 kräftigen, im unteren Drittel 2- bis meist 3-geteilten, an der Teilung 25-40 mm breiten, danach in lange Spitzen auslaufenden, weißlichen Knollen und mehreren 30-150 mm langen, 1,5-3 mm dicken Wurzeln. Stängel (135) 190-360 (420) mm hoch, rund, hohl, unten 5-12 mm dick, weißlich grün, unterhalb des Blütenstandes 4-8 mm dick, leicht längsgerillt, grün bis schmutziggrosa-bräunlich überlaufen.

Oberhalb der Knollen mit 1-2 cremefarbenen bis bräunlichen, kurzen scheidenartigen Blättern, deren Spitzen den Erdboden nicht oder nur geringfügig überragen und dann grünlich sind. Laubblätter (4) 5-7 (8), hellgrün bis grün, untere gehäuft erscheinend, ziemlich steif schräg nach oben gerichtet, streifenförmig, leicht rinnig gefaltet, an der ausgezogenen Spitze nicht bis leicht gekielt, untere den Stängel scheidig umfassend, Spreite eilanzettlich, obere schmalanzettlich, das 3. Laubblatt meist am größten, die beiden obersten brakteenartig, oft braunrot überlaufen, das oberste die unteren 3-6 Blüten überragend oder zumindest erreichend. Internodien ziemlich gleichmäßig, (20) 30-40 (50) mm lang. Blattspreite des 1. Laubblatts 40-75 mm lang, 18-30 mm breit, des 2. Laubblatts 60-105 mm lang, 20-45 mm breit (dieses kurz unterhalb der Mitte am breitesten), des 3. Laubblatts 70-120 mm lang, 20-40 mm breit, des 4. Laubblatts 40-115 mm lang, 20-35 mm breit, des obersten Laubblatts 35-70 mm lang, 6-12 mm breit, Scheide des untersten Blattes am längsten; weißlich, 15-35 mm lang, nach oben kürzer werdend, oberstes Blatt meist ohne Scheide.

Blütenstand zylindrisch, (35) 50-115 (140) mm lang, 24-36 mm breit, reichblütig mit (10) 20-50 (75) kleinen bis mittelgroßen, hellrosa bis rosa gefärbten, im Laufe der Anthese aufhellenden Blüten, untere am größten, in mehreren parallelen, nach oben steigenden Spiralen dicht angeordnet, schwach süßlich mit leichter Vanille-Note duftend. Brakteen grün, meist schmutzigrosa-bräunlich überlaufen, rinnig gefaltet, untere in geschwungenem Bogen aus der Blütenöhre herausragend, 25-55 mm lang, 5-11 mm breit. Äußere Sepalen seitlich abstehend bis schräg aufwärts nach hinten geschlagen, asymmetrisch eiförmig, vorne zugespitzt, hellrosa, teils schwach rosa gepunktet oder leicht gezeichnet, 7,8-10 mm lang, 3,5-4,0 mm breit, im unteren Drittel am breitesten. Mittleres Sepal eilanzettlich, 7,0-9,0 mm lang, 3,0-3,9 mm breit, mit den Petalen einen das Gynostemium schützenden Helm bildend. Petalen eiförmig, an der Vorderkante weißlich, sonst hellrosa bis rosa, 6,5-8,0 mm lang, 2,8-3,5 mm breit.

Lippe aus schmalen Grunde breiter werdend, nach vorne leicht zugespitzt, kaum bis schwach dreiteilig, größte Breite im vorderen Drittel; Seitenlappen halbrund, vorne kaum eingeschnitten, \pm zurückgeschlagen, Lippe im natürlichen Zustand in der Aufsicht deshalb länglich rhomboedrisch, im ausgebreiteten Zustand rundlich, breiter als lang, 6,5-8,5 mm lang, 7,5-11 mm breit, in der Mitte mit näherungsweise spiegelsymmetrischem, einfachem oder doppeltem, kräftig rosa gefärbtem Schleifen- und Strichmuster; Mittellappen zahnchenartig über Lippenrundung hinausragend, 0,5-2,0 mm lang, an der Basis 1,8-3,5 mm breit. Sporn in schwachem Bogen schräg abwärts gerichtet, breit zylindrisch bis konisch, hellrosa, unten ab Lippenbasis 8,0-11 mm lang, oben ab Perigonansatz 1,8-2,3 mm kürzer, 2-4 mm breit (gepreßt 3-5,5 mm), im dritten und vierten Sechstel am breitesten, nach hinten sich verjüngend, am Ende in abgerundete Spitze auslaufend, am Fruchtknoten anliegend, etwa $\frac{2}{3}$ – $\frac{3}{4}$ so lang wie dieser (Abb. 9).

Fruchtknoten um 150° – 180° gedreht, zu den Perigonblättern hin zunehmend schmutzigrosa bis bräunlich überlaufen, 10-17 mm lang, 2-4 mm breit. Gynostemium kurz, 4-5 mm hoch, Narbe im oberen Bereich des rundlichen Sporneingangs liegend, oft von rosa gefärbten Streifen eingesäumt. Pollinien 2, grünlichviolett, langgestielt, in aufrecht stehender Theke liegend, Stielchen und unterer Teil der Pollinien \pm von weißlich-rosafarbenem, sich vom Thekenrand aus nach innen wölbenden Häutchen geschützt. Beide Stielchen am unteren Ende mit je einer separaten Klebscheibe versehen, geschützt durch ein gemeinsames weißliches und häutiges, querovaleres Beutelchen, Rostfalte weißlich, in der Mitte rinnig, am oberen Ende zugespitzt, sich aus etwa 1 mm breiter Basis vom oberen Rand des Beutelchens zwischen den Stielchen nach oben erstreckend, etwa $1\frac{1}{2}$ -2 mal so lang wie die Höhe des Beutelchens. Diploid (HEDRÉN 2006 in litt.).

Standort: Feuchte Wiesen, Quellhänge montaner bis subalpiner Lagen.

Areal: Die endemische Unterart ist z. Zt. von 2 Wuchsorten südlich und von drei Wuchsorten nördlich des Kreuzpasses bekannt, deren nördlichster sich wenige 100 m vor der Grenze zu Russland im Tal des Flusses Tergi (Terek) befindet. Ihre vertikale Verbreitung erstreckt sich von 1400-2360 m ü.d.M.

Bestand/Gefährdung (Georgien): Alle Wuchsorte befinden sich in ganzjährig gut wasserversorgten Feuchtwiesen, sie liegen in der Nähe von oder auf kalkführenden Formationen, die durch Sinterprozesse aus vulkanischen Ergußgesteinen entstehen. Insgesamt konnten in diesen Kleinpopulationen ca. 250 blühende Pflanzen festgestellt werden. Eine akute Gefährdung der bekannten Vorkommen ist bei der gegenwärtigen Weidenutzung nicht zu erkennen, ist aber bei Änderung der Nutzung z.B. durch zukünftige touristische Einrichtungen zu befürchten. IUCN-Gefährdungsstufe: EN.

Hybriden: Bisher keine sicher nachgewiesenen Primärhybriden bekannt.

2.6 *Dactylorhiza romana* subsp. *georgica* - Georgische-Fingerwurz

Der früheste Nachweis von *Dactylorhiza romana* subsp. *georgica* in Georgien (und Kaukasus) geht auf MARSCHALL v. BIEBERSTEIN zurück, der sie bei seiner Kaukasus-Reise im Jahre 1802 in der Umgebung von Tbilisi antraf und unter dem damals weitgefaßten Namen *Orchis sambucina* aufführte (1808: 367). Kurz später (1819: 603) berichtete er aus dem NW-Kaukasus (Beschtau, russ. Pjatigorsk) von gelb- und rotblütigen Formen. KOCH berichtet ebenfalls über Funde aus Georgien (1849: 281, sub *Orchis flavescens*, „von K. Schmidt aus Grusien erhalten“). In der Folgezeit wurde unsere Unterart von georgischen/kaukasischen Autoren sowohl unter *D. flavescens* (Ledebour 1853: 56; GROSSHEIM 1928: 131, 1940: 242; NEVSKI 1935: 701; KEMULARIA-NATADSE 1941: 564, 1969: 340; AVERYANOV 1990: 52) wie auch unter *O. georgica* (LIPSKY 1899: 457; MEDVEDEV 1919: 473), *O. mediterranea* subsp. *georgica* (KLINGE 1898: 167), *Orchis pseudosambucina* (LEDEBOUR 1853: 57; BOISSIER 1882: 72), *O. romana* (KRÄNZLIN 1931: 41) und *D. ruprechtii* (AVERYANOV 1990: 52) geführt. Die folgende Zusammenstellung der Synonyme gründet auf BAUMANN & KÜNKELE (1981: 237-240).

Dactylorhiza romana* subsp. *georgica (Klinge) Soó ex Renz & Taubenheim, Notes Roy. Bot. Garden Edinb. 41: 271. 1983.

Typus: Im untern Kaukasus in Wäldern auf Trachyt und Porphyry, c. 3000' hoch, von K. Schmidt aus Grusien erhalten, excl. Rögner aus der Krim [KOCH 1849, sub. *O. flavescens*], (B, zerstört).

= *Orchis mediterranea* subsp. *georgica* Klinge, Acta Horti Petrop. 17,1: 151, 166. 1898 p.p. (quoad *Orchis flavescens* pro syn.).

- ≡ *Orchis georgica* (Klinge) Lipsky, Fl. Kavk.: 457. 1899, nom. illeg. (ob incl. typi *O. flavescens*, quoad est typus *O. mediterranea* subsp. *georgica*, ICBN Art. 52.1 u. 52.2e).
- ≡ *Orchis georgica* (Klinge) Medw., Trudy Tiflisk. bot. Sada 18: 473. 1919, nom. illeg.
- ≡ *Orchis georgica* (Klinge) Czerniak., loco ? , nom. illeg. (n.v., fide Nikitin & Geldichanov, Opred. rast. Turkmenistana: 135. 1988; Czerepanov, Pl. vasc. URSS: 308. 1981; Vasc. pl. Russia: 323. 1995).
- ≡ *Orchis romana* var. *georgica* (Klinge) Schltr., Monogr. Icon. Orch. Eur. 1:187. 1927.
- ≡ *Dactylorhiza romana* subsp. *georgica* (Klinge) Soó, Nom. nova gen. Dactylorhizae: 3. 1962, nom. inval. (basion. non rite indic., cit. bibliogr. non satis, ICBN2006 Art. 33.4).
- ≡ *Dactylorhiza romana* subsp. *georgica* (Klinge) Soó ex Renz & Taubenheim, Notes Roy. Bot. Garden Edinb. 41: 271. 1983.
- = *Orchis flavescens* K.Koch, Linnaea 22: 281: 1849 p.p. (excl. Syntypus leg. Roegner, Krim). [Typus: Im untern Kaukasus in Wäldern auf Trachyt und Porphyry, c. 3000' hoch, von K. Schmidt aus Grusien erhalten, excl. Rögner aus der Krim [KOCH 1849, sub. *O. flavescens*], (B, zerstört)].
- ≡ *Orchis flavescens* K. Koch emend. Nevski, Fl. USSR 4: 701. 1935.
- ≡ *Dactylorhiza flavescens* (K. Koch emend. Nevski) Verm., Stud. Dactylorch.: 65. 1947.
- ≡ *Dactylorhiza flavescens* (K. Koch emend. Nevski) Holub, Folia Geobot. Phytotax. 11: 83. 1976.
- ≡ *Dactylorhiza flavescens* (Koch emend. Nevski) É.M. Seifulin in S.K. Cherepanov, Opred. rastenii Turkmenistana: 278 (1978), isonym (n.v. fide IPNI 17.12.2006).
- ≡ *Dactylorhiza flavescens* (K. Koch emend. Nevski) H. Baumann & Künkele, Mitt. Bl. Heim. Orch. Baden-Württ. 13(2): 237. 1981, isonym.
- = *Orchis tenuifolia* K. Koch, Linnaea 22: 281: 1849, nom. illeg. (non Burm. f., Fl. Cap. Prod. 30 (err. typ. 26), n.v., fide IPNI 18.12.2006) [Typus: Im unteren Kaukasus im Kreise Elisabethopol auf tertiärem Boden und auf Porphyry, 800-1500' (Fuß) hoch, zwischen 1836 und 1844, leg. K. Koch, Belege B zerstört)].
- = *Dactylorhiza ruprechtii* Aver., Bot. Zhurn. 68: 537. 1983 [Holotypus: Caucasus, inter Wladikawkas et Tiflis, Kaischaur, 910 hexap. (ca. 1700 m) in pratis turfosis, 11.5.1861, leg. Ruprecht (LE)].

Anmerkung: An den uns bekannten Wuchsorten treten gelb- und rotblütige Pflanzen in vergleichbarer Häufigkeit auf. Zur Beschreibung der Morphologie sei auf BAUMANN et al. (2006: 63) verwiesen.

Standort: Lichte Wälder mittlerer Lagen ab 500 m und Bergwiesen subalpiner Lagen auch oberhalb der Waldgrenze bis 2200 m.

Areal: Gesamter Kaukasus, Talysch. N-Iran bis S-Turkmenistan, NE-Türkei, Zypern (BAUMANN et al. 2006: 63). Karten bei GROSSHEIM 1940: Karte 264, sub *Orchis flavescens*; BAUMANN & KÜNKELE 1982: 66, sub *D. flavescens*. In Georgien im Westen und in der Mitte häufiger, sonst selten. Aus über 40 UTM-Feldern 10x10-km² nachgewiesen.

Icons: AKHALKATSI et al. 2003: 18, fig. 4, 5; HOLUBEC & KRÍVKA 2006: 368.

Bestand/Gefährdung (Georgien): Mäßig häufig, teils starke Populationen mit bis zu 500 Exemplaren bildend. Die Habitats der Art erscheinen nicht gefährdet. IUCN-Gefährdungsstufe: NT.

Hybriden (Georgien): Bisher keine sicher nachgewiesenen Hybriden bekannt.

2.7 *Dactylorhiza umbrosa* - Persische Fingerwurz

Erste Hinweise für das Vorkommen von *D. umbrosa* im Kaukasus gehen auf KLINGE zurück (1898: 185, sub *Orchis orientalis* subsp. TURCESTANICA). Hierzu kann nach heutiger Arealkennntnis auch sein Hinweis auf *D. orientalis* subsp. *osmanica* (1898: 189) für den Kleinen Kaukasus gestellt werden. LIPSKY (1898: 457) und GROSSHEIM (1928: 268) greifen diese Meldungen auf. Ob sich die Angabe „Kleiner Kaukasus“ auf Gebiete im heutigen Georgien oder in den ehemals georgischen, heute türkischen Provinzen Artvin und Kars bezieht, bleibt ungeklärt. Später beziehen NEVSKI (1935: 716) und GROSSHEIM (1940: 244) den Transkaukasus in das Areal der synonymen *O. sanasunitensis* ein, gefolgt von KEMULARIA-NATADSE (1941: 564, 1969: 340). AVERYANOV (1988: 61) führt die Art gleich unter vier Namen, neben *D. sanasunitensis* auch noch unter den Synonymen *D. merovens* und *D. chuhensis* sowie unter *D. salina*. Später gibt er für den Kaukasus nur noch die drei letzten an (AVERYANOV 1994: 115-116). Die Zuordnung der von den o.a. Autoren unter verwirrend verschiedenen Namen mitgeteilten Funde bleibt besonders im Falle von *D. umbrosa* unsicher bis zweifelhaft, da diese die Namen teilweise auch falsch angewandt haben. So ist z.B. ein von Grossheim am 11.7.1925 in Bachmaro gesammelter Beleg unter *O. sanasunitensis* (det. *D. Sosnowski*, TBI) abgelegt worden, stellt aber *D. euxina* dar. In der Umgebung von Bachmaro konnten wir am 30.5.2004 auf 1950 m eine individuenreiche Population ungetfleckt-blättriger, niederwüchsiger *D. euxina* nachweisen. Zur umfassenden Darstellung der taxonomischen Geschichte von *D. umbrosa* und der Aufklärung ihrer Synonyme sei auf RENZ (1978: 131) und insbesondere auf BAUMANN &

KÜNKELE (1981: 250-258) verwiesen, die die Grundlage für die folgende Zusammenstellung bilden.

Über das Auffinden von *D. umbrosa* bei Sakdrioni (Gare-Kacheti) berichten RÜCKBRODT et al. (1997: 32, 38), die durch Farbfotos (!) zweifelsfrei belegt sind (Abb. 48). Wir selbst konnten *D. umbrosa* am 6.7.2006 im Baidaratal auf 2240 m in der Nähe von Travertin-Sinterformationen antreffen.

Dactylorhiza umbrosa (Karel. & Kir.) Nevski, Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS, ser. 1,4 : 232. 1937.

Lectotypus: In salicetis umbrosis insularum fl. Lepsa; in Songoria, Medio Junio 1841, leg. Karelin & Kirilow (LE) [NEVSKI in Kom., Fl USSR 4: 715. 1935 („Cotypus“ LE, Typus MW?); HAUTZINGER, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 115: 41. 1976; RENZ in Rech.f., Fl. Iran 126: 127. 1978; BAUMANN & KÜNKELE, Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 13(2): 251. 1981; AVERYANOV, Novosti Sist. Vyssh. Rast. 25: 62. 1988].

= *Orchis umbrosa* Karel. & Kir., Bull. Soc. nat. Mosc. 15: 504. 1842.

= *Dactylorchis umbrosa* (Karel. & Kir.) Wendelbo, Nytt. Mag. Bot. Oslo 1: 24. 1952.

= *Orchis incarnata* var. *kotschyi* Rchb.f., Icon. fl. germ. helv. 13/14: 53, tab 162, fig. II, 2. 1851 [Holotypus: Südpersien, auf Mooren der Alpe Kuh-Daëna, 1842, leg. Th. Kotschy, Nr. 613].

= *Orchis orientalis* subsp. *turcestanica* Klinge, Acta Horti Petropolit. 17,1: 155, 183. 1898.

= *Orchis turcestanica* (Klinge) Klinge, Acta Horti Petropolit. 17,1, 4: tab. II. 1898, (n.v.).

= *Orchis kotschyi* (Rchb.f.) Schltr., Feddes Repert. 19: 48. 1923.

= *Dactylorhiza kotschyi* (Rchb.f.) Soó, Nom. nova gen. Dactylorhizae: 4. 1962.

= *Dactylorhiza incarnata* subsp. *turcestanica* (Klinge) H. Sund, Eur. medit.Orch. ed. 3: 40. 1980.

= *Orchis incarnata* 2. *Sublatifoliae* b *sesquipetalis* cc. *altaica* Rchb.f., Icon. fl. germ. helv. 13/14: 53. 1851. [Typus: Altai, 1839, leg. Bunge (W)].

= *Orchis sesquipetalis* var. *altaica* Rchb.f., Icon. fl. germ. helv. 13/14: tab. 53, fig. III, 3-5. 1851.

= *Orchis turcestanica* var. *altaica* (Rchb.f.) Soó, Feddes Repert. 24: 30. 1927.

= *Orchis altaica* (Rchb.f.) Soó, in Keller, G. & R. Schlechter, Monogr. Icon Orch. Eur. 2: 214. 1933.

= *Orchis incarnata* 1. *verae* a *lanceata* Rchb.f., Icon. fl. germ. helv. 13/14: 52. 1851 p.p. (quoad Kotschy Nr. 184). [Typus: Persia boreali in humidis ad fontes regionis montanae in monte Elbrus prope Teheran, 20. Maj. 1843, leg. Th. Kotschy Nr. 184 (G)].

- ≡ *Orchis incarnata* var. *olocheilos* Boiss., Fl. orient. 5: 71. 1882 p.p. (quoad Kotschy Nr. 184).
- ≡ *Orchis holocheilos* (Boiss.) Soó, Feddes Repert: 24. 1927 p.p. (quoad Kotschy Nr. 184).
- = *Orchis sanasunitensis* H. Fleischm., Ann. Naturhist. Hofmus. Wien 28: 23. 1914 [Holotypus: Türkei, armenischer Taurus: feuchte Kalkstufen am Nordhang des Hauptgipfel des Meleto Dagħ im Sassun, Vilajet Bitlis 2750 m, 11. 8. 1910, leg. H.v. Handel-Mazzetti Nr. 2817 (WU)].
- ≡ *Orchis holocheilos* var. *sanasunitensis* (H. Fleischm) Soó, Feddes Repert: 30. 1927.
- ≡ *Orchis osmanica* subsp. *sanasunitensis* (H. Fleischm) Soó, in Keller, G. & R. Schlechter, Monogr. Icon. Orch. Eur. 2: 395. 1938.
- ≡ *Dactylorhiza sanasunitensis* (H. Fleischm) Soó, Nom. nova gen. Dactylorhizae: 4. 1962.
- = *Orchis persica* Schltr., Feddes Repert. 15: 290. 1918 [Holotypus: Persien, an feuchten Stellen bei Taschk, März-April 1913, leg. W. Zimmermann (B, zerstört)].
- ≡ *Dactylorhiza persica* (Schltr.) Soó, Nom. nova gen. Dactylorhizae: 4. 1962.
- = *Orchis merovenssis* Grossh., Beih. Bot. Centralbl. Abt. 2, 44: 207. 1928 [Holotypus: Persia, in jugo Meshau-dagħ prope st. viae ferr. Jam. ad ripam rivulis, 2300 m, 20.6.1924, leg. A.A. Grossheim. (nach AVERYANOV, Novosti Sist. Vyssh. Rast. 25: 61. 1988 und Bot. Zhurn. 79(10): 115. 1994, sind Jahr, Finder (Grossh.?) und aufbewahrendes Herbar (TBI?) unbekannt oder nicht sicher bekannt)].
- ≡ *Dactylorhiza merovenssis* (Grossh.) Aver., Bot. Zhurn. 68(7): 894. 1983.
- = *Dactylorhiza vanensis* E. Nelson, Monogr. Ikon. Dactylorhiza: 59. 1979 [Holotypus: Ost-Türkei, in weitem Umkreis des Van-Sees, Ende Mai 1952, leg. E. Nelson (Herbar Stiftung Nelson Bern)].
- = *Dactylorhiza chuhensis* Renz & Taubenheim Fl. Turkey 8: 564. 1984, nom. nov pro *D. renzii* Aver. [Holotypus: Turkey B9 Van, inter Başkale et Hoşap E. jugo Cuhgedigi, 25 km a finibus Persiae, 2200-2300 m, in paludibus, Renz 10972 (Hb Renz, Basel)].
- ≡ *Dactylorhiza renzii* Aver., Bot. Zhurn. 68(7): 893. 1983, nom. illeg. (non Baumann & Künkele, Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 13(2): 261. 1981).

Anmerkung: Aus der Gegenüberstellung der Meßwerte nordosttürkischer und georgischer Pflanzen in Tabelle 3a und 3b ergibt sich eine gute Übereinstimmung ihrer morphologischen Merkmale. Zu berücksichtigen hierbei ist die kleinere Stichprobe aus Georgien. So scheinen die georgischen Pflanzen im Durchschnitt eine geringere Wuchshöhe, etwas kürzere und breitere Blätter und eine leicht

kürzere Blattscheide zu besitzen. Die Abmessungen der Blütenorgane stimmen jedoch sehr gut überein (siehe auch Diagramme 7 und 8). Die deutliche verwandtschaftliche Nähe zu *D. incarnata* s.l. wurde bereits oben unter Kap. 2.5.1 diskutiert. Die Chromosomenzahl wird von AVERYANOV (1988: 62) mit $2n=40$ ohne Mitteilung der Herkunft der Pflanze angegeben. Ein diploider Satz wird von HEDRÉN (2001: 30) bestätigt.

Standort: Feuchte Wiesen, Quellaustritte auf kalkhaltigem Untergrund.

Areal: Von der E-/NE-Türkei über den Zentral- und S-Kaukasus bis N-Irak, N-Iran, Afghanistan nach Zentralasien (BAUMANN et al. 2006: 69). Karten bei GROSSHEIM 1940: Karte 268, sub *Orchis sanasunitensis*; BAUMANN & KÜNKELE 1982: 100. In Georgien in Chewi und Gare Kacheti nachgewiesen.

Icons: hoc loco: Abb. 6, 7 Blätter, Abb. 10a, 10b, Blüten, Abb. 24, 25 Blütenanalysen, Farbtafel 5, Abb. 47-50.

Bestand/Gefährdung (Georgien): Aus Georgien sind aktuell nur zwei kleine Vorkommen mit insgesamt weniger als 200 Pflanzen bekannt. Bei besserer Durchforschung heute noch schwierig zugänglicher Gebiete sollten noch weitere Vorkommen entdeckt werden können. Dennoch wird die Art wegen einer wohl starken Bindung an Kalk und dessen seltenem Vorkommen in den geeigneten Höhenlagen in Georgien immer selten bleiben. Eine akute Gefährdung ist z.Zt. nicht erkennbar, bei Intensivierung der bisherigen Nutzung (Weide) oder Straßenbau ist eine Gefährdung jedoch zu befürchten. Die Population Baidara liegt in unmittelbarer Nähe der georgischen Heerstraße, sodaß bereits geringe zukünftige Straßenbaumaßnahmen zur Zerstörung des Wuchsortes führen können. IUCN-Gefährdungsstufe: CR.

Hybriden (Georgien): Aktuell sind keine Nachweise von Hybriden mit *D. umbrosa* aus Georgien bekannt.

2.8 *Dactylorhiza urvilleana* subsp. *urvilleana* - D'Urville's Fingerwurz

Die im Kaukasus und NE-Pontus weit verbreitete *D. urvilleana* s.str. hat trotz ihrer frühen Entdeckung durch Dumont d'Urville auf seiner Reise in die am Schwarzen Meer liegenden pontisch-euxinischen Gebiete im Jahre 1820 bei Suchumi (Georgien, Abchasien) eine wechselvolle Namensgeschichte hinter sich (BAUMANN & KÜNKELE 1981: 242-250). DUMONT D'URVILLE (1822: 119) beschrieb die morphologischen Eigenschaften der Blüte sehr zutreffend, gab der neuen Sippe mit *Orchis*

saccata jedoch einen illegitimen Namen (non Ten. 1811). Wie BAUMANN & KÜNKELE (1981: 243-244) schlüssig zeigen konnten, hat STEUDEL, Nomencl. bot. ed. 2,2: 225. 1841, den korrekten Ersatznamen geschaffen, der allerdings wegen eines fehlerhaften, aber unschädlichen Zitats des Basionyms 140 Jahre lang nicht aufgegriffen wurde. Nicht zuletzt aus diesem Grunde, aber auch wegen der Vielgestaltigkeit der Sippe, folgten anschließend mehrere heterotypische Beschreibungen unter anderen Namen, die in folgender Übersicht ihrer Synonyme zusammengestellt sind. Diese verwirrend vielen Namen wurden von kaukasischen Autoren lange Zeit teils konkurrierend, teils auch nebeneinander für unsere Sippe angewendet. Die konspezifische Identität vieler ihrer Synonyme konnte erstmals durch NEVSKI (1935: 537-538) geklärt werden; nach der formalen und inhaltlichen Klärung des korrekten Namens und weiterer Synonyme durch BAUMANN & KÜNKELE (l.c.) hat sich *D. urvilleana* sehr schnell in der gesamten kaukasischen Literatur durchgesetzt.

D. urvilleana galt wegen ihres Habitus, der gefleckten Blätter und Blütenform /-farbe sehr lange als kaukasischer Vertreter des europäischen Aggregats von *D. fuchsii*/*D. maculata*/*D. saccifera* (NEVSKI 1935: 537; BAUMANN & KÜNKELE 1981: 242; AVERYANOV 1990: 175; KREUTZ 1998: 159). Die Art wurde von verschiedenen Autoren weit gefaßt, die Stängелеigenschaft fest oder hohl deshalb weniger gewichtet, obwohl diese neben der Blatt- und Lippenform ein wesentliches Differentialmerkmal zwischen *D. amblyoloba* und *D. urvilleana* darstellt. So schwanken die Angaben zur Festigkeit des Stängels zwischen hohl (KOCH 1849: 283, „tubulosus“ sub *O. triphylla*; KOCH 1849: 284 „fistulosus“, sub *O. affinis* et *O. lancibracteata*; KLINGE 1898: 196, sub *O. basilica* subsp. *cartaliniae*; BUTTLER 1986: 78; BAUMANN et al. 2006: 70), hohl, aber starkwandig (NEVSKI 1935: 538, sub *O. triphylla*), hohl, aber gelegentlich nahezu fest (RENZ & TAUBENHEIM 1984: 541), fest bis leicht hohl (DELFORGE 2006: 225), fest, markig (AVERYANOV 1988: 65-67, in clavi; KREUTZ 2003: 53) oder eben keinen Angaben (GROSSHEIM 1940: 243; BAUMANN & KÜNKELE 1982: 102, KREUTZ 1998: 157).

Bei unseren Felduntersuchungen in Georgien und der NE-Türkei haben wir bei *D. urvilleana* niemals einen festen Stängel feststellen können. Gut entwickelte Pflanzen besitzen immer einen hohlen Stängel (d.h. „fistulosus“ oder „tubulosus“ sensu Koch 1849, nach IISCHOFF 1839: 213 sind die beiden Begriffe gleichbedeutend, „tubulosus“ allenfalls weniger langgestreckt). Daneben tritt bei schwächeren Exemplaren auch eine röhriге Form mit stärkerer Wand auf. Die Hohlstängeligkeit stimmt gut mit der hybridogenen Genese von *D. urvilleana* aus *D. euxina* und *D. fuchsii* s.l. (vermutlich *D. amblyoloba*) überein, die kürzlich von HEDRÉN (2001: 30) nachgewiesen wurde. Diese dürfte auch für die große und stufenlose Variabilität der morphologischen Merkmale im Bearbeitungsgebiet verantwortlich sein, für die sich auch keine regionale Differenzierung nachweisen

läßt (Diagramme 9 und 10) und die BAUMANN (1983: 71) auch an türkischem Material festgestellt hat. Die Pflanzen mit eher röhri gen Stängeln unterscheiden sich in anderen Merkmalen nicht systematisch von hohlstängeliger *D. urvilleana*. Sie sind durch keinen erkennbaren Hiatus von diesen getrennt. Eine weitere Klärung ihres Status könnte gegebenenfalls durch molekulargenetische Untersuchungen erfolgen.

Die zitierten Befunde HEDRÉN's (2001: l.c.) über die allotetraploide Natur von *D. urvilleana* werfen die Frage nach den Ausgangsarten auf. Während *D. euxina* oder ihre Vorfahren als eine diploide Ausgangsart feststeht (HEDRÉN 2001: 39), ist die andere Ausgangsart aus dem Aggregat *D. fuchsii* s.l. zunächst ungeklärt geblieben. HEDRÉN (l.c.) diskutiert die Beteiligung von rezenter *D. saccifera*, verwirft dies letztendlich aus arealökologischen Gründen: einerseits würden sich die türkischen Teilareale von *D. euxina* und *D. saccifera* nicht überlappen, andererseits läge das türkische Areal von *D. euxina* voll im größeren Areal von *D. urvilleana* und letzteres berühre sich mit *D. saccifera* nur sehr wenig im mittleren Pontus. Die Arealangaben bei BAUMANN et al. (2006: 65) bekräftigen diese Argumente, nach denen sich das bereinigte Areal von *D. saccifera* entgegen KREUTZ (1998: 141) nicht bis in die Türkei erstreckt. Da *D. urvilleana* ferner einige Allele aufweist, die beiden der diskutierten möglichen Ausgangsarten fremd sind, spricht nach HEDRÉN vieles für eine \pm weit zurückliegende Genese aus deren Vorfahren: Bei Berücksichtigung der weiten Verbreitung von *D. euxina* und *D. urvilleana* im Kaukasus, der Bestätigung der Zugehörigkeit der eigenständigen *D. amblyoloba* zum Aggregat von *D. fuchsii* s.l. und der weiten Überlappung der kaukasischen Areale dieser drei Taxa erscheint die Beteiligung von *D. amblyoloba* oder ihrer Vorfahren an der Genese von *D. urvilleana* als Vertreter der *D. fuchsii* s.l.-Linie gut möglich. So wird den Ergebnissen der einleitend aufgeführten genetischen Untersuchungen georgischen Materials durch M. HEDRÉN eine besondere Bedeutung zukommen.

Dactylorhiza urvilleana (Steudel) H.Baumann & Künkele, Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 13: 240. 1981.

subsp. ***urvilleana***

Holotypus: Georgien, Abchasien, Suchumi, Juni 1820 („Enumeratio 861, Soukoum-forets, Juin“) leg. J. Dumont d'Urville (P) [BAUMANN 1983: 72, 100, Abb. 5, 101 det. Abb. 5 (icon. typi)].

≡ *Orchis urvilleana* Steudel, Nomencl. bot. ed. 2,2: 225. 1841, nom novum pro *Orchis saccata* d'Urv.

≡ *Orchis saccata* d'Urv., Enum. pl. Ponti-Eux.: 119. 1822 (Mem. Soc. Linn. Paris 1 : 375. 1822), nom. illeg. (non Ten. 1811 nec Rchb. 1830).

- = *Orchis affinis* K. Koch, Linnaea 22: 284. 1849 [Terra typica: „Orient“, ohne weitere Angaben zu Ort und Typus, Belege B zerstört] [Stängel hohl („fistulosus“), Lippe dreilappig, Mittellappen schmaler, Lippe kürzer als Sporn und Fruchtknoten, Sporn gleichlang oder länger als Fruchtknoten].
 = *Dactylorhiza affinis* (K. Koch) Aver., Bot. Zhurn. 68(7): 895. 1983.
- = *Orchis lancibracteata* K. Koch, Linnaea 22: 284. 1849 [Terra typica: Orient, Provinz Eriwan, auf basaltischem Boden, Pontus auf Augitporphyr und Urgestein, 800-2100 m, typus non indicatus, Belege B zerstört; excl.: „im Banate auf Jurakalk“]. [Stängel hohl („fistulosus“), Lippe dreilappig, Seitenlappen breiter, Sporn gleichlang wie Lippe, kürzer als Fruchtknoten].
 = *Orchis basilica* subsp. *cartaliniae* Klinge, Acta Horti Petrop. 17,1 : 158, 196. 1898.
 = *Orchis cartaliniae* (Klinge) Lipsky, Fl. Kavk. : 457. 1899.
 = *Orchis cartaliniae* (Klinge) Medw., Act. Hort. Tiflis 18: 475. 1919, isonym.
 = *Orchis maculata* subsp. *cartaliniae* (Klinge) E.G. Camus, Monogr. orchid.: 194. 1908.
 = *Orchis maculata* subsp. *macrostachys* var. *cartaliniae* (Klinge) Soó, Feddes Repert. 24: 32. 1927.
 = *Dactylorhiza saccifera* subsp. *cartaliniae* (K. Koch) Soó, Nom. nova gen. Dactylorhizae: 8. 1962.
 = *Dactylorhiza saccifera* subsp. *lancibracteata* (K. Koch) Soó, Nom. nova gen. Dactylorhizae: 8. 1962.
 = *Dactylorhiza lancibracteata* (K. Koch) Renz in Rech.f., Fl. Iran 126 : 135. 1978.
- = *Orchis triphylla* K. Koch, Linnaea 22: 283. 1849 [Terra typica: Orient; Risa (Türkei, Pontus, Rize), typus non indicatus, Belege B zerstört]. [Stängel röhrig („tubulosus“), hohler als *D. maculata*, Lippe dreilappig, Mittellappen schmaler, Sporn aufgeblasen, gleichlang wie Lippe, etwas kürzer als Fruchtknoten].
- = *Orchis maculata* var. *brotheri* Somm. & Levier, Acta Horti Petrop. 16: 419. 1900 [Holotypus: Caucasus, Tschwichi ad flumen Rion in Imeretia, Juni 1877, leg. Brotherus], [hohlstängelig, Brakteen lang, schopfig, Lippe dreilappig, Mittellappen lanzettlich zugespitzt, länger als Seitenlappen, Sporn 11-13 mm lang, schlank].
- = *Orchis pontica* H. Fleischm. & Hand. Mazz., Ann. Naturhist. Hofmus. Wien 23. 208. 1909 [Typen: Türkei, Sandschak Trapezunt, nasse Wiesen im Kalanema Dere ober Chashka, 750 m, Nr. 400; In steinigem Wäldern ober dem Dorf Fol Köi, 1200 m (Nr. 440) bis auf die subalpinen Triften bei der Mine Topuk, 1700 m (Nr. 464); Verbreitet in Gebüsch und Wiesen um Eseli, 600 m; Wiesen bei Sakedjak, 950 m].

Beschreibung (nach georgischem und NE-türkischem Material, s.a. Tabellen 1b und 4): Mehrjährige Pflanze mit zwei 2-4-fach tief gespaltenen, in schmale Spitzen auslaufenden Knollen mit mehreren weißlichcremefarbenen Wurzeln. Stängel hellgrün bis grün, im Bereich der Infloreszenz, oft schon ab den obersten brakteenartigen Stängelblättern braunviolett überlaufen, hohl, zusammendrückbar, gelegentlich stärkerwandig mit schmaler innerer Röhre, aufrecht, (150) 250-500 (720) mm lang und oberhalb der Basis (3,5) 4,5-9 (12) mm, unterhalb der Blütenähre (2) 2,5-5,5 (8) mm dick. Über der Knolle 1-2 (3) weißliche, cremefarbene oder bräunliche Scheidenblätter.

Laubblätter (3) 4-7 (10), eilanzettlich bis verkehrteilanzettlich, verschmälert spitz, unterstes öfters auch verschmälert stumpf, ziemlich gleichmäßig am Stängel verteilt, schräg aufwärts gerichtet, nahezu flach bis leicht gekielt, grün, kaum glänzend, oberseits meist queroval bis rundlich braunviolett gefleckt, selten ungefleckt, Flecken klein und vereinzelt bis größer, dann sich berührend oder überlappend, auf Unterseite durchscheinend. Internodienlänge von unten zur Mitte, oft bis zum Blütenstand leicht zunehmend, unterstes Internodium (10) 25-60 (80) mm lang, mittlere (25) 40-80 (110) mm lang, das oberste Internodium (20) 30-80 (120) mm lang. Scheide des untersten Laubblatts 20-40 (50) mm lang, Blattspreite an der Basis rasch breiter werdend, vorne spitz, seltener stumpf, (25) 45-120 (160) mm lang und (10) 15-35 (45) mm breit; die nächsten Laubblätter größer, das 2. oder 3. Blatt am größten; das 2. Laubblatt 3,5-6 x länger als breit, größte Breite \pm in der Mitte, Blattscheide (8) 12-35 (70) mm lang, Blattspreite (35) 40-140 (200) mm lang und (10) 15-35 (50) mm breit; das 4. Laubblatt mit sehr kurzer (<10 mm) oder ohne Blattscheide, (40) 60-140 (200) mm lang, (7) 10-25 (40) mm breit; die oberen 1-2 Blätter brakteenartig, schmal lineal-lanzettlich, zugespitzt. Das oberste Blatt wenig länger als Internodium, den Blütenstand meist erreichend, (25) 35-90 (125) mm lang und (2,5) 3,5-10 (15) mm breit.

Blütenstand zu Blühbeginn spitzkegelig, später zylindrisch, dicht bis mäßig dicht, gelegentlich etwas lockerer, reichblütig, (60) 70-130 (175) mm lang und 23-35 mm breit. Untere Brakteen 1-1³/₄ (2) x so lang wie Blüten, schmal lanzettlich bis lineal-lanzettlich, stark zugespitzt, grün, meist braunviolett überlaufen, (18) 22-40 (50) mm lang und (2,9) 3,3-5,2 (5,8) mm breit, öfters weit aus dem Blütenstand herausragend („lancibracteata“); mittlere und obere Brakteen gleichlang oder kürzer als Blüten, braunviolett, 10-17 mm lang und 2,2-2,8 mm breit, schmal lanzettlich, zugespitzt. Blüten (10) 20-40 (60), mittelgroß bis groß, rosarot bis violettrot, sehr schwach süßlich duftend. Innere Perigonblätter mit mittlerem Sepal einen geschlossenen Helm bildend. Mittleres Sepal länglich elliptisch, konkav, vorne spitz bis zugespitzt, (6,5) 7,5-10 (11) mm lang, 3,5-5 mm breit, 3-, seltener 4 (5)-nervig; seitliche Sepalen schief eilanzettlich, gelegentlich eiförmig, 3 (5)-nervig, Spitze meist deutlich ausgezogen, (8,5) 10-14 (17) mm lang, (3) 4,0-5,0 (5,5) mm breit; Petalen eiförmig, stumpf, kürzer als Sepalen, (6,5) 7,5-10,5 (12,5) mm lang, (2,5) 3,0-4,5 (5,0) mm breit.

Lippe mit einer, selten zwei von der Basis ausgehenden, nicht völlig symmetrischen Schleifen aus schmalen, \pm zusammenhängenden violettroten Strichen gezeichnet, mit einer Vielzahl kleinerer rotvioletter Striche und Kreise innerhalb und außerhalb der Schleifen, aus schmalen weißlichem Grunde rasch breiter werdend, dreigeteilt, Seitenlappen halbkreisförmig, leicht zurückgeschlagen, vorne durch meist leichten, gelegentlich tiefen Einschnitt deutlich vom Mittellappen abgesetzt. Lippe im natürlichen Zustand in der Aufsicht rhomboedrisch bis rundlich, im ausgebreiteten Zustand rundlich bis queroval, breiter als lang, (8,5) 10-13 (17) mm lang, (10) 11-16 (19) mm breit; Mittellappen (1,2) 2,5-5,0 (7,5) mm lang, an der Basis 2-5 mm breit, meist wenig, gelegentlich deutlich über Seitenlappen vorgezogen. Sporn gerade bis schwach gebogen, waagrecht bis leicht schräg abwärts gerichtet, dick sackförmig, zylindrisch bis leicht konisch, am Ende oft etwas aufgeblasen, meist stumpflich, gelegentlich spitz, unten ab Lippenbasis (10) 12-16 (18) mm lang, oben ab Perigonansatz um ca. 2 mm kürzer, in natürlichem Zustand (2,0) 2,5- 4,0 (4,5) mm dick, nach dem Ansatz dem Fruchtknoten anliegend, am Ende seitlich links oder rechts über diesem liegend, \pm so lang wie dieser. Fruchtknoten grün, vielfach braunviolett überlaufen, um ca. 180° gedreht, (10) 12-16 (18,5) mm lang, 2-5 mm dick. Gynostemium kurz, 4-6 mm hoch, Narbe im oberen Bereich des rundlichen bis hochovalen Sporneingangs liegend, oft von lila gefärbten Streifen eingesäumt. Pollinien 2, olivgrün, langgestielt, in aufrecht stehender Theke liegend, Stielchen und unterer Teil der Pollinien \pm von lila bis violett gefärbtem, sich vom Thekenrand aus nach innen wölbenden Häutchen geschützt. Beide Stielchen am unteren Ende mit je einer separaten Klebscheibe versehen, geschützt durch ein gemeinsames weißliches bis hellviolett, häutiges, querovales, öfters mittig leicht verengtes Beutelchen. Rostellfalte weißlich bis lila, in der Mitte rinnig, am oberen Ende zugespitzt, sich aus etwa 1 mm breiter Basis vom oberen Rand des Beutelchens zwischen den Stielchen nach oben erstreckend, etwa 2-2¹/₂ x so lang wie die Höhe des Beutelchens. 2n=80 (TOROSJAN 1990: 257, Herkunft Goraik, Echegnadsor, Armenien, Juni 1980, leg. A.I. Pogosjan; AVERYANOV & NERSESIAN 2001: 197); allotetraploid (HEDRÉN 2001: 30).

Standort: Wechselfeuchte Wiesen, Waldränder, seltener lichte Gebüsche und Mischwälder. Stellt keine besonderen Ansprüche an den Gesteinsuntergrund.

Areal: Gesamter Kaukasus, NE-Türkei, über Talysch bis N-Iran (BAUMANN et al. 2006: 70). Karten bei GROSSHEIM 1940: Karte 268, sub *Orchis triphylla*; BAUMANN & KÜNKELE 1982: 102. In Georgien oberhalb 900 m mit Schwerpunkt zwischen 1300 und 2300 m weit verbreitet, aus über 150 UTM-Feldern 10x10 km² in nahezu allen Regionen nachgewiesen.

Icons: hoc loco: Abb. 11 Blüten, Abb. 26-29 Blütenanalysen, Farbtafel 6, Abb. 51-54. AKHALKATSI et al. 2003: 19, fig. 1, 2.

Bestand/Gefährdung (Georgien): *D. urvilleana* ist in Georgien die häufigste Art der Gattung. Eine Gefährdung der Art ist z.Zt. nicht erkennbar. IUCN-Gefährdungsstufe: LC.

Hybriden (Georgien): *D. urvilleana* hybridisiert bei gemeinsamen Vorkommen häufig mit *D. euxina*. Nachgewiesen auch mit *D. iberica*.

3. Irrtümliche Angaben

3.1 *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soó

Im Jahre 1996 haben wir mit S. Künkele im Herbar des Niko Kezchoveli Institut für Botanik (Tbilisi) sieben hellblütige (gelbliche) Belege, die auf zwei Bögen montiert sind, zu *Dactylorhiza sambucina* gestellt. Eine detaillierte Nachprüfung hat jedoch ergeben, daß diese sieben Belege im Blütenbereich stark ausgebleichte *D. euxina* darstellen. Die oberen Laubblätter sind sehr groß und vorwiegend (stark) zugespitzt statt kleiner werdend und abgerundet; das oberste Blatt überragt die unteren Blüten deutlich; der Sporn ist durchgehend dick und aufgeblasen, am Ende ziemlich deutlich rund statt keilförmig auslaufend; die Lippen besitzen einen verlängerten und zugespitzten Mittelappen statt eines kurzen, abgerundeten Mittelappens. Damit ist *D. sambucina* aus unserer Auflistung der georgischen Orchideen (AKHALKATSI et al. 2003: 8) zu streichen. Die Angaben von *O. sambucina* bei MARSCHALL v. BIEBERSTEIN (1808: 367 „circa Tiflin“) sind wie oben erläutert zu *D. romana* subsp. *georgica* zu stellen.

3.2 *Dactylorhiza osmanica* (Klinge) Soó

Die SE-anatolische *D. osmanica* erreicht den kaukasischen Raum nicht. Die Angabe „Kleiner Kaukasus“ bei Klinge (1898: 189), LIPSKY (1899: 457) und GROSSHEIM (1928: 268) ist bereits von Soó (1969: 68) als zweifelhaft bewertet und später von BAUMANN & KÜNKELE (1981: 225) verworfen worden.

3.3 *Dactylorhiza salina* (Turcz. ex Lindl.) Soó

Das aus dem südlichen Ostsibirien (Dahurien) beschriebene Taxon wird von NEVSKI (1935) und IVANOVA (2001: 125) ausschließlich für Gebiete östlich des Ural angegeben, sie wächst dort häufig auf aufgesalzten feuchten Wiesen. Nach AVER-YANOV besitzt *D. salina* im Kaukasus eine weite Verbreitung, ohne Quellenangaben führt er für Georgien mehrere Gebiete auf (1994: 116; 1995: 20). Ebenso führt GAGNIDZE (2005: 199) *D. salina* in der Checkliste der Gefäßpflanzen Georgiens auf, er stellt hierzu auch Meldungen von *Orchis sanasunitensis*, einem Synonym von *D. umbrosa*. CHEISHVILI & GAGNIDZE (2006: 26) geben die Art ohne nähere Angaben für Imereti (W-Georgien) an. Nach Beschreibung (NEVSKI l.c., IVANOVA l.c.)

und der Abbildung bei REICHENBACH (1850: Tab. 43, fig. II, 6, 7) steht diese Sippe der Gruppe um *D. umbrosa* nahe. Eine befriedigende inhaltliche Klärung von *D. salina* und morphologische Vergleiche ostsibirischen Materials mit orientalischkaukasischen Sippen sind jedoch nicht bekannt. So bleiben die aufgeführten Angaben zweifelhaft.

4. Liste der Orchideen Georgiens

Für die aktuell bekannten, sicher nachgewiesenen Orchideenarten und Unterarten werden in folgender Liste die Minima und Maxima ihrer vertikalen Verbreitung in Georgien aufgeführt (m ü.d.M.).

Nr.	Art / Unterart	Min	Max
1	<i>Anacamptis pyramidalis</i> (L.) Rich.	100	2000
2	<i>Cephalanthera caucasica</i> Kränzl.	ca. 900	ca.900
3	<i>Cephalanthera damasionum</i> (Mill.) Druce	180	1800
4	<i>Cephalanthera longifolia</i> (L.) Fritsch	200	1900
5	<i>Cephalanthera rubra</i> (L.) Rich.	500	1800
6	<i>Coeloglossum viride</i> (L.) Hartm.	1650	2725
7	<i>Corallorhiza trifida</i> Châtel.	1650	1985
8	<i>Dactylorhiza amblyoloba</i> (Nevski) Aver.	500	1600
9	<i>Dactylorhiza armeniaca</i> Hedrèn	1400	1900
10	<i>Dactylorhiza euxina</i> (Nevski) Czerepanov	1670	2530
11	<i>Dactylorhiza iberica</i> (M. Bieb. ex Willd.) Soó	950	1400
12	<i>Dactylorhiza incarnata</i> L. subsp. <i>jugicrucis</i> Akhalkatsi, R. Lorenz & Mosulishvili	1400	2360
13	<i>Dactylorhiza romana</i> (Sebast.) Soó subsp. <i>georgica</i> (Klinge) Renz & Taubenheim	530	2200
14	<i>Dactylorhiza umbrosa</i> (Karel. & Kir.) Nevski	1050	2450
15	<i>Dactylorhiza urvilleana</i> (Steudel) H. Baumann & Künkele subsp. <i>urvilleana</i>	890	2650
16	<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz subsp. <i>helleborine</i>	100	1500
17	<i>Epipactis helleborine</i> subsp. <i>bithynica</i>	700	1000
18	<i>Epipactis leptochila</i> (Godf.) Godf. subsp. <i>leptochila</i>	450	1410
19	<i>Epipactis leptochila</i> subsp. <i>neglecta</i> Kümpel	970	1210
20	<i>Epipactis microphylla</i> (Ehrh.) Sw.	500	1330
21	<i>Epipactis palustris</i> (L.) Crantz	1000	1400
22	<i>Epipactis persica</i> (Soó) Nannfeldt subsp. <i>persica</i>	500	1800
23	<i>Epipactis viridiflora</i> Hoffm. ex Krocker subsp. <i>kuenkeleana</i> Akhalkatsi, H.Baumann, R. Lorenz & Mosulishvili	600	1350

24	<i>Epipogium aphyllum</i> Sw.	1030	1500
25	<i>Goodyera repens</i> (L.) R.Br.	975	2400
26	<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R.Br.	450	2700
27	<i>Herminium monorchis</i> (L.) R.Br.	1900	2000
28	<i>Limodorum abortivum</i> (L.) Sw.	360	1050
29	<i>Listera cordata</i> (L.) R.Br.	1850	2300
30	<i>Listera ovata</i> (L.) R.Br.	470	1640
31	<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich.	330	2000
32	<i>Ophrys apifera</i> Huds.	100	400
33	<i>Ophrys mammosa</i> Desf. subsp. <i>cyclocheila</i> (Aver.) B. Baumann, H. Baumann, R. Lorenz & R.Peter	350	450
34	<i>Ophrys oestriifera</i> M.-Bieb. subsp. <i>oestriifera</i>	350	930
35	<i>Ophrys oestriifera</i> subsp. <i>bremifera</i> (Steven) K.Richt.	350	800
36	<i>Ophrys sphegodes</i> Mill. subsp. <i>taurica</i> (Ageenko) Soó (Syn.: subsp. <i>caucasica</i> (Woronow ex Grossh.) Soó	115	640
37	<i>Orchis coriophora</i> L. subsp. <i>coriophora</i>	820	1985
38	<i>Orchis mascula</i> subsp. <i>longicalcarata</i> Akhalkatsi, H. Baumann, R. Lorenz, Mosulishvili & R. Peter	110	2270
39	<i>Orchis militaris</i> subsp. <i>stevenii</i> (Rchb.f.) B. Baumann, H. Baumann, R. Lorenz & R.Peter	400	2000
40	<i>Orchis morio</i> subsp. <i>caucasica</i> (K. Koch) E. G. Camus, Bergon & A.Camus	180	780
41	<i>Orchis pallens</i> L.	1700	2100
42	<i>Orchis palustris</i> subsp. <i>pseudolaxiflora</i> (Czerniak.) H. Baumann & R. Lorenz	450	900
43	<i>Orchis punctulata</i> Steven ex Lindl.	400	420
44	<i>Orchis purpurea</i> subsp. <i>caucasica</i> (Regel) B. Baumann, H. Baumann, R. Lorenz & R. Peter	260	1470
45	<i>Orchis simia</i> Lam. subsp. <i>simia</i>	300	1220
46	<i>Orchis spitzelii</i> Saut. (= <i>O. viridifusca</i> Albov)	1900	1900
47	<i>Orchis tridentata</i> Scop.	320	830
48	<i>Orchis ustulata</i> L.	670	2740
49	<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	100	1935
50	<i>Platanthera montana</i> (F. W. Schmidt) Rchb. f.	550	2440
51	<i>Serapias feldwegiana</i> H. Baumann & Künkele	30	750
52	<i>Spiranthes amoena</i> (M. Bieb.) Spreng.	18	18
53	<i>Spiranthes spiralis</i> (L.) Chevall.	180	380
54	<i>Steniella satyrioides</i> (Spreng.) Schlechter	500	950
55	<i>Traunsteinera sphaerica</i> (M.-Bieb.) Schlechter	1650	2805

5. Dank

Für Bereitstellung unveröffentlichter Funddaten aus der NE-Türkei bedanken wir uns sehr herzlich bei Dr. Helmut Baumann (Böblingen), Harald Baumgartner (Kehl), Dr. Helmut Heimeier (Herrenberg), Norbert Sischka (Germersheim). Weiterer Dank gebührt Dr. Helmut Baumann (Böblingen) für eingehende Diskussionen taxonomischer Fragen und Dr. Samuel Sprunger, Schweizerische Orchideenstiftung am Herbarium Jany Renz (Basel) für die Erlaubnis zur Konsultierung der digitalisierten Belege. Herrn und Frau Dieter & Ursula Rückbrodt (Lampertheim) danken wir für die Einsicht in Fotobelege von *D. umbrosa*. Für großzügige und vielfältige Unterstützung unserer Arbeiten insbesondere im Gelände geht unser herzlicher Dank an die folgenden Mitglieder der GSNE „Orchis“: Manana Akhalkatsi (Tbilisi), Niko Akhalkatsi (Shilda) , Geno und Rolandi Burdiashvili (Shilda). Aleko Natsvaladze (Tbilisi), Sandro Okropiridze (Tbilisi).

6. Anhang

Biometrische Daten (Tabellen 1-5): Die Vermessung der vegetativen Teile erfolgte i.d.R. an lebenden Pflanzen direkt im Gelände oder an frischen Belegen vor ihrer Trocknung, gelegentlich auch später an den Herbarbelegen. Die Blütenpräparate wurden durch rasche Trocknung unter hohem Druck praktisch ohne Schrumpfung nach LORENZ (2001: 240) hergestellt und in planem Zustand vermessen. Die Festlegung der Meßstrecken erfolgte nach GÖLZ & REINHARD (Blüten, 1973: 94, fig. 1, 2 und 3) und TYTECA & GATHOYE (Pflanzen und Blüten, 1989: 46). Bei den Laubblättern (LB) wurde zusätzlich die Länge der Blattscheide erhoben (Gesamtlänge = Länge Spreite + Länge Scheide). Die Herkunft der Stichproben wird jeweils am Ende der Tabellen aufgeführt, in Klammer wird die Anzahl vermessener Pflanzen/Blüten angegeben.

Tabelle 1b: Meßwerte von *Dactylorhiza amblyoloba* im Vergleich zu *D. fuchsii* subsp. *fuchsii*, *D. saccifera* und *D. urvilleana* [Mittelwerte MW, Standardabweichung s, Anzahl n, Maße: mm].

Taxon	<i>D. fuchsii fuchsii</i>			<i>D. amblyoloba</i>			<i>D. urvilleana</i>			<i>D. saccifera</i>		
Herkunft	Großbrit., Deutschl.			Georgien			Türkei, Georgien			S-Italien, Griechenl.		
Merkm.\ Krit.	MW	s	n	MW	s	n	MW	s	n	MW	s	n
Pflanz Höhe	378,7	99,2	27	463,8	100,2	9	354,4	122,1	80	488,6	109,0	16
Scheid.blätt.n	1,2	0,4	21	1,8	0,4	9	1,5	0,6	80	1,3	0,4	16
LB/Stgblätt.n	7,9	2,0	23	6,9	1,5	9	5,6	1,4	80	7,6	1,4	16
1.LB ges Län	137,5	17,2	13	168,6	56,8	9	109,6	40,1	65	120,6	40,8	16
1.LB Spreit L	94,8	26,0	21	134,1	44,4	9	76,6	28,8	67	81,8	30,3	16
1.LB Breite	21,5	6,6	21	24,0	7,3	9	23,8	8,7	67	25,9	11,1	16
2.LB ges L	161,6	32,7	21	198,4	41,2	9	126,1	41,5	78	167,9	46,2	16
2.LB Scheid L	30,9	11,6	21	37,7	18,5	9	21,3	13,1	78	31,6	12,2	16
2.LB Spreit L	132,0	25,9	23	160,8	26,1	9	104,3	32,2	80	136,3	37,6	16
2.LB. Breite	22,0	7,5	23	24,6	7,0	9	25,0	9,2	80	31,6	13,1	16
2.LB mxB-Ba	78,1	18,2	23	84,8	24,5	9	49,6	19,7	80	69,8	26,3	16
3. LB ges L	148,2	47,1	13	215,1	51,4	9	122,2	42,2	65	168,4	48,1	16
3. LB Spreit L	132,9	33,4	21	191,4	45,2	9	109,4	34,6	67	146,6	40,3	16
3. LB Breite	16,8	9,8	21	20,5	9,6	9	21,4	9,1	67	25,3	11,7	16
4. LB ges L	113,7	51,9	12	171,3	61,9	9	108,6	39,7	54	154,3	60,5	16
4. LB Spreit L	113,8	46,8	19	157,0	55,3	9	103,7	37,0	55	142,6	51,0	16
4. LB Breite	11,9	7,7	19	13,9	7,8	9	17,4	8,4	55	18,2	12,5	16
Größt LB n	2,0	0,6	21	2,6	0,5	9	2,2	0,5	80	2,5	0,8	16
ob LB Länge	27,4	10,5	23	57,4	30,4	9	59,5	24,2	80	39,8	15,3	16
ob LB Breite	3,3	1,1	23	4,2	1,7	9	6,8	3,0	80	3,9	1,0	16
Intern.ob.B-BI	52,6	25,5	23	60,3	18,7	9	54,6	24,9	80	71,0	17,6	16
Stg.Ø unten	5,9	2,1	23	6,3	1,7	9	6,1	1,9	80	6,6	2,6	16
Stg.Ø oben	3,0	1,0	23	3,1	1,1	9	3,6	1,3	80	4,3	2,2	16

Blüt.std L	70,5	24,0	27	95,6	35,4	9	88,2	36,7	80	150,4	70,9	16
Blüt.std B	26,9	4,0	23	27,3	4,6	9	34,1	6,7	80	33,3	6,5	16
Blütenzahl	47,9	31,1	23	33,3	15,6	9	27,9	12,2	80	49,4	35,4	16
Blstd Bl 1-5 L	12,7	5,2	23	20,0	2,9	9	21,1	5,7	79	23,4	4,5	16
Petalen L	6,5	0,8	36	7,0	1,0	43	9,3	1,2	142	8,2	1,0	48
Petalen B	2,7	0,4	36	3,9	0,5	43	3,7	0,5	142	3,8	0,5	48
Äuß Sepal L	8,4	0,9	36	10,2	1,5	43	12,2	1,6	142	11,5	1,4	48
Äuß Sepal B	3,0	0,5	36	4,2	0,7	43	4,3	0,5	142	4,4	0,7	48
Inn Sepal L	7,1	0,9	36	8,5	1,2	43	10,6	1,5	142	9,8	1,1	48
Inn Sepal B	3,0	0,5	36	4,3	0,7	43	4,0	0,5	142	4,4	0,6	48
Lippen L	7,9	1,0	36	8,7	1,1	43	11,0	1,7	160	10,0	1,3	48
Lippen B	11,3	1,5	36	11,7	1,4	43	13,7	2,1	160	13,3	1,6	48
LipSeitLap L	6,7	1,1	36	6,4	0,9	43	9,3	1,3	160	7,5	1,1	48
LipMitLap L	3,7	1,0	36	3,5	0,7	43	3,7	1,3	160	5,4	0,9	48
LipMitLap B	3,0	0,4	36	4,6	0,7	43	3,3	0,8	160	4,1	0,5	48
Sporn L	8,0	1,2	36	11,1	1,6	43	14,1	1,6	160	12,3	1,3	48
Sporn B flach	2,1	0,4	36	3,4	0,6	43	4,1	0,6	160	4,6	0,6	48
2.Brakteam L	16,0	4,4	36	22,3	9,7	47	28,3	7,5	142	21,2	5,5	48
2.Brakt B	3,0	0,8	36	3,6	0,7	47	5,4	1,2	142	3,5	0,8	48
Ovarium L	9,4	1,1	36	11,1	1,6	45	13,7	1,7	142	12,2	1,8	48
Ovarium B	2,3	0,5	36	2,9	0,6	45	3,3	0,6	142	2,7	0,6	48
Gynostem H	4,0	0,5	36	4,6	0,7	45	5,3	0,6	142	5,7	0,8	48

D. fuchsii subsp. *fuchsii*: England, Norfolk, Sheringham, Lo 02.052b, 26.6.2002 (2/12); Wales, Môn, Niwbwrch, Lo 02.122d, 21.7.2002 (11/12); Schottland, Berwickshire, Lamberton, Lo 02.055, 29.6.2002 (6/0); Deutschland, Unterfranken, Amorbach, Lo 91.125, 7.7.1991 (4/12); leg. RL.

D. amblyoloba: Georgien, Kartli, Choporta, Lo 06.223a, 6.7.2006 (4/12), leg. MA, RL, MM; Kartli, Sedaseni, Lo 01.266, 29.6.2001 (2/9), leg. MA, BL, RL; Gare-Kacheti, Gombori-Sioni, Lo 03.260, 20.7.2003, leg. MA, RL, MM; Kacheti, Telawi, Lo 06.194, 17.6.2006 (1/6); Buscheti, Lo 06.191, 16.6.2006 (1/3); Cherami, Lo 06.197, 18.6.2006 (1/5), leg. GB, RL.

D. urvilleana: Georgien, Kleiner Kaukasus: Kartli, Tsikhisjvari, Lo 96.320, 19.6.1996, (10/12), leg MA, SK, RL, MM; Kochta Mta, Lo01.271, 2.7.2001 (8/12), leg. BL, RL; Trialeti, Orbeti, Lo96.342, 22.6.1996 (4/24), leg. MA, SK, RL, MM; Trialeti, Bedeni Plateau, Lo 01.268, 30.6.2001 (6/12), leg. MK, RL; W-Georgien: Rikotipaß, Lo 04.118, 28.5.2004 (4/12); Ratscha, Nikorzmindia, 31.5.2004 (2/12); Imereti, Nakerala, Lo 04.129 (2/0) , leg. MA, RL, MM; Großer Kaukasus: Mtiuleti, Gudauri, Lo 06.231, 7.7.2006 (8/12), leg. MA, RL, MM; E-Georgien: Gare Kacheti, SW Gombori-Paß, Lo 04.133c, 2.6.2004, leg. RB, RL; Kacheti, NE Gombori-Paß, Lo 04.132d, 2.6.2004 (9/12), leg. RB, RL. Türkei: Rize, Sivrikaya, Lo 06.222, 2.7.2006 (12/12); Artvin, Hatila, Lo 06.205b, 26.6.2006 (12/24), leg. MA, RL, MM.

D. saccifera: Griechenland: Florina, Florina, Lo 89379, 10.7.1989 (5/12), leg. KL, RL; Pe Ilis, Orma, Lo 89.394, 15.7.1989 (5/12), Leg. RL, NS; Larissa, Olymp, Lo 89.429 (0/12), leg. RL; Italien: Kalabrien, Pollino, Coppa Dragone (CS), Lo 87.309, 8.7.1987 (6/12), leg. KL, RL.

Tabelle 2b: Meßwerte von *Dactylorhiza armeniaca* im Vergleich zu *D. euxina* [Mittelwerte MW, Standardabweichung s, Anzahl n, Maße: mm].

Taxon	<i>D. euxina</i>			<i>D. euxina</i>			<i>D. armeniaca</i>			<i>D. armeniaca</i>		
Herkunft	NE-Türkei			Georgien			NE-Türkei ¹			Georgien		
Merkm.\. Krit.	MW	s	n	MW	s	n	MW	s	n	MW	s	n
Pflanz Höhe	251,2	91,6	17	221,5	66,4	47	610,0	221,3	6	429,3	133,0	13
Scheid.blätt.n	1,1	0,2	17	1,3	0,5	47	1,7	0,6	3	1,7	0,5	13
LB/Stglblätt.n	4,2	1,5	17	5,0	1,2	47	6,3	1,2	3	5,5	1,1	13
1.LB ges Län	80,6	27,1	14	72,6	23,3	43	195,7	93,8	3	147,8	38,7	13
1.LB Spreit L	60,0	16,7	14	49,6	17,8	47	114,3	51,6	3	89,6	28,4	13
1.LB Breite	20,3	7,5	14	19,9	7,9	47	31,7	14,5	3	25,5	9,3	13
2.LB ges L	80,6	27,3	17	85,3	21,3	43	246,7	105,6	3	159,2	31,8	13
2.LB Scheid L	10,7	9,6	17	19,7	13,1	42	80,7	39,6	3	37,4	14,2	13
2.LB Spreit L	69,9	21,9	17	66,0	16,9	47	123,9	37,0	14	121,8	26,1	13
2.LB. Breite	21,1	7,6	17	22,1	8,9	47	28,0	13,9	14	30,2	12,3	13
2.LB mxB-Ba	34,4	11,8	17	29,5	8,1	47	45,6	30,8	12	47,4	16,1	13
3. LB ges L	76,4	27,8	8	78,3	22,9	41	235,0	99,9	3	142,8	32,1	13
3. LB Spreit L	70,9	20,8	8	70,5	16,4	45	156,3	123,9	3	122,7	26,0	13
3. LB Breite	20,0	9,5	8	19,9	9,0	45	73,0	30,8	3	28,8	12,7	13
4. LB ges L	72,0	22,6	3	72,5	23,3	27	206,7	102,1	3	116,5	36,5	12
4. LB Spreit L	69,0	25,7	3	67,1	18,4	28	175,7	81,5	3	106,4	29,4	12
4. LB Breite	18,0	11,1	3	17,9	8,1	28	39,0	21,9	3	24,7	12,3	12
Größt LB n	1,8	0,4	17	2,2	0,6	46	2,7	0,6	3	2,5	0,5	13
ob LB Länge	45,4	10,9	14	43,9	13,4	47	75,3	0,6	3	67,0	22,6	13
ob LB Breite	9,8	3,7	14	7,9	3,5	47	13,7	1,5	3	13,7	6,5	13
Intern.ob.B-BI	36,6	10,4	17	26,1	10,0	47	70,0	6,2	3	67,6	30,3	13
Stg.Ø unten	5,3	1,3	14	5,8	2,5	47	12,2	3,3	3	8,6	2,3	13
Stg.Ø oben	3,7	0,8	14	3,7	1,8	47	8,7	1,5	3	6,4	1,9	13
Blüt.std L	63,9	21,5	14	58,1	20,0	47	165,7	73,5	3	97,9	38,9	13
Blüt.std B	25,9	2,9	14	30,4	6,5	47	34,3	6,4	3	31,4	8,3	13
Blütenzahl	16,6	8,6	14	21,3	12,3	47	39,0	15,1	3	26,7	14,1	13
Blstd BI 1-5 L	20,6	3,6	14	14,6	3,3	47	27,7	12,1	3	21,5	6,8	13
Petalen L	8,5	1,1	25	9,1	1,3	81	8,9	0,7	12	7,9	0,7	14
Petalen B	3,5	0,5	25	3,6	0,5	81	3,2	0,3	12	3,1	0,4	14
Äuß Sepal L	10,9	1,2	25	11,3	1,4	81	11,0	1,2	12	10,0	0,9	14
Äuß Sepal B	4,3	1,0	25	4,3	0,5	81	4,2	0,5	12	3,9	0,4	14
Inn Sepal L	9,5	1,3	25	10,0	1,5	81	10,2	1,2	12	8,8	0,9	14
Inn Sepal B	3,9	0,4	25	4,1	0,4	81	4,2	0,5	10	4,0	0,5	14
Lippen L	9,6	1,1	30	9,8	1,5	81	9,5	1,0	13	8,4	1,2	21
Lippen B	12,9	1,5	30	12,2	1,8	81	12,2	1,9	13	11,8	1,5	21
LipSeitLap L	8,4	1,2	30	8,6	1,1	81	7,6	1,1	13	8,0	1,5	21
LipMitLap L	2,4	0,8	30	2,4	1,0	81	2,7	0,6	13	1,7	0,7	21
LipMitLap B	3,6	1,0	30	2,8	0,8	81	3,4	0,9	11	2,8	0,6	21

Sporn L	10,3	1,3	30	11,2	1,5	81	10,6	0,9	13	10,7	1,2	21
Sporn B flach	4,4	0,5	30	4,7	0,7	81	3,9	0,5	13	4,2	0,5	21
2.Brakteam L	27,4	7,3	27	27,6	6,1	82	31,2	8,3	13	29,0	5,8	17
2.Brakt B	6,5	1,4	27	6,7	1,5	82	6,7	1,1	13	6,6	0,9	17
Ovarium L	12,7	1,3	25	13,0	1,8	81	15,0	1,3	12	14,1	1,1	21
Ovarium B	3,6	0,6	25	3,6	0,9	81	3,7	0,4	10	4,1	0,7	21
Gynostem H	5,1	0,7	25	5,5	0,6	81	5,4	0,2	10	5,1	0,5	21

D. armeniaca: Georgien, Chewi, Stepantsminda, Lo 06.228a, 7.7.2006 (8/12); Dariali, Lo 06.227, 7.7.2006 (5/9), leg. MA, RL, MM; Türkei: Ardahan, Şavşat (terra typica), Lo 06.201, 25.6.2006 (3/10), leg MA, RL, MM, ¹ incl. Meßwerte aus HEDRÉN 2001).

D. euxina: Georgien, Chewi, Stepantsminda, Lo 96.298, 10.6.1996 (9/12), leg. MA, SK, RL; Chewi, Gergeti, Lo 96.305a, 13.6.1996 (7/12), leg. MA, SK, RL; Chewi, Sno, Lo 96.301, 12.6.1996 (12/12), leg. MA, SK, RL; Chewi, Kreuzpaß, Lo 06225b, 6.7.2006 (7/9), leg. MA, RL, MM; Guria, Bachmaro, Lo 04.127, 30.5.2004 (4/12), leg. MA, RL, MM; Kartli, Tskhratskaro, Lo 96.321, 20.6.1996 (0/12), leg. MA, SK, RL, MM, Lo 01.274, 3.7.2001 (7/12), leg. MA, BL, RL; .
Türkei: Rize, Uzurgöl, Lo 06.218a, 1.7.2006 (11/12), leg MA, RL, MM; Bayburt, Soğanlı Geçidi, Lo 06.217, 1.7.2006 (6/2), leg MA, RL, MM; Bayburt, Salmankas Geçidi, Lo 06.214, 30.6.2006 (0/12), leg MA, RL, MM; Gümüşhane, Kostandag Geçidi, Lo 06.216, 30.6.2006 (0/4), leg MA, RL, MM.

Tabelle 3b: Meßwerte von *Dactylorhiza incarnata* subsp. *jugicrucis* im Vergleich zu *D. incarnata* subsp. *incarnata* und *D. umbrosa* [Mittelwerte MW, Standardabweichung s, Anzahl n, Maße: mm].

Taxon	<i>D incarn incarnata</i>			<i>D incarn jugicrucis</i>			<i>D. umbrosa</i>			<i>D. umbrosa</i>		
Herkunft	Europa			Georgien			Georgien			Türkei		
Merkm.\ Krit.	MW	s	n	MW	s	n	MW	s	n	MW	s	n
Pflanz Höhe	421,0	162,7	196	262,8	74,2	37	236,4	60,2	7	342,9	112,2	30
Scheid.blätt.n	1,1	0,4	44	1,4	0,5	20	1,1	0,4	7	1,5	0,6	30
LB/Stgblätt.n	5,0	1,0	70	6,0	1,1	25	4,6	0,8	7	5,4	1,1	30
1.LB ges Län	133,4	52,9	16	93,2	33,3	18	86,0	20,3	7	97,3	28,3	26
1.LB Spreit L	76,8	39,7	70	57,6	21,5	23	61,4	17,5	7	63,5	23,4	26
1.LB Breite	15,4	5,7	70	24,4	6,3	23	24,0	6,1	7	21,1	7,1	26
2.LB ges L	187,4	64,0	16	113,4	25,2	20	93,4	28,0	7	116,9	24,1	30
2.LB Scheid L	46,9	20,3	16	26,0	11,3	20	13,9	9,1	7	18,9	7,6	30
2.LB Spreit L	137,5	45,9	82	84,1	19,0	25	79,6	19,7	7	98,0	21,2	30
2.LB. Breite	20,7	6,4	82	29,5	10,2	25	27,4	7,3	7	26,3	9,9	30
2.LB mxB-Ba	51,0	25,1	42	36,6	9,7	20	31,6	5,6	7	44,8	12,8	30
3. LB ges L	182,6	76,9	16	106,6	28,6	17	99,2	25,5	6	107,1	23,8	24
3. LB Spreit L	134,4	44,5	54	95,3	21,5	22	87,8	20,5	6	98,7	20,8	24
3. LB Breite	19,8	6,2	54	28,6	10,8	22	25,3	8,6	6	24,9	9,0	24
4. LB ges L	171,4	71,2	11	106,2	25,7	15	82,6	19,8	5	88,8	21,1	19
4. LB Spreit L	126,9	49,6	26	96,0	18,9	20	80,8	20,1	5	82,1	24,7	19
4. LB Breite	18,0	7,5	26	26,9	10,9	20	21,8	4,0	5	20,0	7,0	19
Größt LB n	2,4	0,5	39	2,6	0,8	20	2,1	0,7	7	2,5	0,5	24
ob LB Länge	73,2	35,7	66	55,0	12,9	25	48,9	11,3	7	57,0	21,4	30
ob LB Breite	14,3	26,4	66	8,5	2,5	25	11,6	5,4	7	12,4	8,3	30
Intern.ob.B-BI	43,1	22,0	45	39,6	11,8	25	36,9	10,4	7	50,0	24,1	24
Stg.Ø unten	6,9	2,0	49	7,7	2,2	25	6,6	1,1	7	7,3	2,0	24
Stg.Ø oben	4,4	1,2	36	6,0	2,2	25	5,1	0,9	7	4,9	1,5	24

Blüt.std L	79,7	33,4	171	86,2	26,8	37	70,6	13,8	7	94,0	40,8	30
Blüt.std B	30,2	4,6	107	29,8	5,6	37	27,0	2,9	7	29,0	6,3	29
Blütenzahl	26,5	10,7	111	33,7	17,0	25	24,9	9,0	7	26,6	13,0	30
Blstd Bl 1-5 L	19,3	7,1	23	16,4	4,3	25	15,4	1,0	7	26,5	6,7	26
Petalen L	6,8	0,5	108	7,1	0,7	43	7,8	0,7	12	8,2	1,2	36
Petalen B	2,9	0,5	108	3,2	0,3	43	3,3	0,4	12	2,9	0,6	36
Äuß Sepal L	8,0	0,7	108	8,9	1,1	43	9,5	0,8	12	10,2	1,3	36
Äuß Sepal B	3,2	0,4	108	3,7	0,3	43	4,2	0,3	12	3,7	0,5	36
Inn Sepal L	6,8	0,7	108	7,5	0,8	43	7,6	1,6	12	8,8	1,1	36
Inn Sepal B	3,0	0,3	108	3,5	0,3	43	4,0	0,3	12	3,6	0,4	36
Lippen L	6,9	0,7	108	7,2	0,9	43	8,0	0,7	12	9,2	1,2	36
Lippen B	7,9	1,0	106	8,9	1,1	43	10,3	1,0	12	10,0	1,5	36
LipSeitLap L	5,8	0,7	106	6,4	0,7	43	7,8	0,7	12	7,7	1,0	36
LipMitLap L	1,3	0,6	106	1,2	0,5	43	0,9	0,4	12	1,6	0,6	36
LipMitLap B	2,3	0,6	106	2,5	0,7	43	2,8	0,3	12	3,1	0,8	36
Sporn L	8,8	1,3	106	9,4	0,9	44	12,1	1,4	12	10,1	1,5	36
Sporn B flach	3,8	0,5	108	3,7	0,8	44	4,4	0,3	12	3,9	0,6	36
2.Brakteum L	26,9	4,7	107	25,2	8,0	43	27,9	4,1	12	25,2	7,0	36
2.Brakt B	5,6	1,1	107	6,0	1,4	43	7,1	0,7	12	6,4	1,8	36
Ovarium L	13,7	1,5	108	13,2	2,1	44	12,8	1,4	12	13,9	2,1	36
Ovarium B	3,7	0,6	108	4,2	0,8	44	4,3	0,4	12	3,4	0,6	36
Gynostem H	4,7	1,3	108	5,0	0,6	44	5,1	0,6	12	5,0	0,4	36

D. incarnata subsp. *incarnata*: Katalonien, Meranges, Lo 03.210b, 13.6.2003 (5/12); Norditalien, Reggio Emilia, Lago Calamone Lo 92.581, 6.7.1992; Lo 00.198, 13.6.2000 (8/12); Südtirol, Castelfeder, Lo 00.132; 24.5.2000, Lo 01.219, 30.5.2001 (92/24), Unterinn, Lo 00.140, 26.5.2000, (6/0), Raas, Lo 01.234, 4.6.2001 (12/12), Unterfennberg, Lo 00.136c, 25.5.2000, Lo 01.211, 27.5.2001 (39/12); Deutschland, Baden-Württemberg, Kißlegg, Lo 94.495, 18.6.1994 (0/12), Kroatien, Istrien, Motovun, Lo 00.126, 21.5.2000 (1/12); leg. RL.

D. incarnata subsp. *jugicrucis*: Georgien, Mtiuleti, Gudauri Lo 03.262c, 21.7.2003; Lo 06.224a, 6.7.2006, (32/23); Chewi, Kreuzpaß Lo 03.263, 21.7.2003 Lo 06.225a, 6.7.2006, (5/20), leg. MA, RL, MM.

D. incarnata subsp. *baumgartneriana* (Meßwerte in Tab. 3a): Azerbaijan, Sheki, Köndelen, Fo 00.097, Fo 00.098, 25.7.2003 (7/7); Aydinbulaq, Fo 00.107, 27.4.2000 (0/5), leg. BB, HB, RL, RP.

D. umbrosa: Georgien, Chewi, Baidara, Lo 06.225d, 6.7.2006 (7/12), leg. MA, RL, MM; Türkei, Erzurum, Kop Geçidi, Lo 06.212a, Lo 06.212b, 29.6.2006 (18/24), leg. MA, RL, MM; Artvin, Demirkent, Lo 06.208a, 27.6.2006 (12/12), leg. MA, RL, MM.

Tabelle 4: Meßwerte von *Dactylorhiza urvilleana* aus vier Großregionen Georgiens [Mittelwerte MW, Standardabweichung s, Anzahl n, Maße: mm].

Taxon	<i>D. urvilleana</i>											
Herkunft	Kleiner Kaukasus			W-Georgien			N-Georgien			NE-Georgien		
Merkm.\ Krit.	MW	s	n	MW	s	n	MW	s	n	MW	s	n
Pflanz Höhe	346,1	113,3	28	381,0	105,6	8	312,0	55,6	8	290,6	109,2	12
Scheid.blätt.n	1,4	0,5	28	1,3	0,7	8	1,5	0,5	8	1,4	0,5	12
LB/Stgblätt.n	6,0	1,5	28	5,8	1,2	8	5,3	0,7	8	5,7	1,7	12
1.LB ges Län	114,5	47,6	24	95,3	35,3	8	96,4	16,8	8	102,7	21,7	7
1.LB Spreit L	76,8	31,9	26	64,6	28,9	8	68,0	15,7	8	75,1	13,0	7
1.LB Breite	23,0	8,8	26	17,4	8,5	8	30,0	4,2	8	25,8	8,9	7
2.LB ges L	132,4	43,6	28	129,6	33,9	8	105,0	15,3	8	106,4	22,3	12
2.LB Scheid L	26,2	15,9	28	22,8	9,1	8	15,5	4,4	8	17,5	8,9	12
2.LB Spreit L	106,2	31,8	28	105,6	25,6	8	89,5	13,9	8	88,5	15,2	12
2.LB. Breite	24,9	9,2	28	21,9	5,9	8	29,6	3,2	8	21,0	9,7	12
2.LB mxB-Ba	46,8	16,1	28	50,5	13,7	8	34,4	5,2	8	35,8	9,1	12
3. LB ges L	126,2	43,4	25	119,0	39,3	8	91,4	9,9	8	114,9	19,7	7
3. LB Spreit L	109,8	33,7	27	108,1	31,3	8	84,6	10,5	8	103,0	14,7	7
3. LB Breite	21,5	10,2	27	18,6	8,0	8	23,5	3,2	8	21,1	7,0	7
4. LB ges L	116,9	45,2	22	106,8	31,3	6	75,9	10,4	7	98,1	21,7	7
4. LB Spreit L	110,1	41,3	23	99,3	30,8	6	75,3	10,2	7	94,0	20,2	7
4. LB Breite	16,8	9,7	23	15,6	7,2	6	16,3	4,3	7	18,6	7,1	7
Größt LB n	2,3	0,5	28	2,4	0,5	8	2,0	0,0	8	2,0	0,6	12
ob LB Länge	60,0	18,9	28	54,8	19,8	8	56,5	8,7	8	48,5	14,0	12
ob LB Breite	6,9	3,3	28	6,0	2,7	8	9,3	3,7	8	4,9	1,7	12
Intern.ob.B-BI	47,1	18,9	28	58,4	20,7	8	46,4	17,5	8	38,8	23,0	12
Stg.Ø unten	6,4	1,9	28	6,0	1,8	8	6,6	1,0	8	5,5	1,9	12
Stg.Ø oben	3,4	1,2	28	2,7	0,7	8	4,5	0,9	8	2,9	0,8	12
Blüt.std L	80,9	27,8	28	72,5	16,0	8	100,9	29,9	8	76,9	32,2	12
Blüt.std B	37,6	6,5	28	35,6	5,0	8	31,6	3,9	8	32,0	6,8	12
Blütenzahl	29,2	13,9	28	27,5	11,8	8	30,4	11,2	8	23,7	10,6	12
Blstd BI 1-5 L	18,7	4,2	27	19,4	4,0	8	23,4	3,3	8	20,9	5,5	12
Petalen L	9,6	1,2	48	9,5	1,1	24	8,7	1,1	12	9,3	1,0	28
Petalen B	3,8	0,4	48	3,3	0,6	24	3,8	0,6	12	3,8	0,4	28
Äuß Sepal L	12,3	1,5	48	12,6	1,5	24	11,3	1,8	12	12,1	1,4	28
Äuß Sepal B	4,3	0,4	48	4,2	0,5	24	4,1	0,6	12	4,5	0,5	28
Inn Sepal L	10,7	1,6	48	10,8	1,3	24	9,7	1,4	12	10,5	1,4	28
Inn Sepal B	4,0	0,5	48	3,9	0,3	24	3,9	0,5	12	4,1	0,5	28
Lippen L	11,0	1,4	60	10,6	1,1	24	10,5	1,2	12	12,0	2,4	28
Lippen B	13,4	2,1	60	12,7	2,0	24	13,0	1,7	12	13,7	2,0	28
LipSeitLap L	9,6	1,4	60	8,8	1,1	24	9,2	0,9	12	9,0	1,0	28
LipMitLap L	3,3	1,3	60	3,8	1,2	24	3,5	0,9	12	3,5	1,2	28
LipMitLap B	3,1	0,6	60	2,8	0,7	24	3,5	0,7	12	3,4	0,7	28

Sporn L	14,1	1,3	60	13,5	1,5	24	13,7	1,6	12	14,9	1,7	28
Sporn B flach	4,1	0,6	60	4,0	0,6	24	3,9	0,5	12	4,1	0,5	28
2.Brakteam L	28,7	6,4	48	29,8	7,4	24	29,3	8,5	12	29,8	9,5	28
2.Brakt B	5,4	1,0	48	5,4	0,8	24	5,6	1,6	12	5,7	1,9	28
Ovarium L	13,5	1,7	48	13,8	1,9	24	13,7	1,7	12	14,4	1,6	28
Ovarium B	3,4	0,5	48	3,0	0,5	24	3,5	0,5	12	3,3	0,6	28
Gynostem H	5,3	0,6	48	5,3	0,5	24	5,2	0,6	12	5,5	0,6	28

Details zur Herkunft der vermessenen Pflanzen siehe Tabelle 1b.

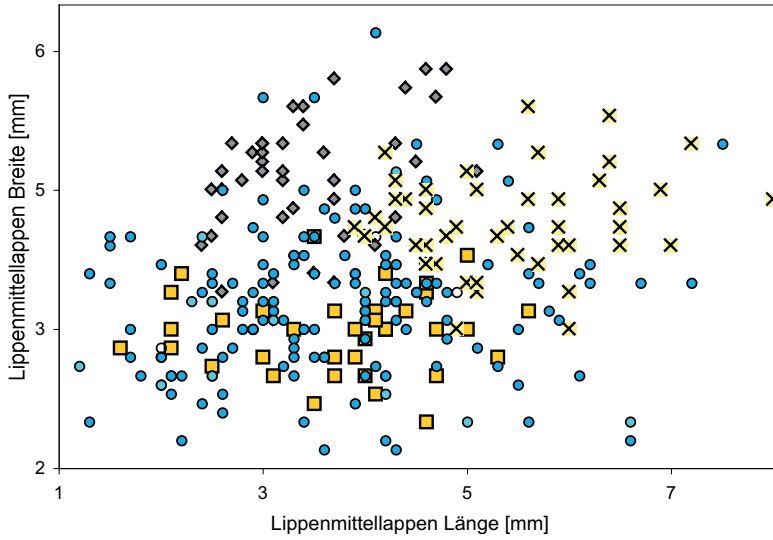
Tabelle 5: Meßwerte von vier Gruppen von *Dactylorhiza euxina* × *D. urvilleana* aus Georgien [Mittelwerte MW, Standardabweichung s, Anzahl n, Maße: mm].

Taxon	<i>D. euxina</i> × <i>urvilleana</i>									
Herkunft	Kleiner Kaukasus, Kartli				Großer Kaukasus, Mtiuleti					
	Zkhratskaro		Kochta Mta		Gudauri E Mon.			Gudauri		
Anzahl [n] Pflanze/Blüte	1 / 10		4 / 6		4 / 12		4 / 10		2 / 12	
Merkm. [mm]	MW	s	MW	s	MW	s	MW	s	MW	s
Pflanz Höhe	370,0		254,8	29,1	313,5	90,0	413,5	121,5	340,0	28,3
Scheid.blätt.n	1,0		1,0	0,0	1,0	0,0	1,8	0,5	1,5	0,7
LB/Stglätt.n	6,0		6,3	1,3	5,5	1,7	6,0	1,4	6,0	0,0
1.LB ges Län	90,0		64,3	13,0	109,3	16,8	126,5	28,8	135,0	7,1
1.LB Spreit L	62,0		35,5	12,8	71,5	21,2	78,8	29,2	104,0	1,4
1.LB Breite	23,5		14,1	2,2	20,0	2,2	26,8	12,9	37,0	4,2
2.LB ges L	97,0		92,8	18,1	114,3	9,6	143,3	7,4	126,0	19,8
2.LB Scheid L	20,0		28,0	6,2	19,8	8,1	34,0	6,7	12,0	5,7
2.LB Spreit L	77,0		64,8	12,3	94,5	10,1	109,3	10,2	114,0	14,1
2.LB. Breite	27,0		19,8	2,5	24,3	5,1	30,0	8,4	33,5	0,7
2.LB mxB-Ba	44,0		27,8	3,1	48,3	11,3	42,0	2,4	29,5	16,3
3. LB ges L	87,0		88,8	18,8	95,0	12,3	138,8	2,2	116,5	26,2
3. LB Spreit L	87,0		73,8	14,4	85,3	8,4	116,8	2,1	109,5	16,3
3. LB Breite	23,0		19,8	1,3	18,4	5,2	26,1	5,4	26,5	3,5
4. LB ges L	48,0		81,8	15,5	77,3	17,8	116,3	8,8	93,0	29,7
4. LB Spreit L	48,0		73,3	15,1	74,0	14,9	112,0	12,6	89,0	24,0
4. LB Breite	8,0		15,8	1,5	13,8	8,0	23,0	4,2	21,0	7,1
Größt LB n	2,0		2,8	0,5	1,8	0,5	2,3	0,5	1,5	0,7
ob LB Länge	38,0		50,0	3,6	47,8	6,4	67,8	6,4	70,0	25,5
ob LB Breite	6,0		6,8	1,7	5,4	1,7	9,8	1,7	8,9	1,3
Intern.ob.B-BI	36,0		31,5	10,7	35,0	17,0	66,8	16,2	52,5	14,8
Stg.Ø unten	4,0		5,3	1,3	4,6	0,8	8,1	2,0	8,2	1,2
Stg.Ø oben	2,3		3,2	0,6	2,6	0,8	5,3	1,5	6,1	1,3
Blüt.std L	56,0		73,8	4,3	79,0	40,9	118,0	42,9	104,0	28,3
Blüt.std B	31,0		31,8	2,9	34,5	4,5	35,3	4,6	29,5	0,7
Blütenzahl	28,0		26,3	2,2	29,3	20,5	31,8	9,6	26,0	2,8
Blstd BI 1-5 L	20,0		18,5	1,3	17,3	12,0	18,8	2,2	22,5	0,7

Petalen L	10,4	0,9	9,0	1,1	8,6	0,8	8,4	0,7	9,0	0,9
Petalen B	3,7	0,5	3,5	0,5	3,8	0,6	3,4	0,6	3,4	0,4
Äuß Sepal L	13,1	1,0	11,2	1,1	11,0	1,1	11,2	0,9	12,1	1,1
Äuß Sepal B	4,6	0,6	4,1	0,6	4,2	0,4	4,1	0,5	4,1	0,6
Inn Sepal L	11,1	1,0	9,3	1,2	9,6	0,9	9,7	0,7	9,9	1,2
Inn Sepal B	4,1	0,4	3,6	0,5	4,2	0,5	4,0	0,5	4,2	0,6
Lippen L	11,5	1,1	10,1	1,3	10,1	1,0	10,0	0,9	10,6	1,1
Lippen B	14,7	1,1	12,8	1,6	12,6	1,3	12,0	1,4	12,2	1,7
LipSeitLap L	10,4	1,4	9,1	1,2	9,1	1,0	8,2	0,8	8,5	0,8
LipMitLap L	3,4	0,9	2,5	0,7	2,3	1,5	2,7	1,1	2,8	1,0
LipMitLap B	4,5	1,0	2,8	0,5	3,0	1,0	3,4	0,5	3,0	0,7
Sporn L	13,7	1,5	11,2	0,6	12,7	1,2	13,0	0,9	12,2	1,8
Sporn B flach	5,2	0,4	4,6	0,5	4,4	0,5	3,8	0,7	4,5	0,6
2.Brakteum L	36,6	4,8	25,0	3,9	31,0	6,6	28,2	7,4	33,5	3,3
2.Brakt B	7,4	1,4	4,2	0,7	5,9	1,3	5,4	1,3	6,9	1,3
Ovarium L	15,7	1,7	12,6	0,8	14,6	1,3	14,1	1,6	14,4	1,4
Ovarium B	3,6	0,4	3,2	0,6	4,4	0,7	3,9	0,7	4,4	0,6
Gynostem H	6,1	0,4	5,0	0,4	5,0	0,4	5,3	0,7	5,2	0,6
<p><i>D. euxina</i> × <i>urvilleana</i>: Georgien, Kleiner Kaukasus: Kartli, Zkhratskaro, Lo 96.322, 20.6.1996 (1/10), leg. MA, SK, RL, MM; Kochta Mta, Lo 01.271d, 2.7.2001 (4/6), leg. BL, RL; Großer Kaukasus: Mtiuleti, Gudauri NE Monum., Lo 03.262a, 21.7.2003 (4/12); Gudauri E Monum., Lo 03.262c, 21.7.2003 (4/10); Lo 06.224, 6.7.2006 (2/12), leg. MA, RL, MM.</p>										

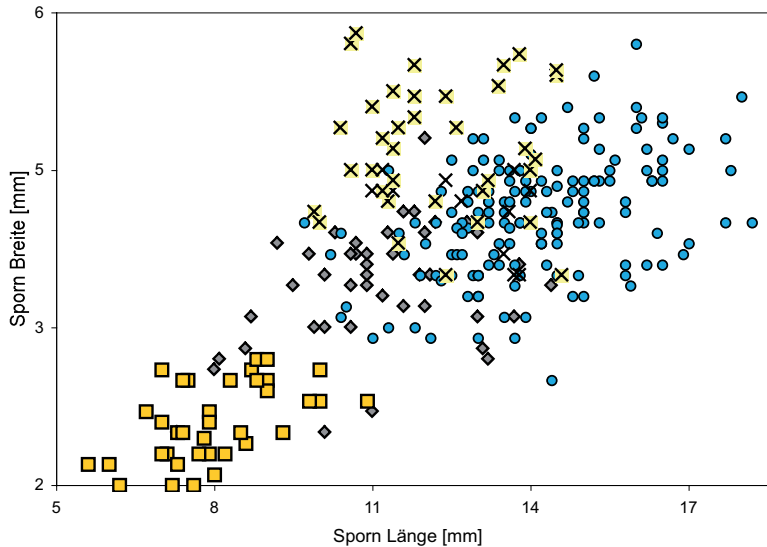
Diagr. 1: *Dact. amblyoloba*, *fuchsii*, *urvilleana*, *saccifera*

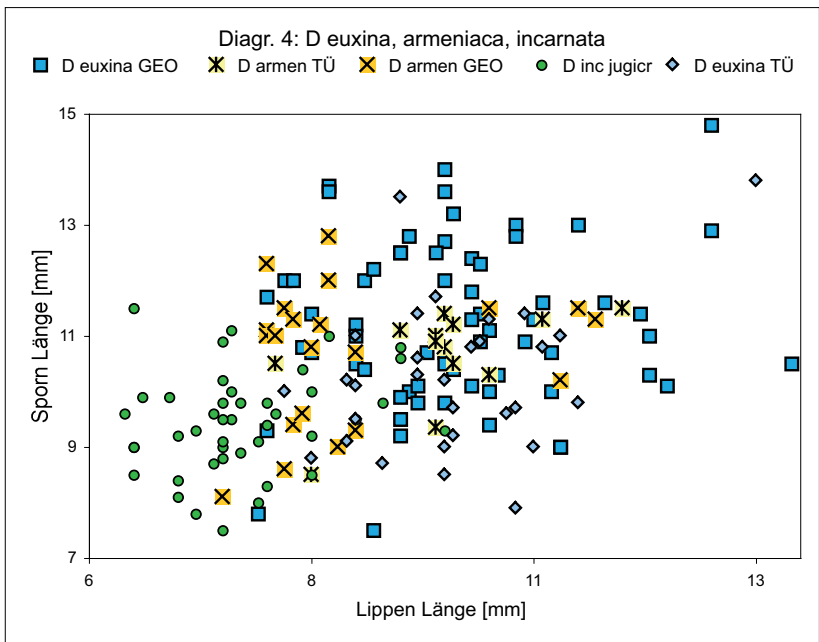
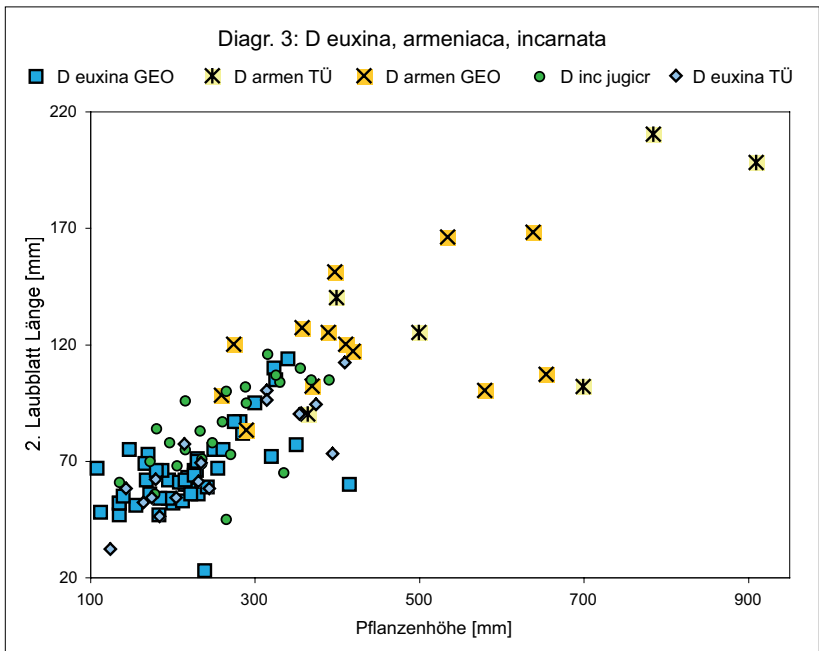
◆ *D amblyo* ■ *D fuchsii* ● *D urvill* ✕ *D saccif*



Diagr. 2: *Dact. amblyoloba*, *fuchsii*, *urvilleana*, *saccifera*

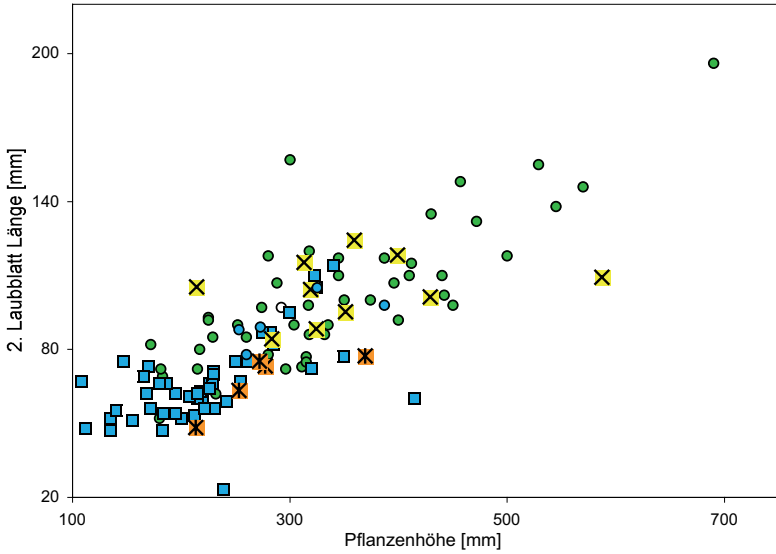
◆ *D amblyo* ■ *D fuchsii* ● *D urvill* ✕ *D saccif*





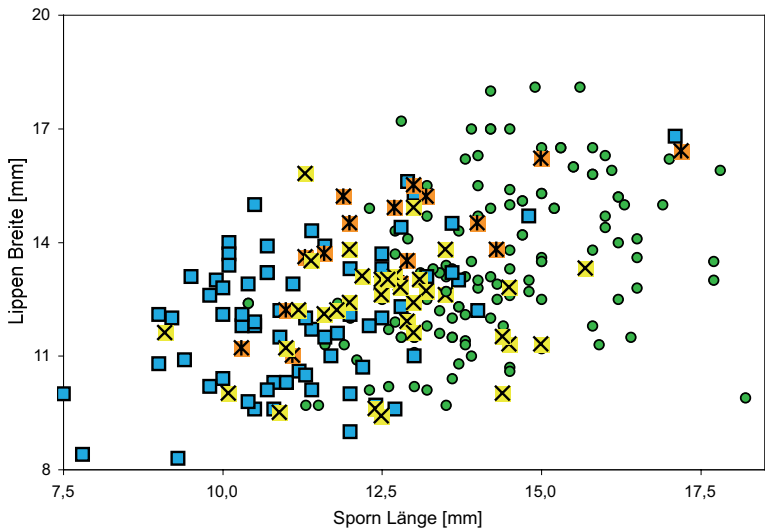
Diagr. 5: *Dact. euxina* x *urvilleana*

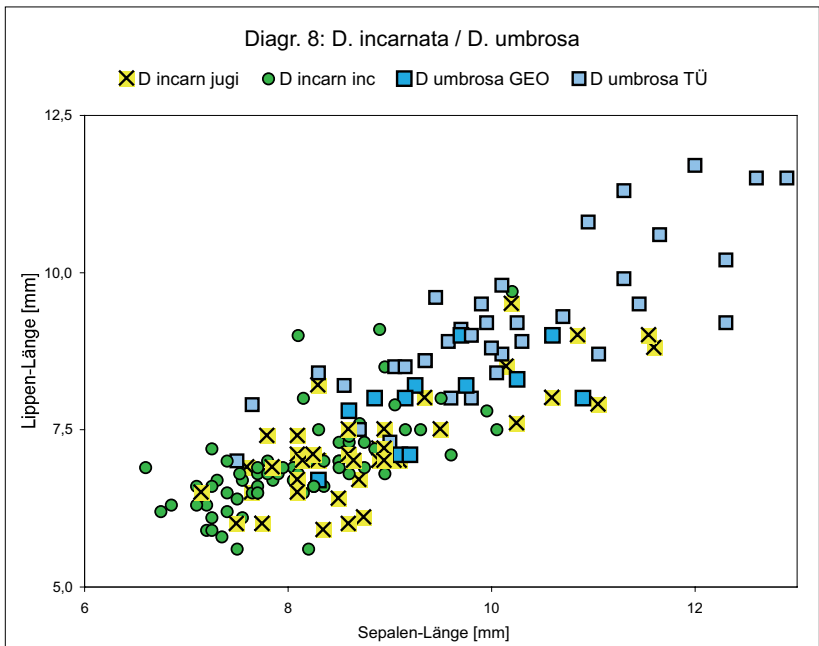
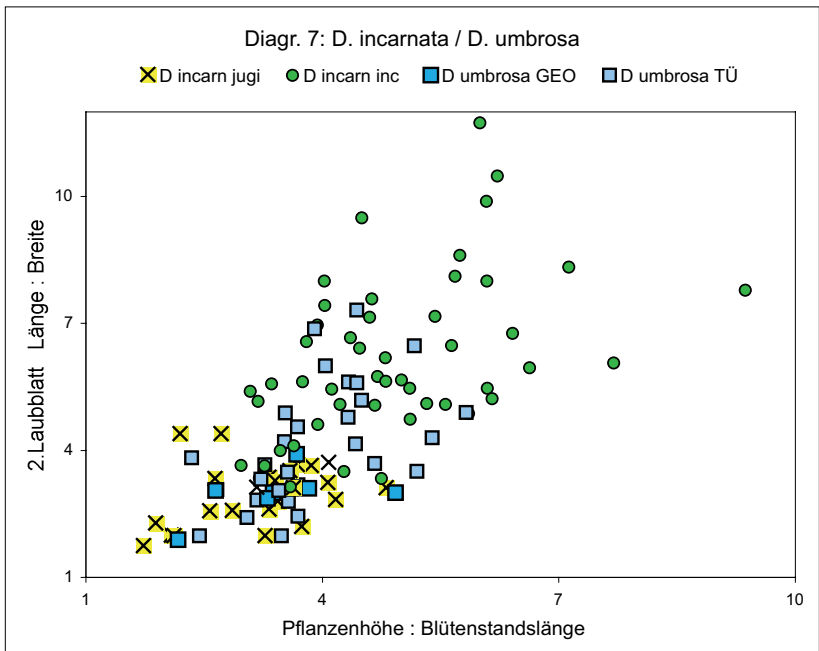
■ *D euxina* GEO ✕ *D euxina* x *urvill* KI Kauk ✕ *D euxina* x *urvill* Gr Kauk ● *D urvilleana* GEO



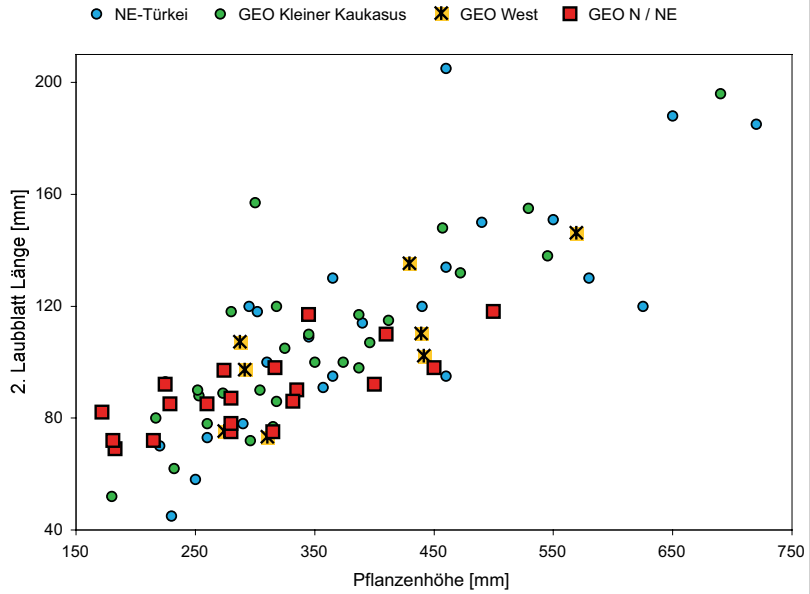
Diagr. 6: *Dact. euxina* x *urvilleana*

■ *D euxina* GEO ✕ *D euxina* x *urvill* KI Kauk ✕ *D euxina* x *urvill* Gr Kauk ● *D urvilleana* GEO





Diagr. 9: *Dact. urvilleana* Georgien / NE-Türkei



Diagr. 10: *Dact. urvilleana* Georgien / NE-Türkei

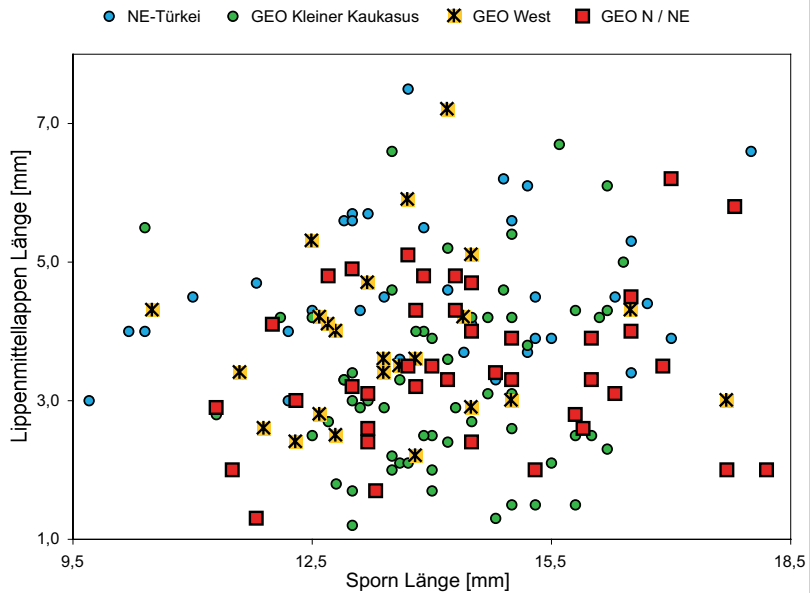




Abb. 3: *D. armeniaca*. Scheidenblatt (fig. 1), Laubblätter einer Pflanze (fig. 2-8) und unterste 2 Brakteen (fig. 9-10) auf mm-Papier. Deutlich sichtbar sind die langen Scheiden der unteren und mittleren Laubblätter. Georgien, Chewi, Stepantsminda, 7.7.2006, leg. AM., RL, MM (Lo 06.228a, fot. RL)



Abb. 4: *D. euxina*. Scheidenblatt (fig. 1), Laubblätter (fig. 2-4) und unterste Brakteen (fig. 5-6) einer Pflanze auf mm-Papier. Die Scheiden der Laubblätter sind sehr kurz. Türkei, Rize, Uzurgöl, 1890 m, 1.7.2006, leg. AM, RL, MM (Lo 06216, fot. RL).



Abb. 5: *D. incarnata* subsp. *jugicrucis*. Laubblätter einer Pflanze (7) und unterste 2 Brakteen auf mm-Papier. Fig. 1 von links das unterste, fig. 7 das oberste, fig. 8-9 Brakteen. Die Scheiden der unteren Laubblätter sind mittellang. Georgien, Mtiuleti, Gudauri, 6.7.2006, leg. AM, RL, MM (Lo 06.224a, fot. RL)



Abb. 6: *D. umbrosa*. Scheidenblatt (fig. 1) und Laubblätter einer Pflanze (fig. 2-6) und unterste 2 Brakteen (fig. 7-8) auf mm-Papier. Die Scheide des untersten Laubblattes ist lang, die anderen kurz. Türkei, Erzurum, Kop Geçidi, 29.6.2006, leg. AM, RL, MM (Lo 06.212b, fot. RL).



Abb. 7: *D. umbrosa*. Laubblätter einer Pflanze (fig. 1-5) und unterste 2 Brakteen (fig. 6-7) auf mm-Papier. Die Scheide des untersten Laubblattes ist lang, die anderen kurz. Georgien, Chewi, Baidara, 6.7.2006, leg. AM, RL, MM (Lo 06.225d, fot. RL).



Abb. 8: *D. armeniaca*. Untere Blüten von 10 Pflanzen. Georgien, Chewi, Stepantsminda, 7.7.2006, leg. AM, RL, MM (fot. RL).



Abb. 9: *D. incarnata* subsp. *jugicrucis*. Zweitunterste Blüte von 12 Pflanzen. Der zylindrisch-konische, schräg abwärts gerichtete Sporn ist wie bei *D. umbrosa* in der Mitte am breitesten. Georgien, Mtiuleti, Gudauri, 6.7.2006, leg. AM, RL, MM (Lo 06.224a, fot. RL).



Abb. 10a: *D. umbrosa*. Zweitunterste Blüte von 10 Pflanzen. Der zylindrisch-konische, leicht gebogen schräg abwärts gerichtete Sporn ist in der Mitte am breitesten. Georgien, Chewi, Baidara, 6.7.2006, leg. AM, RL, MM (Lo 06.225d, fot. RL).



Abb. 10b: *D. umbrosa*. Zweitunterste Blüte von 10 Pflanzen. Der mehr konische und zum Ende hin deutlich zugespitzte, bogig schräg abwärts gerichtete Sporn ist \pm vor der Mitte am breitesten. Türkei, Artvin, Demirkent, 27.6.2006, leg. AM, RL, MM (Lo 06.208c, fot. RL).



Abb. 11: *D. urvilleana*. Untere Blüten von 18 Pflanzen. Der lange Sporn ist ziemlich gerade, zylindrisch, zum Ende hin leicht konisch, am Ende etwas spitz bis stumpf. Georgien, Gare Kacheti, SW Gomboripaß, 1600 m, 17.6.2006, leg. GB, RL (Lo 06.195c, fot. RL).



Abb. 12: *D. amblyoloba*. Isotypus: Sakartwelo (Georgien), Kartli, Bakuriani, 1500 m; in Wäldern, 26. 7. 1925, leg. V. Kozlovsky, Nr. 8894 (TGM), det. NN.



Abb. 13: *D. incarnata* subsp. *jugicrucis*. Holotypus: Sakartwelo (Georgien), Mtiuleti, Gudauri, UTM 38T MN 50.54, 2250 m ü.d.M., 21.7.2003 (Lo 03.262c), leg. M. Akhalkatsi, R. LORENZ & M. Mosulisvili, n° Dincego 2a Nr. 6 (STU).



Abb. 14: *D. amblyoloba*, Blütenanalysen, Georgien. Fig. 1-3: Kartli, Sedaseni, 1025 m, 29.6.2001, Lo 01.266; fig. 4-6: Kartli, Choporta, 575 m, 6.7.2006, Lo 06.223a, leg. MA, RL, MM; fig. 7-9: Kacheti, Telawi, 1170 m, 17.6.2006, Lo 06.194; fig. 10-12: Kacheti, Buscheti, 870 m, 16.6.2006, Lo 06.191, leg. GB, RL.



Abb. 15: *D. armeniaca*, Blütenanalysen, Fig. 1-10: Türkei, Ardahan, Şavşat, 1590 m, 25.6.2006, Lo 06201b, leg. MA, RL, MM; fig. 10-12: Georgien, Chewi, Stepantsminda, 1750 m, 7.7.2006, Lo 06228a, leg. MA, RL, MM.



Abb. 16: *D. armeniaca*, Blütenanalysen, Fig. 1-21: Georgien, Chewi, Stepantsminda, 1750 m, 7.7.2006, Lo 06228a, leg. MA, RL, MM.

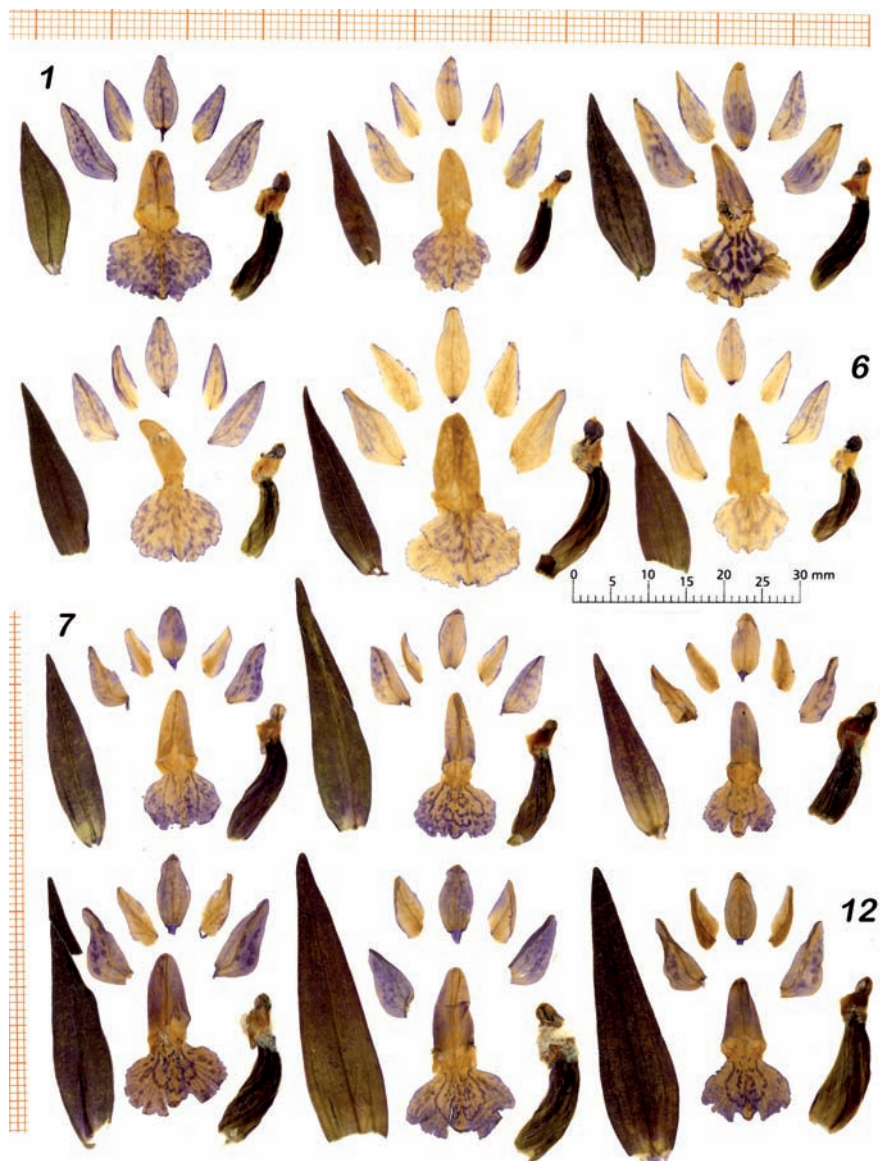


Abb. 17: *D. euxina*, Blütenanalysen, Georgien, Chewi. Fig. 1-6: Gergeti, 1950 m, 13.6.1996, Lo 96.305, leg. MA, SK, RL; fig. 7-12, Stepantsminda, Tergi-Ufer, 1730 m, 10.6.1996, Lo 96.298, leg. MA, SK, RL.



Abb. 18: *D. euxina*, Blütenanalysen, Georgien. Fig. 1-9: Kartli, Tskhratskaro, 2050 m, 20.6.1996, Lo 96321, leg. MA, SK, RL, MM; fig. 10-12: Guria, Bachmaro, 1950 m, 27.5.2004, Lo 04.127. leg. MA, RL, MM.



Abb. 19: *D. euxina* x *D. urvilleana*, Blütenanalysen, Georgien, Kartli. Fig 1-8: Halbweg von Bakuriani zum Tskhratskaro-Paß, 1980 m, 20.6.1996, Lo 96322, leg. MA, SK, RL, MM; fig. 9: Kochta Mta, 2080 m, 2.7.2001, Lo 01.271d, leg. BL, RL.



Abb. 20: *D. euxina* x *D. urvilleana* mit Einfluß von *D. armeniaca*, Blütenanalysen. Fig. 1-12: Georgien, Mtiuleti, Gudauri, 2250 m, 6.7.2006, Lo 06224a, leg. MA, RL, MM



Abb. 21: *D. incarnata* subsp. *jugicrucis*, Blütenanalysen. Fig. 1-12: Georgien, Mtiuleti, Gudauri, 2250 m, 6.7.2006, Lo 06224a, leg. MA, RL, MM.



Abb. 22: *D. incarnata* subsp. *jugicrucis*, Blütenanalysen, Georgien, Chewi, Kreuzpaß, 2360 m. Fig. 1-9: 6.7.2006, Lo 06225a; fig. 10-15: 21.7.2003, Lo 03.263. Leg. MA, RL, MM.

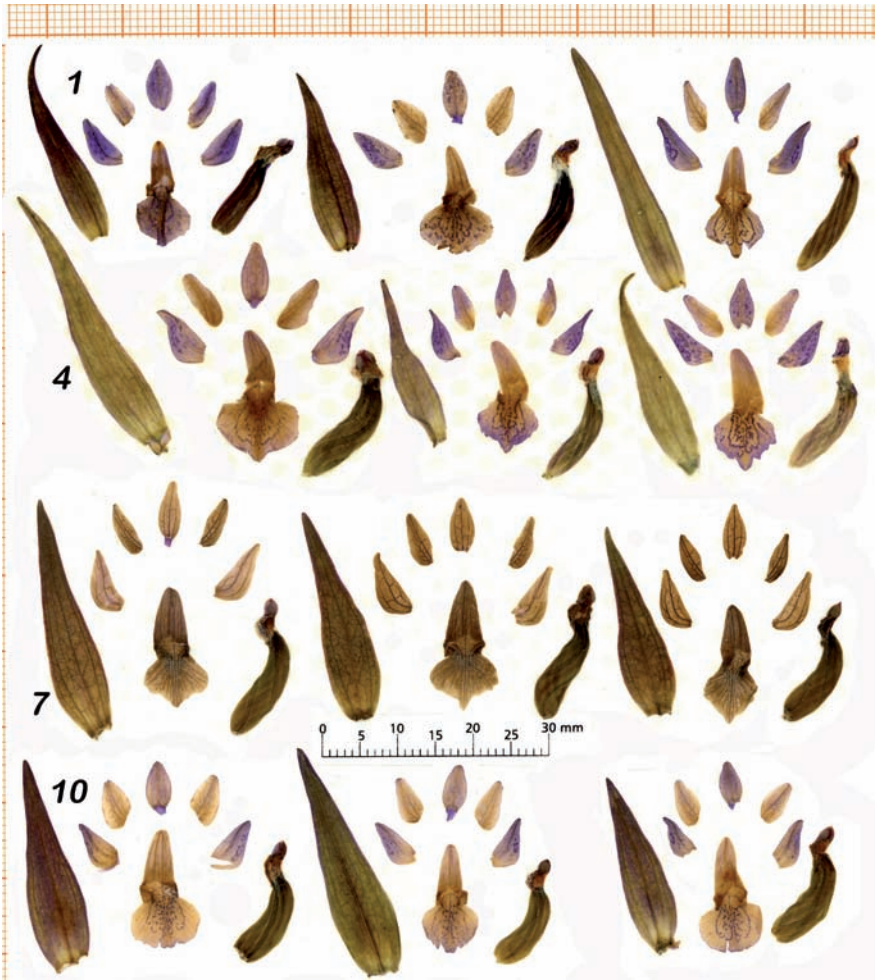


Abb. 23: *D. incarnata* subsp. *incarnata*, Blütenanalysen, Europa. Fig. 1-3: Baden-Württemberg, Kiflegg, 649 m, 18.6.1994, Lo 94.495; fig. 4-6: Südtirol, Castelfeder, 350 m, 30.5.2001, Lo 01.219; fig. 7-9: Katalonien, Meranges, 1430 m, 13.6.2003, Lo 03.210b; fig. 10-12: Emilia-Romagna, Lago Calamone, 1405 m, 6.7.1992, Lo 92.581. Leg. KL, RL.



Abb. 24: *D. umbrosa*, Blütenanalysen. Fig. 1-14: Georgien, Chewi, Baidara, 2240 m, 6.7.2006, Lo 06.225d, leg. MA, RL, MM.

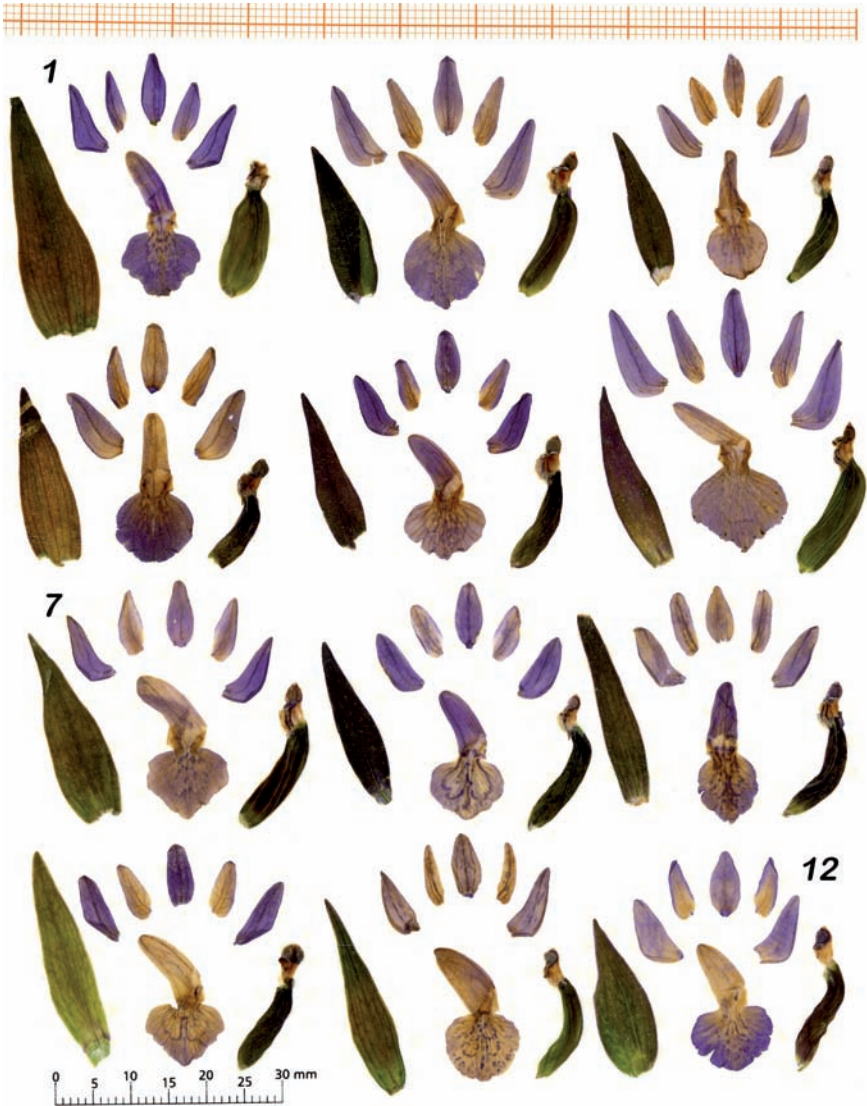


Abb. 25: *D. umbrosa*, Blütenanalysen, Türkei. Fig. 1-6: Artvin, Demirkent, 1880 m, 27.6.2006, Lo 06208c; fig. 7-12: Erzurum, Kop Geçidi, 2110 m, 29.6.2006, Lo 06.212. Leg. MA, RL, MM.

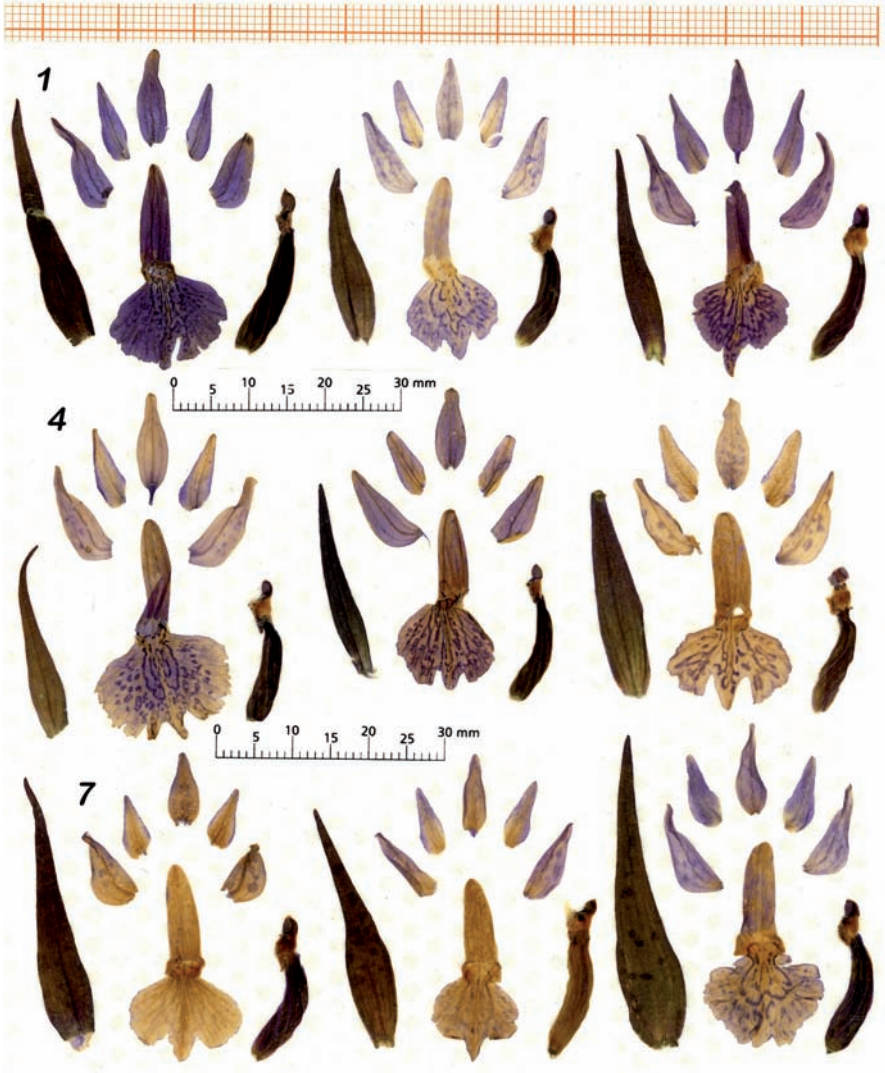


Abb. 26: *D. urvilleana*, Blütenanalysen, Georgien, Kleiner Kaukasus. Fig. 1-6: Trialeti, Bedeni-Plateau, 1670 m, 30.6.2001, Lo 01.268, leg. MK, RL; fig. 7-9: Kartli, Tsikhisjvari, 1690 m, 19.6.1996, Lo 96.320b, leg. MA, SK, RL, MM.



Abb. 27: *D. urvilleana*, Blütenanalysen, West-Georgien. Fig. 1-6: Kartli, Rikotipaß, 890 m, 28.5.2004, Lo 04.118; fig. 7-11: Ratscha, Nikorzmina, 1160 m, 31.5.2004, Lo 04130d. Leg. MA, RL, MM.

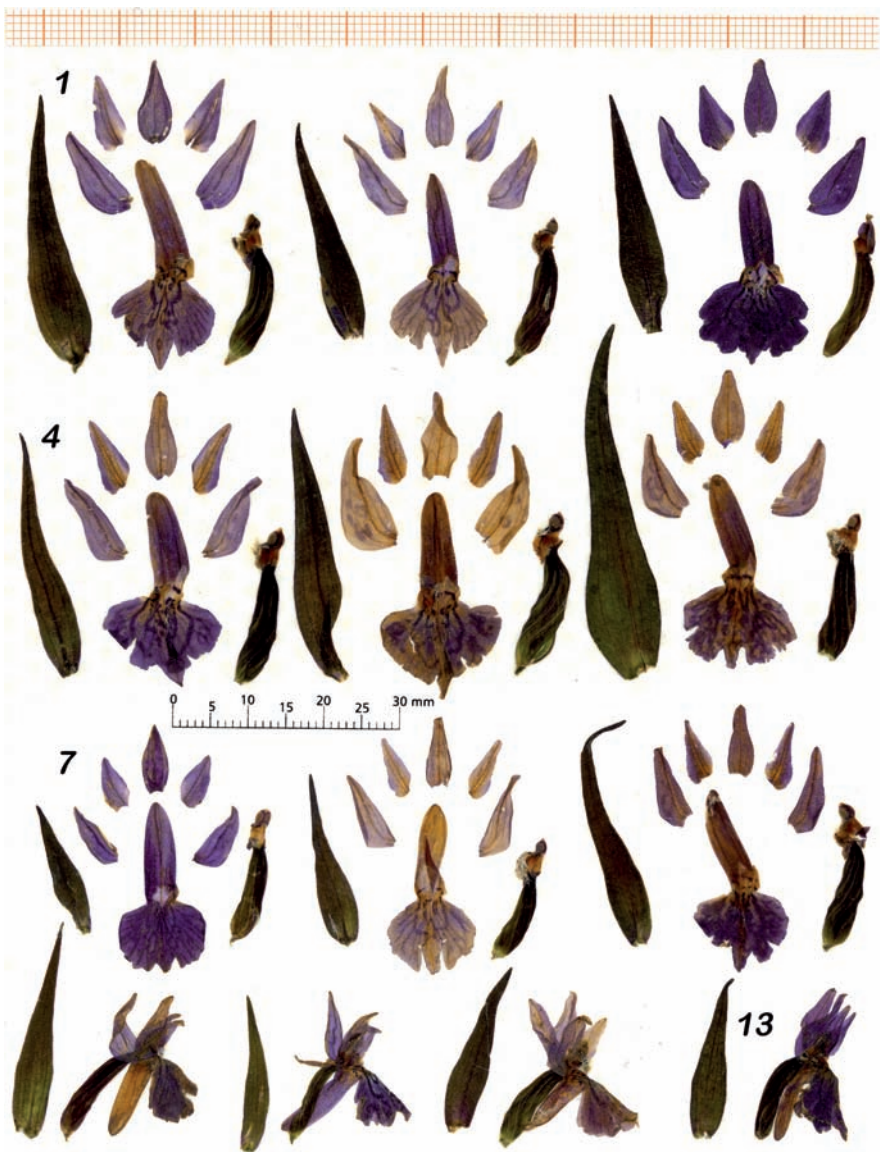


Abb. 28: *D. urvilleana*, Blütenanalysen, Georgien, Großer Kaukasus. Fig. 1-12: Mtiuleti, Gudauri, 2240 m, 7.7.2006, Lo 06.231, leg. AM, RL, MM.



Abb. 29: *D. urvilleana*, Blütenanalysen, Ost-Georgien. Fig. 1-6: Kacheti, NE Gomboripaß, 1500 m, 2.6.2004, Lo 04.132d, leg. RB, RL.; fig. 7-9: Gare Kacheti, SW Gomboripaß, 1600 m, 2.6.2004, Lo 04.133d, leg. RB, RL; fig. 10-16: id., 17.6.2006, leg. GB, RL.



Abb. 30: Fig. 1-8: *D. fuchsii* subsp. *fuchsii*, Blütenanalysen. Großbritannien, Wales, Môn, Niwbwrch, 15 m, Lo 02.122d, 21.7.2002; leg. KL, RL.

Fig. 9-11: *D. saccifera*, Blütenanalysen. N-Griechenland, Florina, 1110m, 10.7.1989, Lo 89379, leg. KL, RL.

Farbtafel 1

31	32
33	34

Abb. 31, 33: *D. amblyoloba*: Georgien, Kacheti, SW Telawi, 1170 m, 17.6.2006.

Die Pflanze ist 619 mm hoch, die schmalen, langen Blätter sind überhängend. Die Blütenlippe (Abb. 33, andere Pflanze) besitzt einen charakteristischen breiten, stumpfen Mittellappen (Lo 06.194, fot. RL).

Abb. 32: *D. amblyoloba*: Die Pflanze ist 390 mm hoch. Georgien, Kartli, Choporta, 570 m, 6.7.2006. (Lo 06.223a, fot. RL).

Abb. 34: *D. amblyoloba*: Georgien, Kacheti, Buscheti, 870 m, 16.6.2006. (Lo 06.191b, fot. RL).

Farbtafel 2

35	36
37	38

Abb. 35, 37: *D. armeniaca*, Türkei, Kars, Ardahan, Şavşat (terra typica), 1590 m, 25.6.2006 (Lo 06.201, fot. RL).

Abb. 36: *D. armeniaca*, Georgien, Chewi, Dariali, 1390 m, 7.7.2006 (Lo 06.227, fot. RL).

Abb. 38: *D. armeniaca*, Georgien, Chewi, Stepantsminda, 1750 m, 7.7.2006 (Lo 06.228, fot. RL).

Farbtafel 3

39	40
41	42

Abb. 39: *D. euxina* mit schwach gefleckten, leicht braunviolett angehauchten Blättern. Georgien, Chewi, Sno (terra typica), 1810 m, 12.6.1996 (Lo 96.301, fot. RL).

Abb. 40: *D. euxina* mit ungefleckten Blättern., Georgien, Ratscha, Bachmaro, 1950 m, 30.5.2004 (Lo 04.127e, fot. RL).

Abb. 41 - 42: *D. euxina* x *D. urvilleana* mit Einfluß *D. armeniaca*: Georgien, Mtiuleti, Gudauri, 2250 m, 6.7.2006 (Lo 06.224, fot. RL).

Farbtafel 4

43	44
45	46

Abb. 43 - 46: *D. incarnata* subsp. *jugicrucis*, Georgien, Mtiuleti, Gudauri, 2250 m, 6.7.2006 (Lo 06.224, fot. RL).

Farbtafel 5

47	48
49	50

Abb. 47, 49 - 50: *D. umbrosa*, Georgien, Chewi, Baidara, 2240 m, 6.7.2006 (Lo 06.225d, fot. RL).

Abb. 48: *D. umbrosa*, Georgien, Gare Kacheti, Sakdrioni, 1050 m, 16.5.1997 (fot. D. Rückbrodt).

Farbtafel 6

51	52
53	54

Abb. 51 - 52: *D. urvilleana*, Georgien, Kacheti, NE Gomboripaß, 1490 m, 2.6.2004 (Lo 04.132d, fot. RL).

Abb. 53: *D. urvilleana*, Georgien, Gare Kacheti, SW Gomboripaß, 1600 m, 2.6.2004 (Lo 04.133d, fot. RL).

Abb. 54: *D. urvilleana*, Georgien, Kacheti, NE Gomboripaß, 1510 m, 17.6.2006 (Lo 06.226, fot. RL).

Farbtafel 1



Farbtafel 2



Farbtafel 3



Farbtafel 4



Farbtafel 5



Farbtafel 6



7. Literatur

- AKHALKATSI, M., BAUMANN, H., LORENZ, R., MOSULISHVILI M. & R. PETER (2005): Beiträge zur Kenntnis kaukasischer Orchideen. – Jour. Eur. Orch. 37 (4): 889-914.
- AKHALKATSI, M., KIMERIDZE, M., KÜNKELE, S., LORENZ, R. & M. MOSULISHVILI (2003): Diversity and Conservation of Georgian Orchids. – Tbilisi.
- EVERYANOV, L.V. (1983): Rod *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) v SSSR. [The genus *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) in the USSR]. – Bot. Žurn. 68(7): 889-895; 68(10): 1160-1167.
- EVERYANOV, L.V. (1988-1993): Konspekt Roda *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski (*Orchidaceae*), 1-5 [Conspectus generis *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski (*Orchidaceae*) 1-5]. – Novosti Sist. Vyss. Rast. 25: 48-67. 1988; 26: 47-56. 1989; 27: 32-62. 1990; 28: 33-42. 1991; 29: 1-25. 1993.
- EVERYANOV, L.V. (1990): A Review of the Genus *Dactylorhiza*. – In: ARDITTI, J.: Orchid Biology, Review and Perspectives 5: 159 - 206 (Revised version submitted Sept. 1987).
- EVERYANOV, L.V. (1994): Obzor vidov semejstva *Orchidaceae* flory kavkaza [Review of the species of the family *Orchidaceae* in the Caucasus Flora]. – Bot. Žurn. 79(10): 108-127.
- EVERYANOV, L.V. (1995): Orchids of the Caucasus. – Ber. Arbeitkrs. Heim. Orch. 11(2): 4-45.
- EVERYANOV, L.V. & A.A. NERSESIAN (2001): *Orchidaceae*. – In: TACHTADJIAN, A.L.: Flora Armenii, tom. 10, Monocotyledones (exclus. Poaceae): 165-225. – Ruggell/Liechtenstein.
- BAUMANN, H. (1983): Die Balkanisch-Orientalischen *Dactylorhiza*-Arten – ein Vergleich. – Mitt. Bl. Heim. Orch. Baden-Württ. 15(1): 43-108.
- BAUMANN, B. & H. BAUMANN (2005): Beiträge zur Orchideenflora des Libanon. – Jour. Eur. Orch. 37(2): 247-286.
- BAUMANN, B., BAUMANN, H., LORENZ, R. & R. PETER (2003): Beiträge zur Orchideenflora des östlichen Transkaukasus und Talysh (Aserbaidzhan). – Jour. Eur. Orch. 35 (1): 163-231.
- BAUMANN, H. & S. KÜNKELE (1981): Beiträge zur Taxonomie orientalischer *Dactylorhiza*-Arten. – Mitt. Bl. Heim. Orch. Baden-Württ. 13(2): 220-263.
- BAUMANN, H. & S. KÜNKELE (1982): Die wildwachsenden Orchideen Europas. – Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- BAUMANN, H. & S. KÜNKELE (1988): Die Orchideen Europas. – Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & R. LORENZ (1989): Die nomenklatorischen Typen der von Linnaeus veröffentlichten Namen europäischer Orchideen. – Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 21 (3): 355-700.
- BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & R. LORENZ (2006): Orchideen Europas mit angrenzenden Gebieten. – Ulmer, Stuttgart.
- BISCHOFF, W. (1839): Wörterbuch der beschreibenden Botanik. – Schweizerbart, Stuttgart.
- BOISSIER, E. (1882): Flora Orientalis, vol. 5. – Genf, Basel und Lyon.
- BUTTLER, K.P. (1986): Orchideen. Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas. – Mosaik-Verlag, München.

- CHEISHVILI, T. & R. GAGNIDZE (2006): Diversity of the family Orchidaceae in the flora of Imereti (West Georgia). – Proc. Georgian Acad. Sci. Biol. Ser. B 4(4): 25- 29.
- CZEREPA NOV, S.K. (1995): Vascular plants of Russia and adjacent states (The former USSR). – Cambridge, New York.
- DELFORGE, P. (2006): Orchids of Europe, North Afrika and the Middle East, ed. S. Harrap. – A&C Black, London.
- GAGNIDZE, R.I. (2005): Vascular Plants of Georgia, Nomenclatural list. – Tbilisi.
- GALUSCHKO, A.I. (1978): Flora Severnogo Kavkasa, 1. [Flora des nördlichen Kaukasus, 1] – Rostov.
- GÖLZ, P. & H. R. REINHARD (1973): Biostatistische Untersuchungen an europäischen Orchideen. – Ber. Schweiz. Bot. Ges. 83(2): 93-105.
- GROSSHEIM, A. A. (1928): Flora Kavkasa, Tom 1. – Tbilisi.
- GROSSHEIM, A. A. (1940): Flora Kavkasa, Tom 2. Cyperaceae – Orchidaceae.- Baku.
- GROSSHEIM, A., SOSNOVSKY & B. SCHISCHKIN (1925): Flora Tphilisiensis, Tom. 1. – Tiflis.
- GUELLENSTAEDT, J.A. (1787-1791): Reisen durch Russland und im Caucasischen Gebürge. 2 Bde, ed P. S. PALLAS. – St. Petersburg.
- HEDRÉN, M. (2001): Systematics of the *Dactylorhiza euxina / incarnata / maculata* polyploid complex (*Orchidaceae*) in Turkey: evidence from allozyme data. – Plant Syst. Evol. 229: 23-44.
- HOLUBEC, V. & P. KŘIVKA (2006): The Caucasus and its flowers. – Pardubice (CR).
- HULTÉN, E. & M. FRIES (1986): Atlas of North European Vascular Plants. – Königstein.
- IVANOVA, E.V. (1987): Semejstvo Orchidaceae – Jatrishchnikovie, ili Orchidnie. – In: MALYSHEV, L.I. & G. A. PESCHKOVA: Flora Sibiriae: 125-146. – Novosibirsk.
- JÄGER, M. (1988): Orchideenexkursionen im mittleren Kaukasus. – Mitt. Arbeitskr. Heim. Orch. DDR 17: 39-46.
- KEMULARIA-NATADZE, L. (1969): 3. Microspermae, 1. Orchidaceae Lindl. – In: KETSKHOVELI, N. (Ed.): Sakartwelos mtsenareebis sarkvevi (Key of Georgian Flora), vol. 2: 336-347. – Metsniereba, Tbilisi.
- KEMULARIA-NATADZE, L. & D. I. SOSNOVSKI (1941): 22. Orchidaceae Lindl. – In: MAKASCHWILI, A.K. & D. I. SOSNOVSKI (Ed.): Flora Georgiae, vol. 2: 545-578.- Tbilisi.
- KLINGE, J. (1898): Dactylorchidis, Orchidis subgeneris, monographiae prodromus. I. Specierum subspecierumque synopsis et diagnoses. – Acta Horti Petropolitani 17(1,3): 145-201.
- KOCH, K. (1849) : Beiträ ge zur Flore des Orientes. – Linnaea 22 : 177-338, 597-752.
- KRÄNZLIN, F. (1931): Orchidacearum Sibiriae Enumeratio. – Repert. spec. nov., Beih. 65: 1-103.
- KREUTZ, C. A. J. (1998): Die Orchideen der Türkei. – Landgraaf.
- KREUTZ, C. A. J. (2003): Feldführer der türkischen Orchideen. – Landgraaf.
- LEDEBOUR, C. F. (1853): Flora Rossica, vol. 4. – Stuttgart.
- LIPSKY, W. I. (1899): Flora Kavkaza. – S. Peterburg.
- LORENZ, R. (2001): Die Gattung Serapias in Italien: Arten und Verbreitung. – Jour. Eur. Orch. 33 (1): 235-368.
- MARSCHALL VON BIEBERSTEIN, F.A. (1808): Flora taurico-caucasica, tom. 2. – Charkow.

- MARSCHALL von BIEBERSTEIN, F.A. (1819): Flora taurico-caucasica, tom. 3, Suppl.. – Charkow.
- MEDVEDEV, J.S. (1919): Rastitel'nost Kavkasa, Orchidaceae. – Trudy Tiflisskogo botaničeskogo Sada 18(2): 471-479.
- MEUSEL, H., JÄGER, E. & E. WEINERT (1965): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora, Bd. I. – Jena.
- NELSON, E. (1976): Monographie und Ikonographie der Orchidaceen-Gattung *Dactylorhiza*. – Speich, Zürich.
- NEVSKI, S.A. (1935) : Sem. XXXVII. ("XXXVI") Jatrishnikovie - *Orchidaceae* Lindl. – In: KOMAROV, V.L. (ed.): Flora SSSR, vol. 4: 589-754.-Leningrad.
- NEVSKI, S.A. (1968) : Family XXXVII. Orchidaceae Lindl. – In: KOMAROV, V. L. (ed.): Flora of the U.S.S.R, vol. 4: 448-575. – Jerusalem (Engl. transl. ed. Leningrad 1935).
- NIESCHALK, A. & C. NIESCHALK (1975): Orientalische *Dactylorhiza*-Arten (Knabenkräuter, Orchideengewächse) in der Türkei. – *Philippia* 2(4): 221-235.
- NIESCHALK, A. & C. NIESCHALK (1976): Beiträge zur Kenntnis der Orchideenflora der Türkei. – *Philippia* 3(2): 98-121.
- PILLON, Y., FAY, M. F, SHIPUNOV, A.B. & M.W. CHASE (2006): Species diversity versus phylogenetic diversity: A practical study in the taxonomically difficult genus *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*). – *Biol. Conservation* 91(9): 1419-1426.
- RADDE, J. (1901): Kolekzii Kavkasskogo Museia. (Collection of the Caucasian Museum) Tom 2. Botanika. – Tipografia Kancelarii Glavnonatschalstvuivshtschego Grazhdanskoj Tschastii na Kavkaze, Tbilisi. S. 159-161.
- REICHENBACH, H. G. fil. (1850-1851): Icones florae germanicae helveticae. 13/14: 1-194, 170 Tafeln. – Leipzig.
- RENZ, J. (1978): *Orchidaceae*. – In: RECHINGER, K.H.: Flora Iranica, Bd. 126: 1-148. – Graz.
- RENZ, J. & G. TAUBENHEIM (1984): *Orchidaceae*. – In: DAVIS, P. H. (ed.): Flora of Turkey and the East Aegean Islands: 450-552. – Edinburgh.
- RÜCKBRODT, D., RÜCKBRODT, U., GÜGEL, E. & H.-W. ZAISS (1997): Orchideenexkursionen in die Kaukasusländer Aserbajdschan und Georgien. – *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orch.* 14(1): 4-40.
- SAKHOKIA, M. & E. I. CHUZISVILI (1975): Konspekt flori vysshich rastenii Khevi – Conspectus florae plantarum vascularium Chewii (RSS Georgicae, Distr. Kazbegi). – Tbilisi.
- SCHMALHAUSEN, J. T. (1897): Flora srednej i jushnoj Rossii, Krima i severnago Kavkasa, vol. 2. – Kiew.
- SHETAKAURI, SH., TSISKARAULI, L. & T. ZANGURASHVILI (2006): High mountain flora of Pirikiti Khevsureti and Tusheti (NE Greater Caucasus). – *Fl. Medit.* 16: 355-378.
- SHIPUNOV, A. B. & R. M. BATEMAN (2005): Geometric morphometrics as a tool for understanding *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) in European Russia. – *Biol. J. Linn. Soc.* 85(1): 1-12.
- SHIPUNOV, A. B., FAY, M. F, PILLON, Y., BATEMAN, R. M. & M. W. CHASE (2004): *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) in European Russia: Combined molecular and morphological analysis. – *Amer. J. Bot.* 91(9): 1419-1426.
- SOSNOVSKI, D. I. & I. I. KARJAGIN (1952): Flora Aserbajdschana, vol. 2. – Baku.

SOMMIER, S. & E. LEVIER (1900): *Orchidaceae*. – In: Enumeratio plantarum anno 1890 in Caucaso lectarum. – Acta Horti Petropolitani 16: 418-420.

Soò, R. v. (1969): A short survey of the orchids of the Soviet Union. – Ann. Univ. Scient. Budap., sect. biol. 2: 53-74.

TOROSJAN, G. K. (1986). New and rare species of the *Orchidaceae* family in the Armenian Flora. – Biol. J. Arm. (Erevan) 39(7): 607-610 (In Rus.)

TOROSJAN, G. K. (1990): Chromosome numbers of some Armenian *Orchidaceae*. – Biol. J. Arm. (Erevan) 43(3): 256-259.

TYTECA, D. & J.-L. GATHOYE (1989): Contribution à l'étude biostatistique des *Dactylorhiza* d'Europe Occidentale. – Mém. Soc. Roy. Bot. Belg. 11: 43-64.

VERMEULEN, P. (1947): Studies on Dactylorchids. Diss. Univ. Amsterdam. – Utrecht.

ZERNOV, A. S. (2000): Rastenija Severo-Zapadnogo Zakavkazja. – Moskva.

Anschrift der Autoren

Dr. Maia Akhalkatsi
Dr. Marine Mosulishvili
Georgian Society of Nature
Explorers „Orchis”
Niko Ketskhoveli Institute of Botany
Ilia Chavchavadze State University
Kojori Road 1
0105 Tbilisi
Georgien
orchisge@yahoo.com

Dr. Richard Lorenz
Leibnizstraße 1
D-69469 Weinheim
lorenz@orchids.de

Neues aus Kreta und Rhodos: Bestäubungsbiologie und molekular-genetische Trennung in der *Ophrys fusca* – Gruppe, mit Neubeschreibungen von *Ophrys phaidra* Paulus nov.sp., *O. pallidula* Paulus nov.sp. und *O. kedra* Paulus nov.sp. aus Kreta (Orchidaceae und Insecta, Apoidea)

News from Crete and Rhodes: Pollination biology and molecular-genetical separations in the *Ophrys fusca* group, with new descriptions of *Ophrys phaidra* Paulus nov.spec., *O. pallidula* Paulus nov.spec. and *O. kedra* Paulus nov.spec. from Crete (Orchidaceae and Insecta, Apoidea)

HANNES F. PAULUS & PHILIPP SCHLÜTER

Zusammenfassung

Die mediterrane Orchideengattung *Ophrys* betreibt Sexualtäuschung als Bestäubungsstrategie unter Verwendung visueller, taktiler und olfaktorischer Signale, um mit hoher Spezifität Bestäuber anzulocken. Die spezifische Anlockung von Bestäubern basiert hauptsächlich auf der Mimikry der Sexuallockstoffbouquets des virginellen Bestäuberweibchens. Veränderungen im Mischungsverhältnis der Komponenten des Sexualpheromons könnten zur Anlockung neuer Bestäuber und in der Folge zur Artbildung bei *Ophrys* führen. In der Doktorarbeit von Philipp Schlüter wurde in meiner Arbeitsgruppe und der von Tod Stuessy (Department für Systematische Botanik und Evolutionsforschung, Universität Wien) die bestäubergetriebene Evolution in *Ophrys* mit molekularen Markern untersucht, wobei Fragen der reproduktiven Isolation, Artbildung und Verwandtschaftsbeziehungen behandelt werden.

Genetische Differenzierung innerhalb des ägäischen *O. omegaifera* s.l.-Komplexes wurde mit genetischen Fingerabdrücken (AFLP) untersucht. Mit der Ausnahme von *O. omegaifera* s.s. und der putativen Hybridart *O. sitiaca* bildeten alle Arten distinkte genetische Einheiten. Dies legt nahe, daß spezifische Bestäuber als effektive Isolationsfaktoren im *O. omegaifera* s.l.-Artkomplex fungieren, wengleich die Situation im Falle von *O. omegaifera* und *O. sitiaca* sicherlich komplexer ist. Die morphologisch ähnlichen *O. iricolor* und *O. mesaritica* waren genetisch vermischt, obwohl sich geographisch nahe Populationen genetisch stark differenziert erschienen. Diese Differenzierung ist wahrscheinlich auf spezifische Bestäuber zurückzuführen, jedoch erscheint eine einzelne, einfache Artbildung für *O. mesaritica* und *O. iricolor* unwahrscheinlich. Genetische Differenzierung und Diversität in *O. leucadica*, die in der Ägäis weitverbreitet ist, sind höher als in der ebenso weitverbreiteten *O. cinereophila* und drei auf Rhodos beschränkten Arten. Dies deutet darauf hin, dass *O. leucadica* eine ältere Art sein könnte; möglicherweise eine Vorgänger-Species, aus der sich kleinräumig verbreitete Arten, etwa *O. fusca* s.l.-Endemiten auf Kreta, entwickelten. Kretische Endemiten mit unterschiedlichen Bestäubern waren genetisch separierbar, obwohl die Trennung nicht sehr stark war. Für den Großteil der sympatrischen Populationen auf Kreta gibt es keine Indizien für erhöhten Genfluß. Eine sympatrische Artenstehung durch Bestäuberwechsel ist im Fall von *O. thriptiensis* und *O. cressa* wahrscheinlich.

Das nukleäre Gen *LEAFY* (*LFY*) wurde als phylogenetisch informativer Marker für die Gattung *Ophrys* identifiziert. Phylogenetische Verwandtschaftsbeziehungen in der Sektion *Pseudophrys* wurden mit Sequenz- und AFLP-Daten untersucht. Diese Sektion beinhaltet die nahverwandten Artenkomplexe *O. fusca* s.l., *O. lutea* s.l. und *O. omegaifera* s.l.. Während Sequenzdaten konsistente Resultate mit unterschiedlichen Analysemethoden lieferten, waren die auf AFLP-Daten basierenden Resultate stark

von den verwendeten Analysemethoden abhängig. Verwandtschaftsbeziehungen, die von AFLP- und Sequenzdaten errechnet wurden, stimmten nur teilweise überein und bestätigten die zuvor genannten Artenkomplexe, wobei zwei Gruppen in *O. fusca* s.l. gefunden wurden. Sequenzanalysen plazierten *O. iricolor* und *O. mesaritica* innerhalb von *O. omegaifera* s.l. Die Unterschiede zwischen den Datensätzen könnten mit der Verschiedenheit der verwendeten Markersysteme zusammenhängen. Beide Markersysteme werden wahrscheinlich von Prozessen rapider und auch retikulierter Evolution beeinflusst. Die Daten im Einzelnen werden oder sind bereits separat publiziert (Schlüter et al. 2007a-f).

Im Zuge der Freilanduntersuchungen wurden in Kreta drei unbeschriebene Arten aus dem *Ophrys fusca*-Komplex entdeckt:

1. *Ophrys pallidula* H.F.Paulus nov.spec. vom Thripti-Massiv in Ostkreta mit dem Bestäuber *Andrena combinata*.
2. *Ophrys phaidra* H.F.Paulus nov.spec. in Kreta weit verbreitet, Anfang/Mitte April zu blühen beginnend und bislang unter *Ophrys cressa* subsumiert; Bestäuber unbekannt.
3. *Ophrys kedra* H.F.Paulus nov.spec. aus Westkreta ist eine erst Anfang Mai zu blühen beginnende großblütige Art aus den Kedros-Bergen. Ihr Bestäuber ist *Andrena variabilis*.

Summary

The Mediterranean orchid genus *Ophrys* employs a system of sexual deception to attract pollinating insects with a high specificity by use of visual, tactile and olfactory cues. Specific attraction of pollinator males is mainly determined by mimicry of the pollinators' virgin females' sex pheromones. Changes in the mixing ratio of pheromone constituents may lead to the attraction of novel pollinators and speciation in *Ophrys*.

1. Philipp Schlüter from my working group and that of Tod Stuessy (Department of Systematic Botany and Evolutionary Research, Wien) aimed in his thesis to investigate pollinator-driven evolution in the closely related *O. fusca* s.l.-species complex using molecular markers, addressing questions of reproductive isolation, speciation and relationships.

AFLP genetic fingerprinting was used to assess genetic separateness in the Aegean *Ophrys omegaifera* s.l. complex, whose taxa were well-separated genetic entities, except for *O. omegaifera* s.s. and the putative hybrid taxon, *O. sitiaca*. Specific pollinators appear to have high enough fidelity to act as effective isolating factors in Aegean *O. omegaifera* s.l. as a whole, but the situation in *O. sitiaca* and *O. omegaifera* may be more complex. The morphologically similar *O. iricolor* and *O. mesaritica* were found to be genetically intermixed on the whole, but populations of these two taxa occurring in geographical proximity were strongly differentiated. This suggests that specific pollinators do locally differentiate these taxa, but a simple, single speciation event for *O. mesaritica* and *O. iricolor* seems unlikely. Genetic differentiation and diversity were investigated in *O. leucadica* and *O. cinereophila*, which are widespread in the Aegean, and three restricted taxa from Rhodes. All of these were found to be genetically separate entities and two groups of populations identified within *O. leucadica*, similar structure being absent from *O. cinereophila*. *O. leucadica* was found to harbour the greatest genetic differentiation and highest genetic diversity among sampled taxa. This may be indicative of *O. leucadica* being an older taxon than *O. cinereophila* or the more restricted taxa, and make *O. leucadica* a candidate progenitor species from which restricted *O. fusca* s.l. taxa may have evolved, including *O. fusca* s.l. endemics on Crete. These Cretan endemics with different pollinators were genetically distinct groups, although genetic separation was not great. There is no evidence for increased gene flow among the majority of sympatric populations. A potential sympatric speciation event, likely linked with a pollinator shift, was identified among the endemics from Crete, *O. cressa* and *O. thriptiensis*.

The nuclear single-copy gene *LEAFY* (*LFY*) was identified as a suitable phylogenetic marker within *Ophrys*. Phylogenetic relationships within section *Pseudophrys*, comprising the closely related species complexes of *O. fusca* s.l., *O. lutea* s.l. and *O. omegaifera* s.l., were inferred from *LFY* sequence and

AFLP fingerprint data. Sequence data provided consistent results with different analysis methods, whilst relationships inferred from AFLP data were sensitive to the analysis method used. Relationships inferred from these data sets were partly contradictory and partly congruent, however supporting the aforementioned species complexes, *O. fusca* s.l.-taxa being partitioned into two groups, and *O. iricolor* and *O. mesaritica* nested within *O. omegaifera* s.l. in analyses of sequence data. Differences among the data sets may be due to the different nature of molecular markers used, both likely being impacted by processes of rapid and possibly also reticulate evolution.

2. During field works in the last years I discovered in Crete three undescribed species from the *Ophrys fusca* aggr.:

- *Ophrys pallidula* H.F.PAULUS nov.spec. from Thripti-Massiv in eastern Crete with its pollinator *Andrena combinata*.
- *Ophrys phaidra* H.F. PAULUS nov.spec. in Crete widely distributed, starting beginning-middle of April with blooming and up to now subsumed with *Ophrys cressa*; pollinator unknown.
- *Ophrys kedra* H.F. PAULUS nov.spec. from the Kedros mountains in western Crete is a large flowered *fusca*-type blooming from beginning of May on. The pollinator is *Andrena variabilis*.

3. From field investigations and pollinator studies *Ophrys mesaritica* is not only distributed in Crete but also in the Ionian Islands (Kephallonia, Corfou, Levkas) and in Kythera. The new discovered pollinator is *Andrena nigroaenea*. The similar plants from Malta belong to *Ophrys iricolor* ssp. *maxima* and not to *O. mesaritica*. From molecular data it seems that *O. mesaritica* evolved independently two times from *O. iricolor*: Once in Krete and Kythera, secondly in the Ionian Islands. An alternative hypothesis is that there is more introgression from *O. iricolor* to *O. mesaritica* in the Ionian area.

4. *Ophrys iricolor* ssp. *maxima* (= *O. eleonorae*) is an independently evolved sip from a hybridization between *O. lupercalis* and *O. iricolor*. It is distributed in southern Corse, Sardinia, Malta, Tunesia and eastern Algeria. The pollinators are *Andrena morio* (Sardinia) and *Andrena nigroaenea* (Sardinia, Malta, Tunesia).

Einleitung

Seit den ersten systematischen bestäubungsbiologischen Untersuchungen in der *Ophrys fusca*-Gruppe in Südspanien (PAULUS 1978, PAULUS & GACK 1980, 1981) hat diese vergleichende Betrachtung verbunden mit vielen experimentellen Freilandtests zu einer Entdeckung einer Fülle von neuen *Ophrys*-Arten geführt. Die Basis für diese Aussagen war zunächst einmal durch die Entdeckung des Phänomens der Sexualtäuschung als Bestäubungsprinzip in der Gattung *Ophrys* von POUYANNE (1917) gelegt worden. Ihm zu Ehren wurde diese spezielle Form einer Signalfäschung als Pouyanne'sche Mimikry benannt (PASTEUR 1982). Vor allem KULLENBERG (1952, 1956, 1961) hat sich später genauer mit dem Phänomen beschäftigt und die wesentlichen Signale, die zu einer spezifischen Männchen-Anlockung notwendig sind, postuliert. Unsere eigenen weiteren Untersuchungen führten zu der Feststellung, dass die überwiegende Mehrzahl aller *Ophrys*-Arten nur einen einzigen oder wenige nächstverwandte Bestäuber besitzen, der bzw. die den Pollen in den Pollinarien auf Grund der hochspezifischen Täuschung nur

innerhalb der betreffenden Sippen transferieren. PAULUS & GACK (1983b, 1990a) formulierten daher erstmals für die Gattung *Ophrys* das Biospezies-Konzept, in dem die Bestäuber als prägame oder vor einer Bestäubung wirksame Isolationsmechanismen fungieren und dadurch den Genfluss nur innerhalb dieser Sippen bewerkstelligen. Dahinter stecken hochspezifische und komplexe Anlockersignale, unter denen Duftstoffbouquets die wichtigsten sind. Unsere genauen chemischen Analysen zeigten dann auch, dass die *Ophrys*-Arten exakt das komplexe Sexualpheromon der Bestäuberweibchen kopieren (AYASSE et al. 1996, 1997, 2000, 2003; SCHIESTL et al. 1996, 1997, 1999, 2000). Da einige nicht näher verwandte *Ophrys*-Spezies in der Vikarianz dieselbe Bestäuberart erschlossen haben, durfte daraus geschlossen werden, dass diese dann konvergent dieselben Duftbouquets entwickelt haben. Tatsächlich hat ein Vergleich einer Reihe von *Ophrys*-Arten, die *Andrena flavipes* (*Ophrys bilunulata*, *leucadica*, *funerea*, *israelitica*) oder *Andrena nigroaenea* (*Ophrys sphegodes*, *grammica* aus Kreta, *lupercalis*, *sitiaca*, *mesaritica*) als Bestäuber besitzen, gezeigt, dass sie mit denselben Duftstoffen operieren (STÖKL et al. 2005).

Konvergente oder parallele Entwicklung optischer Blütensignale hatten wir bereits für *Ophrys atlantica* – *O. bertolonii* und *O. ferrum-equinum* auf Grund des identischen Bestäubers *Chalicodoma parietina* oder *Ophrys kotschyii* – *Ophrys cretica* aufgezeigt (PAULUS & GACK 1986).

Bereits GODFERY (1925, 1927) hatte in der damals noch als eine einzige Art betrachteten *Ophrys fusca* verschiedene Bestäuber gesehen, ohne daraus den Schluss zu ziehen, dass es sich um mehrere verschiedene *Ophrys*-Arten handeln könnte. Unsere frühen Befunde in Südspanien mit verschiedenen Sippen der *O. fusca* s.l.-Gruppe legten aber auf Grund der spezifischen Wahlen durch *Andrena flavipes*, *Colletes cunicularius*, *Chalicodoma parietina* und *Anthophora atroalba* nahe, dass es sich um vier verschiedene Arten handeln muss, nämlich *Ophrys bilunulata*, *O. colletes-fusca*, *O. atlantica* und *O. dyris*, wenn man die heutige Nomenklatur verwendet (PAULUS & GACK 1981). Später kamen weitere Bestäuberbefunde in Südfrankreich, Italien, Sizilien, Kreta und Rhodos hinzu, wodurch weitere Sippen begründet werden konnten, darunter vor allem die weit verbreitete *Ophrys nigroaenea-fusca*, die heute als *Ophrys lupercalis*ⁱ bezeichnet wird (PAULUS & GACK 1990 b,c). Eine erste Zusammenfassung vieler unserer früheren Befunde findet sich in PAULUS & GACK (1990c, 1994) und PAULUS (1998, 2001a,b).

Wie schon gesagt war eine der Konsequenzen der Anwendung des biologischen Artkonzeptes die Entdeckung einer Fülle von noch unbeschriebenen Arten, die die so scheinbar einfache und überschaubare „Welt“ der Gattung *Ophrys* in eine für viele nicht mehr nachvollziehbare Ansammlung z.T. außerordentlich ähnlicher, aber als artverschieden postulierter Taxa durcheinander brachte. Immerhin ist die Zahl der Arten von ca. 30 bei SUNDERMANN (1980) auf über 240

(Zusammenfassung in DELFORGE 2005) angewachsen. Viele der Orchideenfrende konnten und wollten dem nicht mehr folgen, da dies eine wesentlich intensivere Auseinandersetzung mit diesen Pflanzen forderte, als sie bereit waren zu investieren. So entstand schnell der Wunsch, diese Fülle durch Reduzierung der Zahl dieser Arten überschaubarer zu machen. Der derzeitige, allerdings völlig unbiologische Weg besteht darin, alle ähnlichen Taxa unter einem Artnamen zusammenzufassen und alle darin vermuteten ähnlichen Taxa als Subspezies unterzuordnen. Das hat nun mit biologischer Systematik nicht das Geringste zu tun und führt im Übrigen nur scheinbar zu einer Verringerung der Namen. Die Zahl der tatsächlichen Sippen ist ja dadurch nicht geringer geworden. So ist diese Vorgehensweise nicht nur rein anthropomorph und künstlich, sondern hat in keinsten Weise den gewünschten Effekt. In der Fachwelt führt dies allerdings zu einer weiteren Geringschätzung dessen, was von einigen wenigen in der Amateurwelt so unwissenschaftlich produziert wird. Dabei geht es wie überall in der Wissenschaft darum, „Wahrheiten“ der Natur aufzudecken und nachvollziehbar zu beschreiben. Es geht also nicht etwa darum, irgendeine „anthropomorphe Ordnung“ in die Natur zu projizieren. Die Vielfalt unserer Orchideen gehört dazu und Systematisierungen sind ein wissenschaftlicher Teilbereich. Wer Systematik lediglich als Mittel betrachtet, eine Vielfalt zu benennen, ohne dabei die wesentlichen Kriterien der Biologie zu beachten, wird notgedrungen nur artifizielle Systeme produzieren, die lediglich den persönlichen Ansprüchen genügen mögen, nicht aber dem Stand einer modernen Biologie entsprechen. Häufig genug sind sie nur Ausdruck einer reinen Selbstdarstellung. Zurzeit beobachten wir eine sehr bedenkliche Tendenz, in die Gefilde einer längst überwunden geglaubten Linnéschen Typologie zurückzukehren, als ob es keine 180 Jahre Evolutionsbiologie gegeben hätteⁱⁱ.

Eine Form der Systematisierung besteht in der Taxonomie mit ihren Kategorien, die keineswegs beliebig angewendet werden dürfen. Eine der fundamentalen Grundeinheiten der Natur sind Arten oder Spezies, die sehr vielgestaltige Einheiten darstellen. So gibt es zahlreiche Versuche, sie in Definitionen zu pressen, je nachdem, welchem Aspekt man besonderes Gewicht beimessen möchte. Dennoch bleibt allen diesen Definitionen gemeinsam, dass man von genetischen Einheiten ausgeht, die dies sind, weil nur sie untereinander Fortpflanzung betreiben. Bei einigen Pflanzen kann bis zu einem gewissen Grad Introgression auftreten, ohne dass deswegen der Gesamtcharakter verloren geht. Das Entstehen und das Aufrechterhalten solcher Fortpflanzungsgemeinschaften haben natürlich biologische Gründe. Arten besitzen an ihre Umwelt spezifische Anpassungen. Sie haben, wie man sagt, eine eigene ökologische Nische gebildet. Um diese aufrecht zu erhalten, ist es besser, sich nur mit Mitgliedern der eigenen Art zu kreuzen. Dies führte in der Evolution dazu, Mechanismen und Signale zu entwickeln, Artgenossen von Nicht-Artgenossen unterscheiden zu können. Diese Signale sind

dafür zuständig, sich von anderen Arten zu trennen und dadurch genetisch zu isolieren. Wir bezeichnen sie daher als Isolationsmechanismen. Blühzeiten, verschiedene Standortansprüche, Blütenformen und Blütenfarben, Blütengröße, Haarstrich und vor allem eine Fülle von Duftstoffmolekülen bilden einen Komplex von Charakteristika, die alle von Genen gesteuert werden. Sie alle zusammen bilden einen Komplex, der die artspezifischen Charakteristika einer Art ausmacht. Vieles davon ist auf der genetischen Ebene noch nicht gut verstanden. Doch die molekular-genetischen Forschungen sind gerade dabei, diese Dinge aufzudecken und mehr und mehr zu verstehen.

Daraus geht hervor, dass Arten nicht Konstrukte des menschlichen Geistes, sondern reale, in der Stammesgeschichte durch Anpassungsprozesse entstandene Einheiten der Natur sind. Um Arten zu erfassen oder gar zu verstehen, reicht es daher nicht, sich auf einige wenige dieser Charakteristika zu berufen (etwa reine Form-Ähnlichkeiten), sondern man muss bestrebt sein, möglichst viele von ihnen zu beachten. Systematisierung allein an Hand der Formen nennt man Typologie. Dies führt zur Zeit bei einigen Autoren zu grotesk unbiologischen Systemen, da diese Autoren all die anderen biologischen Charakteristika nicht beachten oder ignorieren (KRETZSCHMAR et al. 2002, besonders krass und fast schon absurd typologisch: PEDERSEN & FAURHOLDT 2002ⁱⁱⁱ, neuerdings mischen auch KREUTZ (2004) oder BAUMANN et al. (2006) hier kräftig mit). Diese anthropozentrische Sichtweise hat mit biologischer Systematik nichts zu tun. Ein weiterer Motor dieser Form von Systematik wird durch die Nomenklaturregel des Umkombinierens lizenziert, die schon immer einen Wettlauf um die schnellste Neukombination ausgelöst hat.

Artkriterien

Arten sind, wie in jedem Lehrbuch der Biologie nachlesbar, morphologische, genetische und ökologische Einheiten. Sie können danach auch definiert werden, je nachdem, worauf das Schwergewicht gelegt werden soll. In jedem Fall steht dahinter, dass sie im Fall von sich bisexuell vermehrenden Einheiten eine *Fortpflanzungsgemeinschaft* bilden. In der Praxis wendet man den so genannten Morphospezies-Begriff an, da dieser zunächst lediglich Gruppen von Individuen umfasst, die auf Grund einer Reihe charakteristischer morphologischer Merkmale eine fassbare und gegenüber nächst ähnlichen Gruppen abgrenzbare Einheit beschreibt. Diese können durch qualitative und quantitative Merkmale umschrieben und gegenüber anderen Gruppierungen abgegrenzt werden. In der Vergangenheit haben vor allem GÖLZ & REINHARD in zahlreichen Arbeiten über morphometrische Methoden gezeigt, dass man solche Einheiten quantitativ sehr gut charakterisieren kann. Solche morphologischen Einheiten sind aber nur dann Arten, wenn sie gleichzeitig auch den Kriterien eines biologischen Artbegriffes entsprechen. Wir benötigen daher Kriterien und/oder Hinweise, die aufzeigen, dass die vermutete

morphologische Einheit tatsächlich auch eine Art darstellt. So sind z. B. Arten ebenso ökologische Einheiten und sind stammesgeschichtlich irgendwann nur ein einziges Mal entstanden, sind also monophyletisch. Man spricht dann außer von biologischen auch von evolutionären Arten. Sie besiedeln daher nur Standorte, die ihren Ansprüchen genügen und ihre heutigen Areale sind darüber hinaus historisch entstanden (etwa durch das Wirken der Eiszeiten oder durch anthropogene Veränderungen unserer Landschaften). Diese Geschichte der Besiedlungen wird durch Methoden der Biogeographie zu rekonstruieren versucht.

Da Arten Fortpflanzungsgemeinschaften sind, sollten vor allem Merkmale dieses Fortpflanzungsgeschehens brauchbare Artcharakteristika liefern können. Bei Orchideen, so auch in der Gattung *Ophrys*, sind dies naturgemäß Blütenmerkmale, die als Signale an ihre Bestäuber entstanden sind, eine Idee, die erstmals von SPRENGEL (1793) geäußert worden war. In zahlreichen Untersuchungen ist dies sehr gut bestätigt worden (z.B. GRANT 1949, PAULUS 1978, 1988a, 2005, 2006; NEAL et al. 1998).

Wie gut Arten in der Natur getrennt sind, lässt sich unter Umständen an der Häufigkeit von Hybridbildungen ablesen. Diese führen dann zu Introgressionen artfremden Genmaterials in die betreffenden Populationen. Dies muss keineswegs zu Bildungen neuer Arten führen, da Hybriden in der Regel an die ökologischen Faktoren der Umwelt ihrer Ausgangsarten schlechter angepasst sind und daher Selektionsnachteile besitzen. Dies führt meist zum schnellen Verschwinden dieser Hybriden, ungeachtet dessen, dass die Hybridindividuen ähnlich wie ihre Eltern sehr langlebig sein können. Sie gaukeln uns dann eine nicht existierende Häufigkeit vor und führt u.U. zu dem Schluss, dass Hybridbildungen häufig wären. Wie COZZOLINO et al. (2004) kürzlich gezeigt haben, sind bei *Orchis* s.l.-Hybriden in der Regel sogar steril. Auch in der Gattung *Ophrys* haben Hybriden eine deutlich verminderte Fertilität (DETTO 1905).

Da man in der Natur Pseudokopulationen mit *Ophrys*-Pflanzen nur selten sehen kann, wissen wir nicht wirklich, wie häufig es trotz der hohen Spezialisierungen zu Fehlbestäubungen kommt. Bei unseren Freilandbeobachtungen, verbunden mit einer Serie von Biotests gegenüber verschiedenen Bestäubern, kommt es sehr wohl gelegentlich vor, dass auch „falsche“ Bienenmännchen angelockt werden und diese sogar Kopulationsversuche machen. Dabei kommt es zwar nur selten auch zu Pollinarienentnahmen, doch passiert es gelegentlich eben doch. Wir wissen noch weniger, ob dann sogar eine Pollenübertragung auf weitere *Ophrys*-Individuen stattfindet. Doch sollte die Wahrscheinlichkeit noch geringer sein. Da *Ophrys*-Arten in ihrer Bestäubungsstrategie „Lotteriespieler“ sind (PAULUS 2004), führt aber eine noch so unwahrscheinliche Fehlbestäubung eben doch zur Bildung von Samen. Wenn es nun sogar zu Rückkreuzungen kommt, wird auf diesem Weg genetisches Material der einen Art in die Population der anderen Art transferiert. Man kann heute mit Hilfe molekular-genetischer Methoden feststellen, ob solche

Introgressionen auftreten und wie häufig diese sind. Wenn Hybridisierungen und damit Introgressionen häufig sind, kann dies notgedrungen zur Verwischung von Artgrenzen führen. Damit können diese molekular-genetischen Methoden uns helfen, den Artstatus einer Sippe zu überprüfen, da damit gezeigt werden kann, wie gut die Fortpflanzungsbarrieren in der Natur funktionieren. Wir kennen Beispiele sehr durchlässiger Schranken vor allem in der Gattung *Dactylorhiza* (z.B. HEDRÉN et al. 2001, HEDRÉN 2002, DEVOS et al. 2003).

Untersuchungen in der Gattung *Ophrys* liegen bislang nicht vor. Ziel unserer Untersuchungen war es daher, in einer Gruppe sehr ähnlicher, zusammen vorkommender Arten zu überprüfen, ob die über Blütenmorphologie, Phänologie und Bestäuberbefunden postulierten Arten tatsächlich genetische Einheiten mit keiner oder vernachlässigbarer Introgression darstellen. Ich wählte dazu den *Ophrys fusca*-Artenkomplex in der Ägäis aus, mit Schwerpunkten auf Kreta und Rhodos.

Von diesen Inseln sind bislang eine Reihe Arten beschrieben worden, die untereinander oft sehr ähnlich und viele endemisch für diese Inseln sind. Folgende Arten sind bekannt:

Kreta

Jan	Febr	März	April	Mai	Ophrys	Bestäuber	Lippenlänge**
-----					sitiaca	nigroaenea	13,3 ± 1,0
-----					mesaritica	nigroaenea	15,6 ± 1,4
	-----				creticola*	? (bimaculata)	15,0 ± 1,3
	-----				thriptiensis*	bicolor (?)	12,4 ± 0,8
	-----				cinereophila	cinereophila	10,9 ± 0,6
		-----			iricolor	morio	18,4 ± 1,5
		-----			creberrima*	creberrima	13,7 ± 1,3
			-----		cressa*	merula	10,3 ± 0,6
			-----		pallidula*	combinata	11,6 ± 0,3
			-----		phaidra*	?	13,2 ± 0,9
			-----		kedra*	variabilis	16,8 ± 0,7

* endemisch in Kreta; ** Labellumlänge: von der Narbe bis zur Lippenspitze

Tabelle 1: Kreta-fuscas

Jan	Febr	März	April	Mai	Ophrys	Bestäuber	Lippenlänge
_____					sitiaca	nigroaenea	13,3 ± 1,0
	_____				leucadica	flavipes	13,3 ± 1,3
		_____			cinereophila	cinereophila	10,9 ± 0,6
			_____		eptapigiensis*	?	11,7 ± 1,3
				_____	lindia	truncatilabris	11,1 ± 1,0
			_____		iricolor	morio	17,4 ± 1,5
				_____	persephoniae	?	12,7 ± 0,7
				_____	parvula*	tomora	8,5 ± 0,8
			_____		blitopertha	Blitopertha	11,6 ± 0,8
				_____	attaviria	labialis	13,3 ± 0,6

* endemisch in Rhodos (soweit bekannt)

Tabelle 2: Rhodos-fuscas

Verzeichnis der Bestäuber aus der Ophrys fusca-Gruppe

Kreta

fusca-Gruppe

iricolor DESFONTAINES 1807
mesaritica PAULUS & ALIBERTIS 1990
cinereophila PAULUS & GACK 1998
*creticola PAULUS & GACK 1998
*creberrima PAULUS 1998
*cressa PAULUS 1998
*thriptiensis PAULUS 1998
*pallidula nov.sp.
*kedra nov.sp.
*phaidra nov.sp.
sitiaca PAULUS & ALIBERTIS 1988

Andrena (Melandrena) morio
Andrena (Melandrena) nigroaenea
Andrena (Chlorandrena) cinereophila
Andrena (Plastandrena) (bimaculata)?
Andrena (Zonandrena) creberrima
Andrena (Euandrena) bicolor
? (A. merula?)
Andrena (Simandrena) combinata
Andrena (Holandrena) variabilis
?
Andrena (Melandrena) nigroaenea

lutea-Gruppe

phryganae DEVILLERS-TERSCHUREN &
DEVILLERS 1991
sicula TINEO 1846

Andrena (Chrysandrena) panurgimorpha
Andrena (Chrysandrena) hesperia

omegaifera-Gruppe

omegaifera FLEISCHMANN 1925	Anthophora (Pyganthophora) dalmatica (= A. atroalba ssp. agamoides)
basilissa ALIBERTIS & REINHARD 1990	Anthophora (Anthophora) subterranea (= nigrocincta)
fleischmannii HAYEK	Anthophora (Pyganthophora) sichelii

Rhodos

cinereophila PAULUS & GACK 1998	cinereophila	Chlorandrena
leucadica RENZ 1928	flavipes	Zonandrena
sitiaca PAULUS & ALIBERTIS 1988	nigroaenea	Melandrena
iricolor DESFONTAINES 1807	morio	Melandrena
blitopertha PAULUS & GACK 1998	Blitopertha lineolata	Coleoptera
persephona PAULUS 2001	?	
lindia PAULUS 2001	truncatilabris	Truncandrena
attaviria RÜCKBRODT & WENKER 1990	labialis	Holandrena
*eptapiensis PAULUS 2001	?	
*parvula PAULUS 2001	tomora	Fumandrena
sicula TINEO 1846	hesperia	Chrysandrena
phryganae DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1991	(humilis) orientata	Chrysandrena
omegaifera (früh)	nigriceps	Anthophora (Pyganthophora)
omegaifera (spät)	dalmatica	Anthophora
basilissa**	(=atroalba agamoides) subterranea	(Pyganthophora) Anthophora

* nach derzeitigem Stand des Wissens endemisch für Kreta bzw. Rhodos !

** nach Untersuchungen im Februar 2007 (PAULUS & HIRTH in Vorb.)

Daraus ergeben sich eine Reihe interessanter Fragen:

1. Sind alle Taxa als biologische Arten berechtigt?
2. Dies ist dann gegeben, wenn es Genfluss nur oder ganz überwiegend innerhalb der genannten Taxa gibt?
3. Wie sind diese Arten entstanden? Dabei sollten Daten erarbeitet werden, die entweder eine allopatrische, also in der geografischen Trennung, oder eine sympatrische Entstehung wahrscheinlich machen.
4. Woher stammen die endemischen Taxa?

Methodik

1. Freilanduntersuchungen

Alle genannten Taxa wurden nach blütenmorphologischen Kriterien, nach Standortunterschieden oder nach Blühzeitunterschieden erkannt und früher schon als eigenständige Arten beschrieben. Bei den meisten der Arten liegen auch gut abgesicherte Bestäubertests vor. Bei den in den Tabellen 1 und 2 mit ? versehenen Arten sind die Bestäuberbefunde nicht genügend abgesichert. Gänzlich unbekannt sind sie bei *O. eptapigiensis*, *phaidra* und *persephoniae*. Während *O. phaidra* und *persephoniae* blütenmorphologisch gut abgetrennt sind, sind die Befunde für *O. eptapigiensis* nicht erneut überprüfbar gewesen, da wir keine Pflanzen mehr finden konnten.

2. Molekulare Untersuchungen

Bislang liegen nur wenige umfangreichere Untersuchungen anhand molekularer Marker vor. Allen ist gemeinsam, dass sie mit den bisher üblichen Markern (z.B. ITS-Sequenzen: ACETO et al. (1999), BATEMAN 2001, BATEMAN et al. 2003, BERNARDOS et al. 2003, 2005, SOLIVA et al. 2001, SOLIVA & WIDMER 2003) durchgeführt worden sind, die alle innerhalb der Gattung *Ophrys* keine oder eine nur sehr schwache Auflösung erbracht haben.

Pflanzenmaterial, DNA-Extraktion und AFLP Fingerprinting

Blattmaterial wurde stets vor Ort frisch gesammelt und in kleinen mit Silikagel halb gefüllten, verschließbaren Plastiktütchen aufbewahrt. In jedes Tütchen kam Material von nur einem Pflanzenindividuum. Dieses wird dann mit einem Permanentschreiber beschriftet (Funddaten, Bestimmung). Zur Sicherheit wurde jede Pflanze fotografiert, um Zuordnungen auch später kontrollieren zu können. Außerdem wurde aus jeder Population Herbarmaterial entnommen und in den Herbarien Wien (WU) und im Herbarium des Balkan Botanic Garden in Kroussia, Griechenland deponiert. Wir bemühten uns, aus jeder Population mindestens 5–10 Individuen zu besammeln, um nach einer DNA-Analyse die genetische Varianz innerhalb und zwischen den Populationen vergleichen zu können. Diese ist ein Maßstab für die mögliche genetische Distanz zwischen den Arten, die natürlich signifikant größer sein muss. Die genauere Methodik der DNA-Extraktion kann in VOS et al. (1995) und vor allem in SCHLÜTER et al. (2005) nachgelesen werden.

AFLP = amplified fragment-length polymorphism; = genetischer Fingerabdruck (fingerprinting). Hier werden DNA-Stränge durch Restriktionsenzyme in

Fragmente zerlegt und diese anschließend vervielfältigt (=amplifiziert). Diese Enzyme zerschneiden die DNA an „Erkennungssequenzen“ (das sind 4, 6 oder 8 Basenpaare). Hier sind *kurze* Stücke = *MseI*, *lange* = *EcoRI*. Angewendet wurden 6 primer Kombinationen (*EcoRI*+3/*MseI*+4) mit 2 Datengruppen (vor 2005 und 2005 Proben). Insgesamt wurden bislang 948 loci x 397 Individuen (vor 2005) und 188 Individuen (2005) ausgewertet.

Bei einem Teil der Proben wurden auch Blüten bildende Gene sequenziert (sogenannte „Low-copy“ Sequenzen: *LFY* (= „leafy“ = Gen für Blütenbildung, Blühzeitpunkt etc.) (MONTIERI & al. 2004) und mit in die Analysen einbezogen.

Die gewonnenen AFLP- und andere Daten wurden mit Hilfe komplexer statistischer Analysen (Principal coordinate analyses = PCoA, basierend auf dem Jaccard's Index oder „average Jaccard's coefficient“) ausgewertet. Sogenannte „neighbour joining dendrograms“ (NJ) wurden vor allem mit dem Programm PAUP*4.0b10 (SWOFFORD 2002) und „Bayesian clustering“ der analysierten Individuen mit dem Programm BAPS 3.2 (CORANDER et al. 2003) berechnet.

Zu den genaueren Verfahren der DNA-Auswertungen lese man bei SCHLÜTER et al. (2005, 2007) nach.

Das Material selbst wurde überwiegend von mir selbst und PHILIPP SCHLÜTER gesammelt und von mir bestimmt. Es stammt aus vielen Teilen Kretas, Rhodos, Karpathos, Chios, Samos, Kos, Kephallonia, Levkas, Kythera, südl. Flugplatz Athen. Einzelne Stichproben lagen uns aus Südspanien (Raum Malaga), Sardinien, Mallorca und Malta vor. In allen Fällen hatten wir Sammelgenehmigungen.

Ergebnisse

Es ist hier nicht der Ort, auf die zahlreichen Details unserer Ergebnisse einzugehen. Ich greife daher nur auf Dinge zurück, die für systematische und phylogenetische Belange von Interesse sind.

Zunächst war eine wichtige Grundfrage, ob die angewendeten Methoden überhaupt greifen. Dazu muss man sich vergegenwärtigen, dass alle bisherigen Analysen in der Gattung *Ophrys* keine brauchbaren Ergebnisse gebracht haben, da die Auflösung der genetischen Marker so gering waren, dass bestenfalls große Gruppen innerhalb der Gattung unterscheidbar waren. Die Stammbäume von SOLIVA et al. (2001) oder BATEMAN et al. (2003) machen dies besonders deutlich. So gut die Marker für die Gattungen *Orchis* s.l., *Dactylorhiza* etc. waren, für Gruppenbildungen innerhalb von *Ophrys* sind sie unbrauchbar. Entscheidend wichtig ist allerdings auch, dass die Proben korrekt bestimmt wurden. Das ist, wie allseits bekannt, nicht immer einfach. Wenn man „Mischproben“ (bestehend aus mehreren nicht erkannten Arten) analysiert, kann man zu falschen Schlüssen kommen. Einige der Schlussfolgerungen in der Arbeit von SOLIVA et al. (2003) scheinen mir darauf zu beruhen.

1. Die *Ophrys fusca*-Gruppe

Unsere AFLP-Auswertungen und die Gensequenzdaten von LFY bestätigten, dass die *fusca*-Gruppe eine phylogenetische Einheit bildet. Dies war bereits in den Untersuchungen von BATEMAN et al. (2003), SOLIVA et al. (2001) und in Grenzen auch bei BERNARDOS et al. (2005) angedeutet worden. Sie hatten aber nur wenige Arten in ihren Proben. Alle von uns untersuchten Arten und Proben clustern in den multivariaten Analysen der Sequenz-Daten zusammen. Interessant und durchaus unerwartet ist das Ergebnis, dass die Arten der *lutea*-Gruppe (*Ophrys lutea*, *O. phryganae* und *O. sicula*) zwar zusammen gehören, aber inmitten der *fusca*-Artengruppen liegen. Ein anderes interessantes Ergebnis ist, dass *O. iricolor* zusammen mit *O. atlantica* nahe der *O. omegaifera*-Gruppe steht. Die *O. omegaifera*-Artengruppe clustert erwartungsgemäß zusammen. Interessant und jedoch nicht unerwartet ist, dass auch *O. sitiaca* hierher gehört. Doch muss gesagt werden, dass vor allem die LFY-Daten und nur bedingt die AFLP-Daten für phylogenetische Aussagen brauchbar sind. Einige Arten seien im Einzelnen besprochen:

1.1. Weit verbreitete Arten in der Ägäis

a. *Ophrys leucadica* RENZ 1928

Diese variable Art des östlichen Mittelmeerraumes zerfällt auf Grund der ALFP-Daten und ihrer statistischen Auswertungen im Verband weiterer Arten in zwei genetisch distinkte Gruppen. Die eine sind Populationen aus dem westlichen Teil Griechenlands: Attika, Kephallonia, die anderen stammen von den östlichen Ägäis-Inseln Samos, Kos, Rhodos, Karpathos (SCHLÜTER et al. 2007). Für alle diese Gebiete kann ich aber sagen, dass blütenmorphologisch und bestäubungsbiologisch keine Unterschiede bestehen. So bedeuten die populationsgenetischen Unterschiede nur, dass diese historisch unterschiedlich entstanden sind, ohne die Artgrenzen zu verlassen. Die genetischen Populationsstrukturen sprechen dafür, dass wir es hier mit einer der älteren und weit verbreiteten Arten zu tun haben, die offensichtlich Ausgangspunkt für eine Reihe späterer Artbildungen war. Aus diesem Grund sind diese Unterschiede in der weiteren Analyse und für Vergleiche mit den anderen Ägäis-Arten von großer Bedeutung. Bemerkenswert ist auch, dass *O. leucadica* in Kreta fehlt. Eine vordergründige Erklärung dafür ist, dass auch die Bestäuberbiene *Andrena flavipes* in Kreta fehlt (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002). In all den vielen Jahren habe ich niemals diese Biene finden können, so dass wir tatsächlich von einem völligen Fehlen ausgehen können. Damit verschiebt sich das Problem dahin, zu fragen, warum die ansonsten so weit verbreitete Bienenart ausgerechnet in Kreta fehlt. Ähnlich wie im parallelen Fall mit *Dasyscolia ciliata*, dem Bestäuber von *Ophrys speculum*, kennen wir für beide Insektenarten die entsprechende Antwort nicht. Sie sind entweder ausgestorben oder haben die Insel

nie erreicht. Das heutige Fehlen erklärt daher zunächst nur, warum die beiden *Ophrys*-Arten in Kreta nicht vorkommen, da sie zumindest längerfristig ohne ihre Bestäuber nicht überdauern können.

Bezüglich der Entstehung der kretischen *fusca*-Endemiten wäre eine denkbare Hypothese, dass eine ursprüngliche *leucadica*-Population in Kreta Ausgangspunkt für die heutigen endemischen *fusca*-Typen ist. In den Auswertungen der AFLP-Daten und besonders der des Gens LFY stellt *Ophrys bilunulata* die Schwesterart zu *O. leucadica* dar. Dies entspricht meiner Auffassung, dass beide Formen lediglich die westlichen und östlichen Ausgaben ein und derselben Art darstellen. Leider konnten wir nicht *Ophrys caesiella* (Malta), *O. gazella* (N.Tunesien) und *O. africana* (N.Tunesien) untersuchen, die meines Erachtens alle zusammen gehören und zu *O. bilunulata* gestellt werden sollten. Alle haben übrigens *Andrena flavipes* als Bestäuber.

b. *Ophrys cinereophila* PAULUS & GACK 1998

Diese kleinblütige *fusca* aggr.-Art ist ebenfalls im östlichen Mittelmeerraum weit verbreitet und oft häufig. Ihr Areal reicht vom südlichen Griechenland (ohne die Ionischen Inseln) über die gesamte Ägäis (einschließlich Kreta), Westtürkei bis in den Raum Antalya, Zypern, Syrien und nördlichen Libanon. Sie gehört zu den früh blühenden Arten und kann in Kreta oder Kos bereits ab Mitte Februar gefunden werden. Ihre Hauptblühzeit fällt in den März. Blütenmorphologisch und bestäubungsbiologisch ist sie gut charakterisiert. Bestäuberwahltests zeigten stets, dass ihr einziger Bestäuber die kleine *Andrena cinereophila* ist. Sehr gut belegte Nachweise mit zahlreichen Pseudokopulationen haben wir aus Kreta, Rhodos, Karpathos, Naxos, Lesbos, Kos, Zypern, Südtürkei (nahe Olympos), Peloponnes und Attika. Alle molekular-genetischen Proben aus Attika, Kreta und Rhodos clustern gut zusammen, so dass damit ihre genetische Zusammengehörigkeit gut belegt ist.

1.2. Arten aus Kreta

1.2.1. *Ophrys creberrima* PAULUS 1998

Diese gut kenntliche Art ist offenbar nur in Kreta verbreitet. Sie hat auf Grund der Lippenkrümmung Ähnlichkeiten mit *O. cinereophila*, ist aber deutlich großblütiger. Sie beginnt auch später zu blühen, nämlich frühestens ab Ende März. Die westlichen Populationen in Kreta (Spili – Gerakari etc.) wirken plumper und breiter, haben aber ebenfalls *Andrena creberrima* als Bestäuber. Einzelne dieser Individuen haben Ähnlichkeit mit *O. parosica* oder *O. phaseliana* und wurden auch prompt unter letzterem Namen als neu für Kreta publiziert (RIEHELMANN 1999). Unsere Proben aus Marathos (locus typicus), Kalamafka, Ierapetra und Spili-

Gerakari clustern sehr gut zusammen und zeigen, dass wir es nur mit einer geschlossenen Art zu tun haben. Eine spätere phylogenetische Analyse könnte übrigens erbringen, dass *O. creberrima* in die Verwandtschaft von *O. parosica* und *O. phaseliana* (S.Türkei) gehört. Als Bestäuber haben wir bereits vor Jahren die mittelgroße *Andrena creberrima* gefunden. Sie gehört in die Verwandtschaft von *Andrena flavipes*, ist aber größer und hat frisch geschlüpft einen rotbraun behaarten Thorax. Außerdem beginnen die Männchen in Kreta erst ab Ende März zu fliegen. Die Biene ist in Kreta nicht selten, so dass ich in den vergangenen Jahren viele Pseudokopulationen gesehen habe.

1.2.2. *Ophrys cretica* PAULUS 1998

Diese gut kenntliche, bereits sehr früh zu blühen beginnende Art ist in Kreta nur lokal verbreitet. Erste Blüten findet man ab Ende Februar, spätestens Ende März/Anfang April ist die Blühzeit zu Ende. Ein bekannter, individuenreicher Standort ist der Fuß des Juchtasberges bei Archanæ südlich von Knossos. Es handelt sich um den locus typicus. Weitere reiche Standorte liegen im Bereich Kalamafka und in den Asteroussia-Bergen nahe Vasiliki. Trotz vielfacher Anstrengungen ist es mir bis heute nicht gelungen, den Bestäuber zu finden. Herr PRESSER hatte mehr Glück. Er beobachtete bei Phaistos eine *Andrena* (*A. bimaculata*?) bei der Pseudokopulation. (<http://www.guenther-blaich.de/ophpoll6.htm>)

1.2.3. *Ophrys thriptiensis* PAULUS 1998 (ABB. 1)

Diese sehr früh blühende mittelgroßblütige Art findet sich ausschließlich im Thripti-Massiv im Bereich der Kiefernwälder unterhalb der Ortschaft Thripti, auf dem gesamten Hochplateau oberhalb bis mindestens Orino im Osten. Sie blüht ausschließlich in den höheren Lagen ab 600m/700m. Die ersten Blüten kann man ab Anfang Februar finden. Als Bestäuber habe ich vor Jahren die kleine *Andrena bicolor* beobachten können. Leider habe ich bis heute keine Bestätigung machen können. Die Art tritt allerdings in zwei mehr oder weniger unterscheidbaren „Morphen“ auf, von denen ich nicht sagen kann, ob eine von ihnen am Ende eine weitere Art darstellt. Die verbreitete Form ist diejenige mit einem blaugrauen Mal, das auf seiner Fläche oft gerunzelt ist und einer bräunlichen Lippe. Die zweite Form kenne ich nur aus der Waldzone. Sie wirkt oft wie eine kleinblütige *O. cretica*: Mal mehr glänzend dunkelgrau-blau, Labellumkolorit dunkelbraun. In der Originalbeschreibung ist vor allem diese Form abgebildet; der Holo-Typus stellt aber die „gerunzelte“ dar. Im Bereich der Waldzone unterhalb der Ortschaft Thripti finden sich im März beide Formen nebeneinander mit Übergängen! Daraus habe ich damals beschlossen, sie als eine Art zu betrachten. Doch nach neueren Kenntnissen sollte man der Sache gezielter nachgehen. Die molekularen Daten beziehen sich auf die gerunzelte Form.

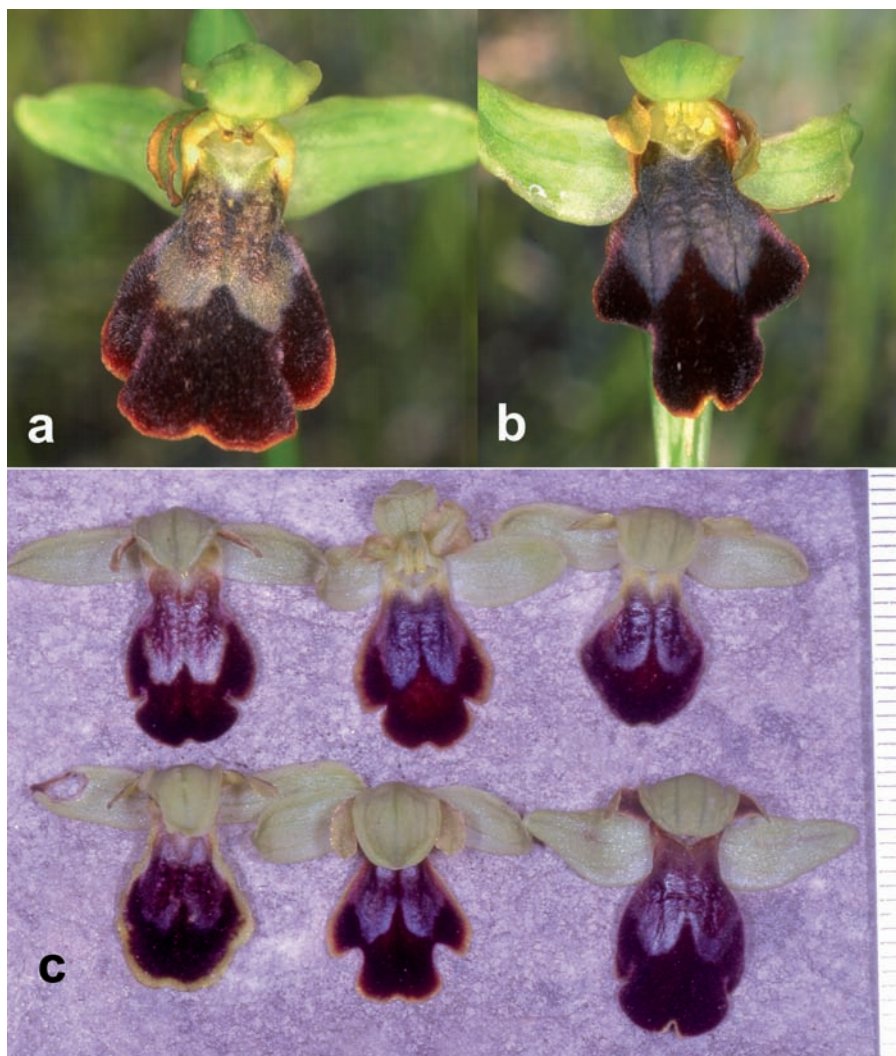


Abb. 1: *Ophrys thriptensis* PAULUS 1988 gehört zu den sehr früh blühenden Arten Kretas. Sie kommt nur im Thripti-Orno-Massiv oberhalb 650m vor. a. Einzelblüten vom "gerunzelten" Typ (a) und vom "dunklen" Typ (b) 16.2.2001 Waldzone unterhalb Thripti-Dorf, ca. 700m; c: Blütenserie von *O. thriptensis* 20.3.1989 untere Waldzone unterhalb Thripti-Dorf; rechts untere größere Blüte: *Ophrys cretica* vom Jouchtas bei Archanae.

1.2.4. *Ophrys cressa* PAULUS 1998 (ABB. 2)

Um diese kleinblütige, deutlich später blühende Art hat es durch die Darstellung in KRETZSCHMAR et al. (2002) viel Verwirrung gegeben. Sie fassen in diesem Buch *O. cressa* wesentlich weiter als in der Originalbeschreibung definiert. Tatsächlich handelt es sich in dieser Fassung um mindestens zwei verschiedene Arten. Sie bilden in ihrem Buch auch keine einzige „echte“ *cressa* ab, sondern ausschließlich die neu zu beschreibende *O. phaidra*, die KRETZSCHMAR et al. (2002) vermutlich als vermeintliche Hybriden zwischen *O. cressa* und *O. creberrima* falsch interpretiert hat.

Die Original-*cressa* ist eine Art ausschließlich der Hochlagen des Thripti-Massivs bis Orino und Stavrochori. Sie beginnt erst Mitte April, meist eher Ende April zu blühen und hat auf ca. 1000m ihre Hochblüte Anfang/Mitte Mai. Der locus typicus liegt auf knapp 1000m Seehöhe (N35°, 05' 36,1"/ EO25°, 52' 50,7", gemessen:

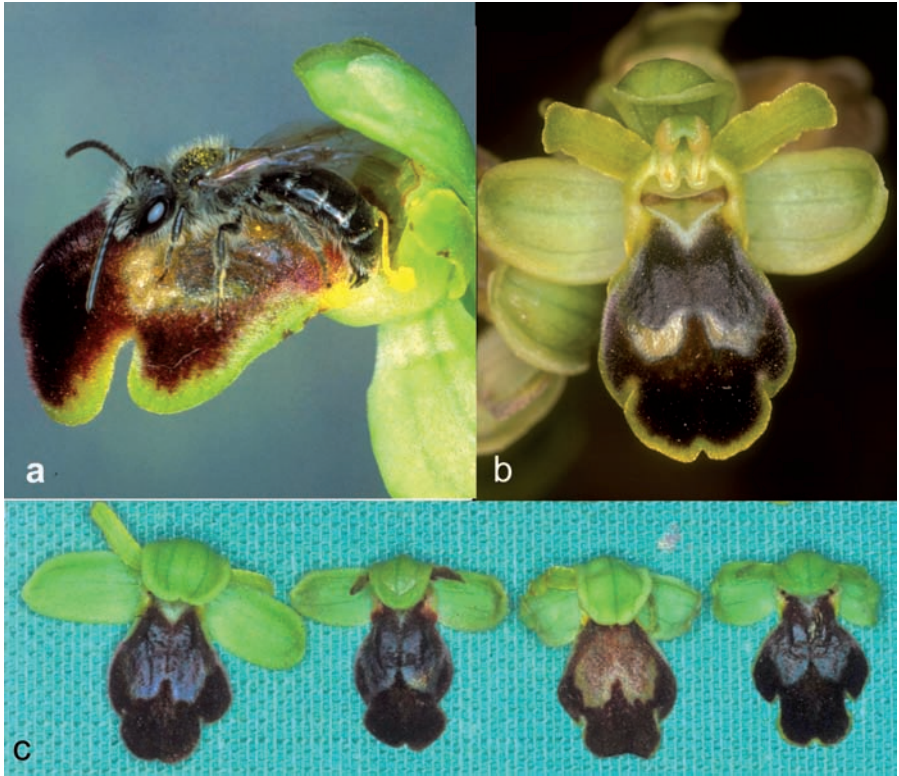


Abb. 2: *Ophrys cressa* PAULUS gehört zu den Spätblüherern und kommt nur im Thripti-Massiv bevorzugt auf den Hochweiden vor. (a) Der Bestäuber ist die kleine *Andrena merula*: 4.5.2003 oberhalb Thripti-Dorf ca.1000m; b. Einzelblüte von locus typicus 2.5.2002; c. Blütenserie vom locus typicus 29.4.2004.

960m). Zudem gehört sie zu den kleinblütigen Arten vom Lippenformat einer *O. cinereophila*. Ihre Lippenlänge beträgt $\varnothing 10,25 \pm 0.3$ mm. Sie blüht also erst, wenn *O. thriptiensis* verblüht ist. Als Bestäuber hatte ich damals einige Besuche von *Andrena merula*. Inzwischen habe ich gute Bestätigungen, so dass der Bestäuber dieser Art tatsächlich die kleine *Andrena (Chrysandrena) merula* darstellt, die auf anderen Ägäis-Inseln (Lesbos: PAULUS & GACK 1990a) gelegentlich auch *Ophrys sicula* bestäubt. In Kreta zeigte diese kleine Biene niemals Interesse für *O. sicula*.

1.2.5. *Ophrys pallidula* H.F. PAULUS nov.spec. (Abb. 3, Abb. 7)

Ebenfalls in den höheren Lagen des Thripti-Massivs kommt eine weitere *fusca*-Form vor, die eine sehr blasse und fahlbraune Lippe aufweist. Bei den ersten Pflanzen vor einigen Jahren vermutete ich die abweichende Färbung als eine Folge von Herbizid-Behandlung. Doch spätere Funde von gerade frisch aufblühenden Pflanzen zeigten sehr schnell, dass nahezu alle Individuen von Anfang an hell und fahl gefärbt sind. Die Pflanzen beginnen zu blühen, wenn an gleichen Standorten *Ophrys creberrima* am Abblühen ist. Dass es sich um eine eigenständige Art handelt, konnte sehr schnell durch Auffinden eines eigenen Bestäubers bestätigt werden. Es handelt sich um die kleine *Andrena combinata*, die im Thripti-Bereich vor allem an blühender Kamille patrouilliert. Zahlreiche Pseudokopulationen zeigten eine hohe Attraktion. In den drei Jahren, in denen ich Bestäubertests durchführen konnte, habe ich weit über 30 Pseudokopulationen gesehen. Gleichzeitig gebotene *O. cressa*, *O. creberrima*, *O. phaidra* oder *O. kedra* wurden stets vollständig ignoriert. Umgekehrt zeigte die kleine *Andrena merula* keinerlei Interesse für *O. pallidula*. Interessant ist, dass *Andrena combinata* gleichzeitig der Bestäuber von *Ophrys aymoninii* in den französischen Cevennen ist (PAULUS & GACK 1990c, 1999). Die Biene selbst ist in Europa weit verbreitet und kommt vom Mittelmeergebiet bis ins südliche Norddeutschland vor (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002). Da die *Ophrys*-Art noch nicht gültig beschrieben ist, folgt hier die Erstbeschreibung:

Ophrys pallidula nov.spec.

Diagnosis:

Species egregie *Ophrydis fuscae* s.str., *Ophrydis cressae* vel *O. phaidrae* vel *O. lindiae* similis, sed labellum subbrunneum vel pallidula, cum margo latus viridoflavus; speculum leviter deponent, subfuscus usque ad subcoeruleus, margo subalbus, forma omega vel duo separati U; pollinator *Andrena combinata*.

Beschreibung:

Art der *fusca*-s.str.-Gruppe, ähnlich *Ophrys cressa* oder *O. phaidra*, aber Labellumgrundfarbe hellbraun bis kastanienbraun, selten dunkler, Labellumrand

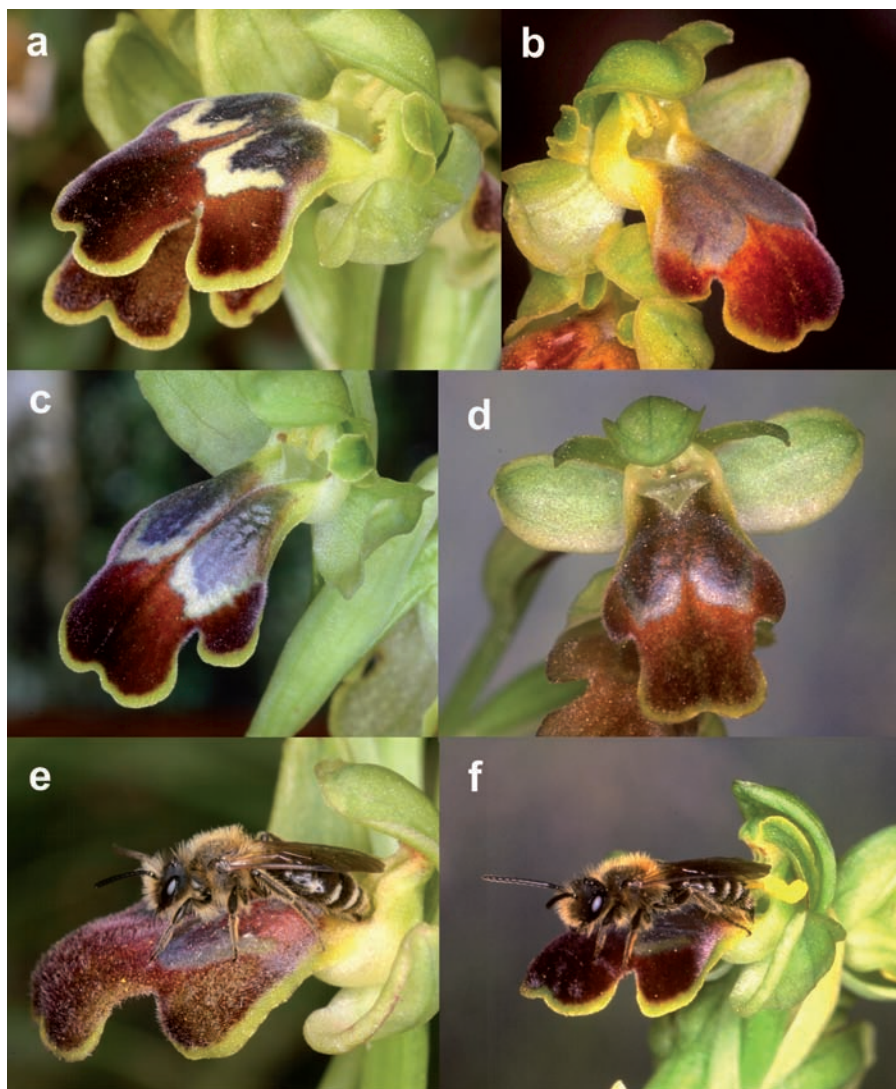


Abb. 3: *Ophrys pallidula* PAULUS nov.spec.ist ein neu entdeckter Endemit im Thripti-Massiv. Die Art kommt vor allem im östlichen Siedlungsbereich des Dorfes Thripti vor. Die Blüten sind auffällig hellbraun gefärbt (a-d); der Bestäuber ist *Andrena combinata* (e, f).

schmal bis breit grünlich gelb, Mal farblich wenig abgesetzt, bräunlich bis leicht bläulich, selten kräftiger, Malvorderrand schwach bis kräftig weißlich abgesetzt in Form eines Omega oder zwei getrennten U, Labellum breit wulstig, Seitenränder

verrundet umgeschlagen, an der Basis rechts und links vor der Narbe wenig, aber breit wulstig erhöht, mediane Narbenkerbe nur kurz und tief eingeschnitten; der tiefe Teil reicht nur in das basale Viertel des Males. Labellumfarbe reicht bis an die Narbe; Narbe relativ breit verrundet, breiter als die basale Labellumverengung, Narbe innen deutlich breiter als hoch, vollkommen hellgrün gefärbt, Labellumunterseite einfarbig grün; Sepalen grün, etwa so lang wie die Lippe, Petalen nur leicht dunkler, Ränder schwach gewellt.

Maße: Labellumlänge \varnothing $11,6 \pm 0,3$ mm, Labellumbreite \varnothing $8,9 \pm 0,4$ mm, Mallänge \varnothing $6,35 \pm 0,5$ mm, Verhältnis Labellumlänge zu Labellumbreite \varnothing $1,25 \pm 0,1$ mm, Labellum fast doppelt so lang wie das Mal (\varnothing $1,82 \pm 0,4$ mm), Narbenbreite außen \varnothing $5,0 \pm 0,2$ mm. Die neue Art weist wegen der fahlen Gesamtfärbung Ähnlichkeiten mit *Ophrys lindia* PAULUS von Rhodos auf. Letztere ist jedoch kleinblütiger, ihr Mal ist glänzend und dunkel, die Lippe ist flach, wenig gewölbt oder im Randbereich nicht oder kaum umgeschlagen. Ihr Bestäuber ist *Andrena truncatilabris* (PAULUS 2006).

Bestäuber: *Andrena (Simandrena) combinata* Christ 1791; Negativtests: *Andrena merula*, *A. creberrima*, *A. nigroaenea*, *A. variabilis*.

Blühzeit Mitte/Ende April bis Anfang Mai.

Derivatio nominis: Von „pallidula“ = besonders blass.

Holotypus: Blüte in Alkohol, Ost-Kreta, Thripti-Massiv, im oberen Ortsbereich von Thripti-Ort, 4.5.2003, leg. H.F.PAULUS, Koordinaten: N35°,05' 34,2"/EO25°, 52' 01,9", 850m; in coll. Herbarium des Botanischen Institutes^{IV} der Universität Wien. Im Bereich des locus typicus standen etwa 40 Pflanzen. Alle DNA-Proben stammen aus dieser Population.

Verbreitung: Soweit bekannt, kommt die neue Art nur im Bereich der Thripti-Almen von ca. 700m–950m vor. An ihren Standorten wächst sie zusammen mit *O. omegaifera*, *Ophrys creberrima* und *O. cinereophila*, die meist schon abgeblüht sind. *O. thriptiensis* ist total verblüht. Im Gebiet gleichzeitig blühend findet man *O. fleischmannii*, *O. cressa* und *O. phaidra* (selten).

1.2.6. *Ophrys phaidra* H.F. PAULUS nov.spec. (Abb. 4, Abb. 6b, c; Abb. 7)

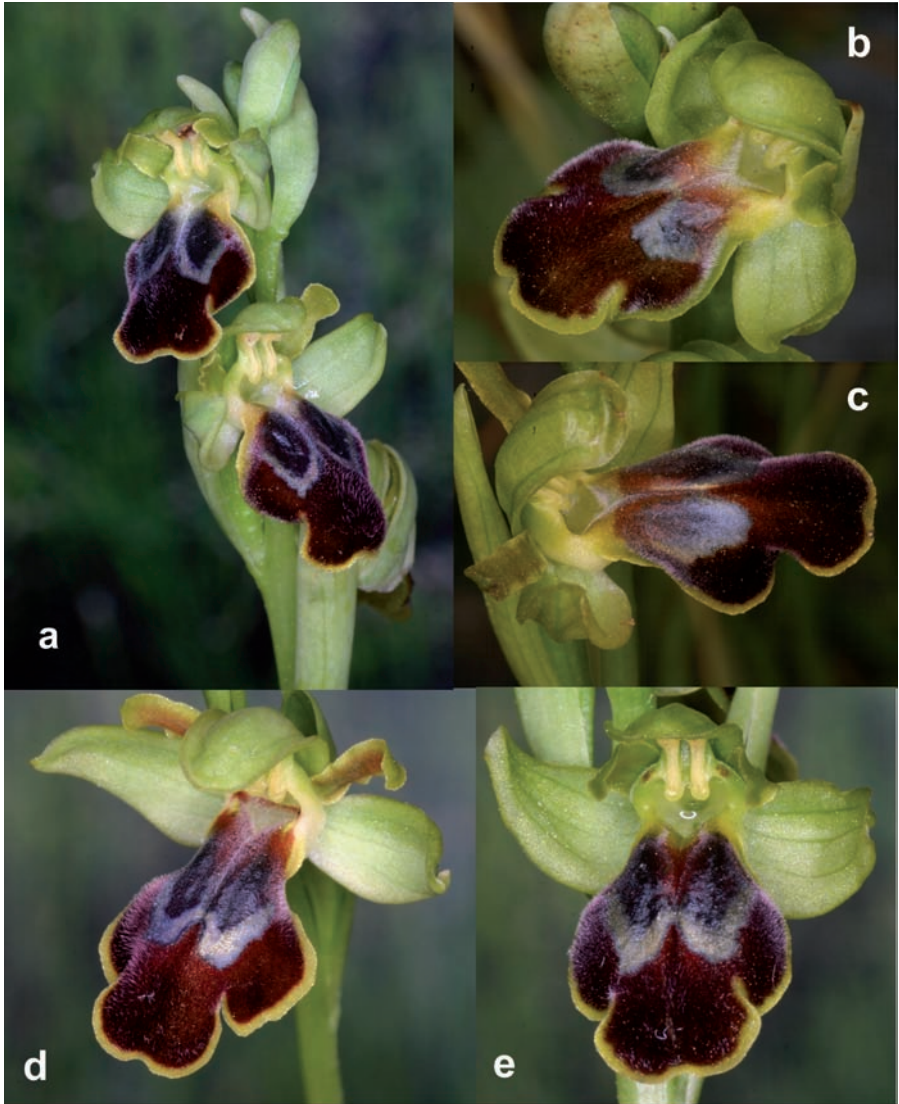


Abb. 4: *Ophrys phaidra* PAULUS nov.spec. wurde bislang fälschlich als *O. cressa* angesehen. Sie ist aber deutlich großblütiger und kommt Kreta weit verbreitet vor. a., d. + e. Blüten von den Hängen oberhalb des Klosters Vrontissiou westlich Zaros (27.4.2004); b + c. Blüten aus der Typus-Population oberhalb Spili Richtung Gerakari, 760m, 12.5.2005.

Vor Jahren fand ich bei der Ortschaft Thriпти Mitte April zu blühen beginnend einige *fusca*-Pflanzen, die stark an *Ophrys leucadica* mit gelbem Labellumrand erinnerten. Alibertis & Alibertis (1989) und Alibertis (1997) hatten später solche Pflanzen bei Miamou in den südlichen Asteroussia-Bergen, bei Zoniana westlich Anogia gefunden und als *O. fusca* aggr. abgebildet.

Es war mir seit damals klar, dass wir es hier mit einer weiteren kretischen Art zu tun haben, die noch keinen Namen trägt. Ich selbst habe dann ab 2002 vier weitere Standorte über die verschiedenen Blühphasen verfolgt. Es sind dies die Hänge westlich von Zaros nahe Zaros, oberhalb des Klosters Vrontissiou, Kiefernwaldzone westlich Ierapetra zwischen Shinokapsala und Vasiliki und oberhalb Spili Richtung Gerakari auf ca. 750m. Letztere Populationen haben KRETZSCHMAR et al. (2002) als angeblich hybridogene Population zwischen *O. cressa* und *O. creberrima* abgebildet. Diesen angeblichen „Übergang“ zu *O. creberrima* kann ich nicht nachempfinden. Die Aufnahmen zeigen dies auch in keiner Weise. Auf der grasigen Hochfläche am Fuß des Kedros-Berges beginnen diese Pflanzen aber erst dann zu blühen, wenn *O. creberrima* abgeblüht ist. Das ist in der Regel ab Ende April. In den Hängen westlich Zaros auf ca. 400–600m beginnen die Pflanzen ca. Mitte April zu blühen. Oberhalb Spili-Gerakari wachsen sie vielfach zusammen mit *Ophrys kedra*, die allerdings großblütiger ist und dann auch mindestens weitere 8-10 Tage später zu blühen beginnt. Trotz zahlloser Bemühungen habe ich keinen Bestäuber finden können. Doch verschiedene Negativtests belegen dennoch den eigenen Status. *Andrena creberrima*, *A. merula* oder *A. variabilis* zeigten keinerlei Interesse. *Ophrys cressa* kommt in der gesamten Region nicht vor.

Viele Kretabesucher, die erst ab Mitte April die Insel besucht haben, haben diesen *fusca*-Typ zweifellos gesehen. Im Buch von KRETZSCHMAR et al. (2002) sind sie auch sehr schön vom Thriпти (Anfang Mai), westlich Gerakari (Mitte Mai) und Miamou in den Asteroussia-Bergen (Ende April) abgebildet. Die Autoren haben sie dort allerdings unter *Ophrys cressa* subsummiert, da sie offenbar die echte *O. cressa* nie gesehen haben. Im Folgenden sei sie als neue Art beschrieben:

***Ophrys phaidra* spec.nov.**

Diagnosis:

Species egregie *Ophrydis fuscae* s.str., *Ophrydis leucadicae* vel *O. cressae* similis; labellum longum $\text{\O} 13,2 \pm 0,9$ mm, labellum planus, non vel pauci incurvatus, labellum nigro-brunneum, atro-fusca; macula (speculum) canoviolacea vel fuscolivida, splendidus, separatus in media incisura profunda, pertinens media pars labelli; 2 – 8 flores; differt de *O. cressae* flores magnus, speculum splendidus.

Beschreibung:

Art der *Ophrys fusca* s.str.-Gruppe, ähnlich *O. leucadica* oder *O. cressa*; Labellum

gerade, nicht oder nur schwach gekrümmt, Labellumfarbe dunkel- bis schwarzbraun, gelegentlich auch heller braun, oft mit breitem, von oben sichtbarem gut abgesetzten gelben Saum, der bei umgeschlagenen Seitenrändern auf der Unterseite sichtbar ist. Mal glänzend graublau bis bräunlich, oft rechts und links durch die lange tiefe Mittelkerbe getrennt, sein Vorderrand nicht oder schwach durch einen weißlichen Abschluss getrennt. Das Mal ist oft nur wenig länger als die halbe Lippe. Die lange tiefe Mittelkerbe reicht bis in die Mitte des Labellums bzw. ins vordere Viertel des Mals; Kerbeninnenflächen in Narbennähe grün oder weißlich behaart, nicht gefärbt. Lippenbasis neben der Kerbe jeweils nur schwach gewulstet; Lippenbasis wenig oder nicht schmaler als der Narbenkopf außen breit; Narbenbereich grün, nicht gefärbt. Petalen grün, etwa so lang wie das Labellum, Sepalen grün, meist kaum angedunkelt, gelegentlich im zentralen Bereich leicht bräunlich. Labellumunterseite grün. Labellumlänge \varnothing $13,2 \pm 0,9$ mm, Labellum-breite \varnothing $9,6 \pm 0,2$ mm, Mallänge \varnothing $7,3 \pm 0,7$ mm, Verhältnis Labellumlänge zu Labellumbreite \varnothing $1,29 \pm 0,9$ mm, Verhältnis Labellumlänge zur Mallänge \varnothing $1,7 \pm 0,9$ mm, Narbenbreite außen \varnothing $4,9 \pm 0,7$ mm. Die Art unterscheidet sich von *O. cressa* durch größere Blüten (*O. cressa*-Blüten sind 10-11mm lang), glänzendes Mal, lange Mittelkerbe und durch oft hohen Wuchs (bis 28 cm), meist 2 -8 Blüten (gegenüber niederwüchsig und meist nur 2-3 Blüten).

Holotypus: zentrales Süd-Kreta, 5km nördlich Spili Richtung Gerakari, N35° 12'47,2''/EO 24° 33'32,5'', 760m, niedere und degradierte Phrygana, 28.4.2004 leg. H.F.PAULUS, in coll. Herbarium des Botanischen Institutes der Universität Wien.

Bestäuber: unbekannt. Negativtests: *Andrena merula*, *A. creberrima*, *A. variabilis*, *A. fuscosa*, *A. nigroaenea*.

Derivatio nominis: Benannt nach der Tochter des Minos von Kreta und der Pasiphae, zweite Gattin des Theseus von Athen und Mutter des Akamas und des Demophon von Athen. In der griechischen Sage "die Leuchtende".

Verbreitung: Zahlreiche Exemplare fand ich vor allem westlich Zaros, oberhalb Spili Richtung Gerakari, bei Miamou in den Asteroussia-Bergen (dort finden sich oft sehr breit gelbrandige Exemplare, siehe auch KRETZSCHMAR et al. 2002 Seite 181), vereinzelt im Randbereich der Lassithi-Ebene oder bei der Ortschaft Thriпти (solche bilden KRETZSCHMAR et al. 2002 auf Seite 179 ab). Ansonsten ist die Art vermutlich entlang des Südrandes des Thriпти-Massivs in der Kiefern-Waldzone zwischen Shinokapsala und Kallivitis östlich Ierapetra, eventuell noch weiter nach Osten weit verbreitet und dort stellenweise bereits ab Anfang April häufig.

Blühzeit je nach Höhenlage ab Anfang, meist aber ab Mitte April und später.

Die Art gehört eher zu den Spätblühern und kommt daher nur selten mit anderen *fusca*-Typen zusammen blühend vor. Bei Gerakari beginnt *O. phaidra* zu blühen, wenn *O. creberrima* am Ende ist. Bei Zaros blüht sie oft zusammen mit *Ophrys grammica* (späte Form). Auf der Thriпти-Alm trifft sie auf *O. cressa*, die allerdings mehr in der sehr kargen, steinigen Phrygana steht. *O. phaidra* bevorzugt grasige, mit niederen Büschen (*Cistus*, *Sarcopoterium* etc.) bestandene Flächen.

1.2.7. *Ophrys kedra* H.F. PAULUS nov.spec. (Abb. 5, Abb. 6 a, c; Abb. 7)

Am Fuße des Kedros-Gebirges zwischen Spili und Gerakari auf ca. 700–900m entdeckte ich Anfang Mai 2002 zum ersten Mal eine ganz frisch aufblühende, sehr großblütige dunkle *fusca*-Form, die entfernt an *Ophrys cretica* ohne gelben Rand erinnert. Sie wächst am locus typicus mit *O. phaidra* zusammen, die hier aber im Schnitt 8 – 10 Tage früher zu blühen beginnt. Auf der Hochfläche habe ich in den vergangenen Jahren nur vier Standorte gefunden, die jeweils nur 500–1000m auseinander liegen. Die Pflanzen sind eher niederwüchsig und bevorzugen durch andere Pflanzen (*Asphodelus*) beschattete Kleinstandorte. Zunächst konnte ich trotz sehr intensiver Suche keinen Bestäuber finden. Im Mai 2005 entdeckte ich ihn oberhalb Spili endlich, als Männchen über eine Böschung patrouillierten. Ihnen präsentierte *Ophrys kedra* wurden sofort angefliegen und heftig kopuliert. Diesen Männchen gleichzeitig gebotene *O. phaidra* wurden ignoriert. Damit war auch von der Bestäuberseite her klar, dass es sich um eine weitere eigenständige Art handelt, die im Folgenden beschrieben wird.

Ophrys kedra nov.spec.

Diagnosis:

Flores Ophrydi attaviriae vel *O. lucanae* similis, parum magnus, labellum \varnothing 16,8 \pm 0,9 mm longum, nigro-brunneum cum subruber vestitus, sine margo flavus vel margo inferior rutilus; speculum breve, non pertinus ad basin lobes laterales; canoviolacea, vix splendidus; ingresso cavae stigmaticae breviter, saepe cum subruber linea transversa; sepala viridis vel subruber, petala viridis. Pollinator *Andrena variabilis*.

Beschreibung: Art der *Ophrys fusca* s.str.-Gruppe, ähnlich *Ophrys attaviria* oder *O. lucana*; großblütig, Labellum länglich, $1\frac{3}{4}$ bis doppelt so lang wie breit, Seitenlappen meist umgeschlagen, Labellumrand meist dunkel oder dunkelrötlich aufgehellt, selten auch gelblich. Labellumkolorit sehr dunkel, seltener bräunlich; Mal dunkelgraublau, leicht glänzend, Fläche oft leicht runzelig; Mallänge etwas mehr als die halbe Labellumlänge (1.7 : 1), Mal selbst median dicht anstoßend, nur durch eine schmale Naht getrennt, Malvorderrand nicht farblich abgesetzt oder nur sehr schwach; mediane Labellumkerbe kurz, meist nur das basale Maldrittel erreichend; Kerbe im Narbenbereich kräftig und tief, Farbe am Narbenunterrand scharf abgesetzt, Narbe selbst innen grün, selten (bei sehr dunklen Exemplaren) mit einem dunklen Querband; Narbenkopf außen so breit oder wenig breiter als die Labellumbasis, meist gerade oder nur schwach verrundet; Narbenrand innen an der Basis oft mit je einem dunklen Punkt.

Labellumlänge \varnothing 16,8 \pm 0,9 mm, Labellumbreite \varnothing 9,4 \pm 0,6 mm, Mallänge \varnothing 9,8

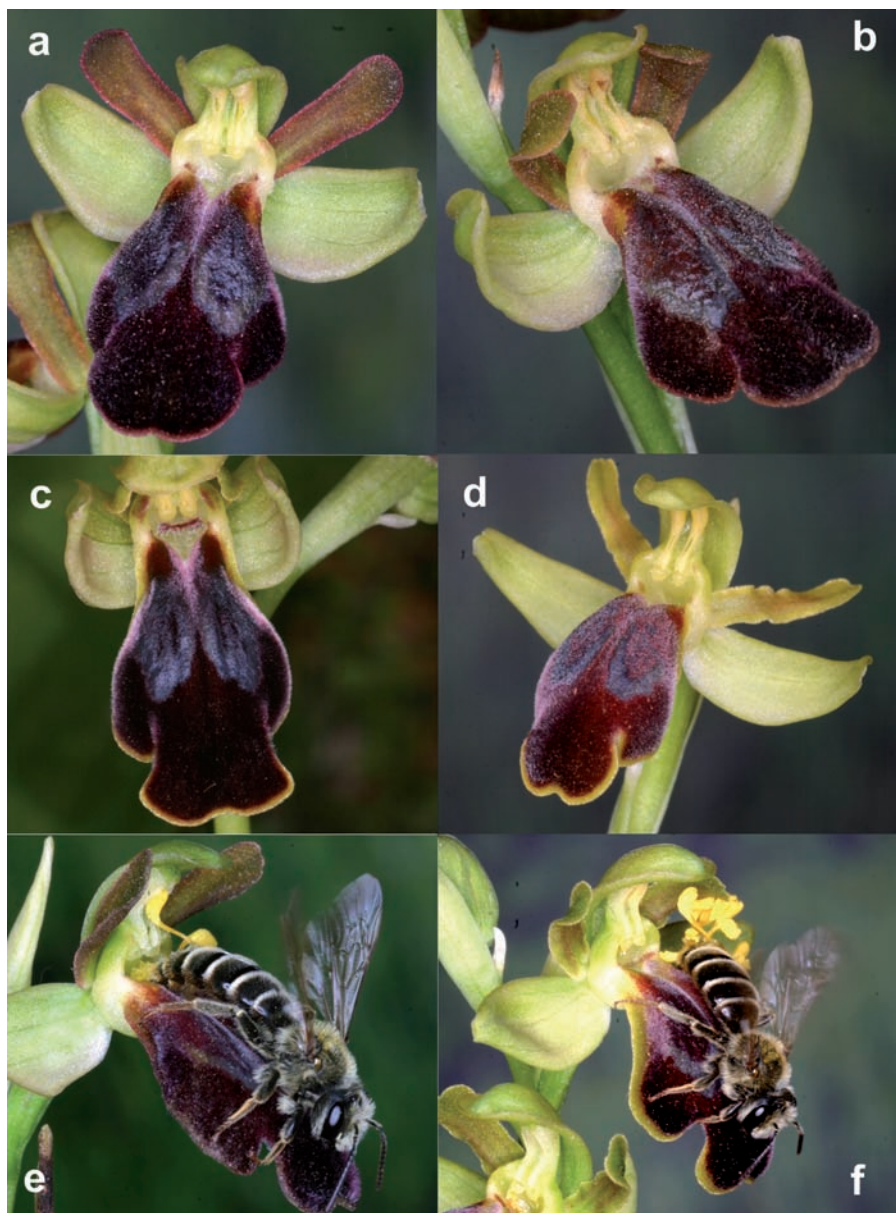


Abb. 5: *Ophrys kedra* PAULUS nov.spec. ist eine spät blühende, großblütige neue Art aus Westkreta. Bislang ist sie nur von den Nordwesthängen der Kedros-Berge bekannt. a. – d. Blütentypen aus der Typus-Population 7.5.2005 800m, oberhalb Spili Richtung Gerakari; e. + f. Der Bestäuber ist *Andrena variabilis*.

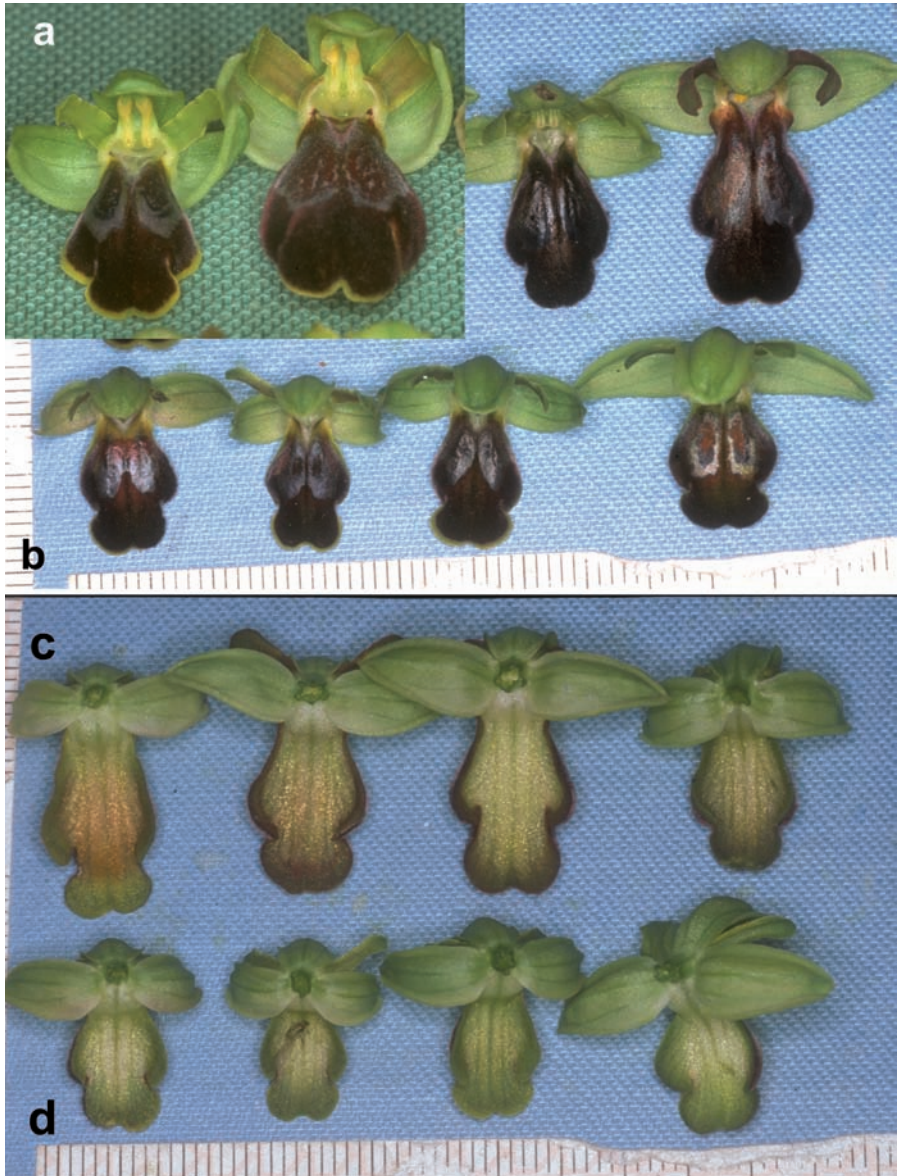


Abb. 6: Vergleich der Blütenserien von *Ophrys kedra* PAULUS a. Oberseiten, c. Unterseiten mit *Ophrys phaidra* PAULUS b. Oberseiten und d. Unterseiten. Alle Blüten aus den Typus-Populationen oberhalb Spili Richtung Gerakari, 3.5.2002.

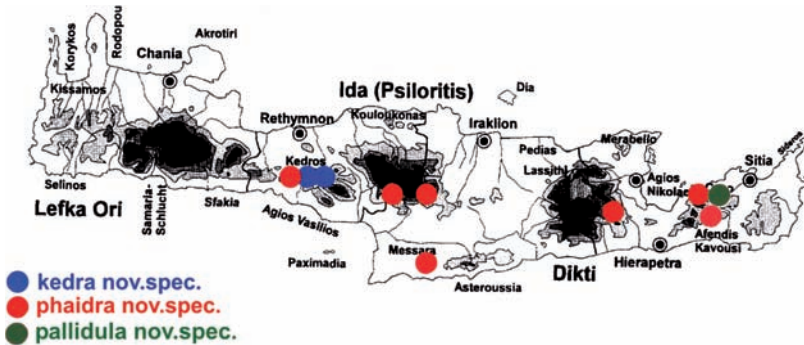


Abb. 7: Lage der bisher bekannten Fundpunkte der neuen Arten *Ophrys pallidula*, *O. phaidra* und *O. kedra* in Kreta.

± 0.5 mm, Narbenbreite außen $\text{\O} 5,5 \pm 0.4$ mm, Verhältnis Labellumlänge zu Labellumbreite $\text{\O} 1,8 \pm 0.5$ mm, Verhältnis Labellumlänge zu Mallänge $\text{\O} 1,7 \pm 0.9$ mm. Sepalen einfarbig grün, kürzer als das Labellum; Sepalen lang und schlank, wenig kürzer als die Sepala, meist deutlich angedunkelt. Labellumunterseite grün, selten leicht rötlich. Die Art ist auf Grund der späten Blühzeit und der Blütengröße mit keiner anderen Art zu verwechseln. Von *Ophrys phaidra* unterscheidet sich die neue Art durch ihr dunkleres Labellumkolorit, das leicht gerunzelte Mal, der Malfarbe, die stets dunkelgraublau und nicht glänzend ist.

Holotypus: Blüte in Alkohol, zentrales Süd-Kreta, 5km nördlich Spili Richtung Gerakari, N35°, 12' 43,4'' / EO24°, 33' 31,6'', 760m, niedere und degradierte Phrygana, 2.5.2004 leg. H.F. PAULUS, in coll. Herbarium des Botanischen Institutes der Universität Wien.

Bestäuber: *Andrena (Holandrena) variabilis*

Derivatio nominis: Abgeleitet von den Kedros-Bergen. Kedros ist zwar das griechische Wort für Zedern, dürfte sich aber, da die Gattung *Cedrus* in Kreta wohl nie vorgekommen ist, auf den ähnlich aussehende *Juniperus* beziehen.

Blühzeit: Im Bereich Gerakari ab Ende April, meist ab Anfang Mai.

Verbreitung: Bislang nur auf dem Hochplateau der Nordwestflanke des Kedros zwischen oberhalb Spili, Gerakari und Kissos.

1.2.8. *Ophrys iricolor* DESFONTAINES 1807

Die großblütige und auffällig leuchtend blau gefärbte Art mit intensiv roter Labellum Unterseite beginnt in Kreta erstaunlich spät zu blühen, nämlich frühestens ab Mitte März. Darin unterscheidet sie sich von Populationen in

Karpathos, Rhodos, Kos oder Samos, wo die Art vielfach schon Ende Februar blüht. Ob dies in einem Zusammenhang mit der noch wesentlich früher blühenden *O. mesaritica* steht, kann nur vermutet werden. Damit meine ich, dass es vielleicht einen Zusammenhang zwischen dem Vorkommen der zweifellos nah verwandten sehr früh blühenden *O. mesaritica* gibt und dem in Kreta etwas späteren Blühbeginn von *O. iricolor*. Bei der Besprechung von *O. mesaritica* werde ich darauf zurückkommen. Der Bestäuber ist die große schwarze *Andrena morio*, die ein grau behaartes Pronotum besitzt. Hier gibt es Nachweise aus Kreta, aus Rhodos, Samos, Lesbos, Naxos und Südgriechenland. Die DNA-Proben aus Kreta, Karpathos, Attika und Kephallonia clustern sehr gut zusammen und belegen die Einheitlichkeit der Art.

1.2.9. Das Verhältnis von *Ophrys mesaritica* – *O. iricolor* ssp. *maxima* (*Ophrys eleonora*) (Abb. 8, Abb. 10)

Bis vor kurzem dachten wir, dass *O. mesaritica* ein Endemit von Südkreta ist. Inzwischen haben wir gut belegt Funde auch von anderen Inseln.

Vor einigen Jahren zeigte mir MONIKA HIRTH im Norden von Korfu im Februar blühende *iricolor* ähnliche Pflanzen, die *O. mesaritica* sehr ähnlich sehen. Verwirrend waren die Bestäuberbefunde. Sie wurden nämlich von *Andrena nigroaenea* bestäubt. Dies war deshalb verwirrend, da wir an weit abgelegenen anderen Fundorten in Korfu *O. lupercalis* gefunden hatten und diese dort ebenfalls von *Andrena nigroaenea* bestäubt wurden^V. Es erhob sich allerdings die Frage, ob es sich nicht eher um *Ophrys iricolor* ssp. *maxima* handelt, da eine phylogeographische Verbindung zu Südkreta schwer vorstellbar erschien. Diese Unterart, auch unter dem Namen *Ophrys eleonora* geführt, kommt in Sardinien, im Süden Korsikas, in Malta und Gozo und meines Erachtens auch in N.Tunesien vor. In Korfu haben wir für diese frühe „*O. iricolor*“ zu meinem Erstaunen *Andrena nigroaenea* gefunden. Da wir viele Pseudokopulationen beobachten konnten, ist der Bestäuber gut belegt. Wir hatten bereits früher für Sardinien zeigen können, dass die dortigen Mischpopulationen zwischen *O. lupercalis* und *O. iricolor* ebenfalls *Andrena nigroaenea*, allerdings auch *Andrena morio* als Bestäuber besitzen. Auch in Malta ist der Bestäuber *Andrena nigroaenea*. Ich habe in verschiedenen Jahren mehrfach Pseudokopulationen der dort sehr früh (Mitte Dezember) zu blühen beginnenden Art gesehen. Dies gilt schließlich auch für die nordtunesischen Pflanzen. Auch hier habe ich viele Pseudokopulationen mit *Andrena nigroaenea* gesehen.

Von N.Tunesien ist sie vermutlich unter dem Namen *O. vallesiana* erneut beschrieben worden. Sie wurde nach Pflanzen aus dem Jebel Amar 20 km nordwestlich Tunis in N.Tunesien beschrieben. Es handelt sich um ein hügeliges

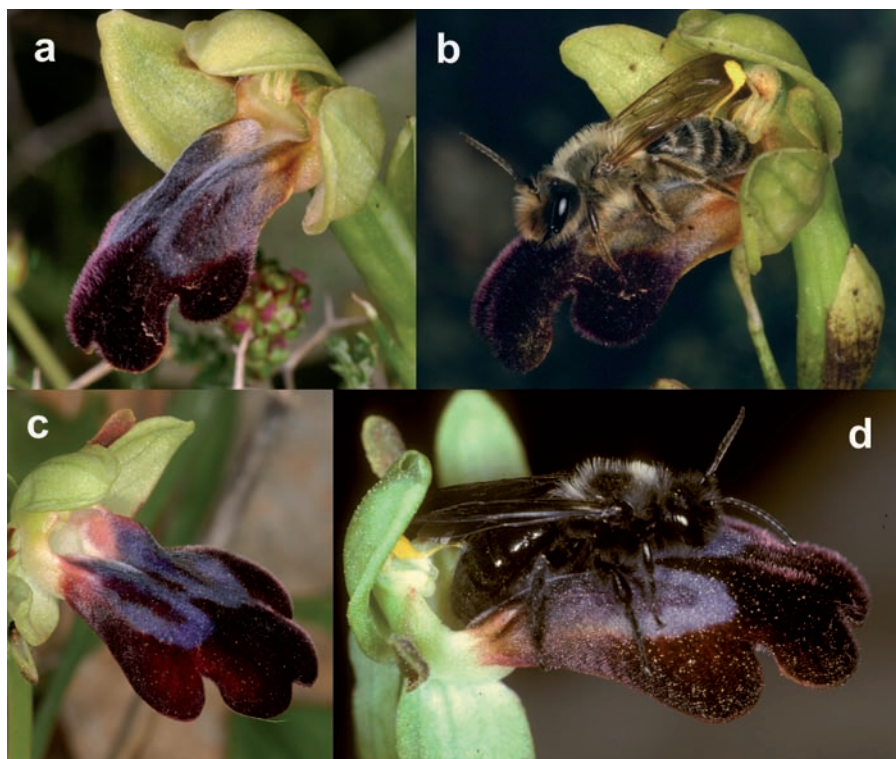


Abb. 8: *Ophrys mesaritica* (a: S.Kreta westlich Zaros, 450m, 17.3.2005) galt bislang als sehr früh blühender Endemit in Südkreta. Der neu entdeckte Bestäuber ist *Andrena nigroaenea* (b). *Ophrys iricolor* ist dagegen im östlichen Mittelmeergebiet weit verbreitet und blüht auch deutlich später (c: SO.Kreta, Kallivitis östlich Ierapetra, 28.3.2006); der Bestäuber ist die große schwarze *Andrena morio* (d. Insel Lesbos 12.4.1989).

Kalk-Lößgebiet, das nur wenig beweidet wird und an vielen Stellen über ausgedehnte Kleinterrassen versucht wird aufzuforsten. Auf dem höchsten Punkt befindet sich eine Fernsehstation für den Bereich der Großstadt Tunis. Hier wächst ab Januar eine kräftige, z.T. außerordentlich hochwüchsige *fusca*-Form, die in ihrem Blütencharakter zwischen *O. fusca* und *O. iricolor* steht. Die Lippenoberseiten sind in den meisten Fällen deutlich *iricolor*-ähnlich, auf ihren Unterseiten oft jedoch völlig grün. Aus diesem Variationsspektrum haben wohl DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN (1994) ein „Segment“ als *Ophrys vallesiana* neu beschrieben. Nach der Beschreibung und dem beigegebenen Foto (fig. 2b) ist allerdings völlig unklar, welche Pflanzen sie tatsächlich gemeint haben. Sie geben eine Labellumlänge von 12–15 mm an und bezeichnen sie kleinblütiger als *O. eleonora*. Im Jebel Amar-Gebiet ist die Art häufig und man kann alle

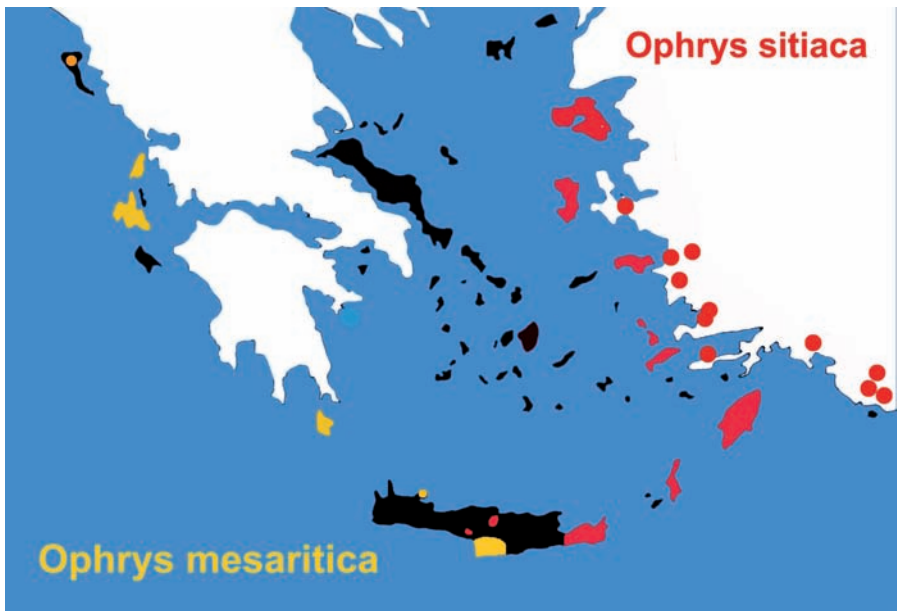


Abb. 10: Areale von *Ophrys mesaritica* und *O. sitiaca*. *O. mesaritica* ist jetzt auch von Kythera und den Ionischen Inseln bekannt. Da beide dieselbe Bienenart als Bestäuber haben (*Andrena nigroaenea*), dürfen beide Arten nicht zusammen vorkommen. Die genauere Kartierung in Kreta zeigt, dass selbst hier beide Arten niemals syntop verbreitet sind.

Abstufungen von eher kleinblütig (13mm) bis ziemlich großblütig (über 22mm) finden ohne dass hier ein Hiatus zwischen als zwei Arten trennbare Formen ausfindig zu machen wäre. Wir kennen ähnliche Blütentypen mit vergleichbarer Varianz bereits sehr gut aus Sardinien. Wir haben sie dort *Ophrys iricolor* subsp. *maxima* (Terracciano) PAULUS & GACK 1999 (= *O. eleonorae*) (PAULUS & GACK 1995, 1999) benannt. Nach gründlichem Studium im gesamten Jebel Amar-Gebiet über 3 Jahre sind wir nahezu sicher, dass DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN (1994) eine "Variante" der sehr variablen hybridogenen Sippe *Ophrys iricolor* subsp. *maxima* als neue Art beschrieben haben. Diese Art ist auch in Tunesien offenbar nicht selten und beginnt im Küstenbereich von Hamamet in vielen Jahren schon Ende Januar/Anfang Februar zu blühen. Ähnlich wie in Sardinien zeigen die Blüten zwar überwiegend eindeutiges *iricolor*-Aussehen. Ihre Unterseiten sind jedoch oft grün oder nur schwach rötlich und zeigen nicht selten einen grün-gelblichen Saum. Hier gibt es aber erstaunliche Unterschiede zwischen den verschiedenen Populationen. Während diejenigen von Teboursouk und von Beni Khiair überwiegend *iricolor*-Aussehen haben, sind diejenigen im Jebel Amar außerordentlich variabel. Ausgerechnet im locus typicus von *O. vallesiana* findet

sich diese große Streubreite von *O. lupercalis* (sensu *nigroaenea-fusca*) und typischer *O. iricolor*. Auch die Größenvarianz der Lippen ist groß. Im Bereich des feuchteren Jebel Amar finden sich in Senken oft geradezu riesige Pflanzen mit sehr starken Stielen und Blüten mit bis über 20 mm langen Labellen (Maximum 28 mm). Dies macht den Eindruck, als ob auch in Tunesien diese Pflanzen stellenweise gefestigte Hybridpopulation aus *O. lupercalis* und *O. iricolor* ausbilden. Die Beschreibung als weitere Art *O. vallesiana* (Tunesien) neben *O. eleonora* (Sardinien) für diese im Gesamtbild eindeutig als *O. iricolor* auffassbare Sippe ist daher meines Erachtens nicht wirklich zu rechtfertigen.

Dies passt auch sehr gut zu biogeographischen Befunden. Zwischen Sardinien und Tunesien hat es glazial und präglazial Landverbindung gegeben, über die es einen regen Floren- und Faunenaustausch gegeben hat. Die Vereinigung mit *O. iricolor* subsp. *maxima* ist daher auch unter diesem Gesichtspunkt als sinnvoll zu erachten.

Wenn die Vereinigung mit der sardischen hybridogenen *O. iricolor* subsp. *maxima* zutrifft, dann sollten auch die tunesischen Pflanzen gleichzeitig zwei Bestäuber haben, nämlich die beiden Bienenarten, die die jeweiligen Bestäuber der beteiligten Sippen sind: *Andrena morio* und *Andrena nigroaenea*. Wie schon gesagt, kenne ich bislang nur *Andrena nigroaenea* als Bestäuber.

Zurück zu *Ophrys mesaritica*. DELFORGE (1993) hat die Pflanzen aus Malta *O. mesaritica* zugeordnet. So lange wir den Bestäuber der kretischen *O. mesaritica* nicht kennen, kann man zwar die große Ähnlichkeit konstatieren, müssen aber uns fragen, wie denn all diese Populationen alle je zusammengehängen sollen.

2005 gelang es mir nun endlich, den Bestäuber der kretischen *O. mesaritica* zu finden. Die Überraschung war sehr groß, als dieser sich als *Andrena nigroaenea* herausstellte. Mit den letzten noch blühenden Exemplaren (14.3.2005) westlich von Zaros (das ist ein neuer Fundort für diese Art) gelang es mir noch etliche Pseudokopulationen zu provozieren. Es wurde schließlich noch besser. Der Co-Autor PHILIPP SCHLÜTER war zwecks DNA-Proben kurz nach Karpathos und Kythera gefahren. Er brachte *O. iricolor* oder auf den ersten Blick ähnliche Pflanzen mit. Im Bestäubertest entpuppten sich die Pflanzen aus Kythera als *O. mesaritica*, jene aus Karpathos als *O. iricolor*. Die genaueren Blütenanalysen zeigten dann auch, dass diese Zuordnungen auch Blüten morphologisch zutrafen.

Ich fuhr schließlich Ende März über Athen nach Kephallonia, um mich dort mit Frau MONIKA HIRTH zu treffen. Südlich des Flughafens Athen bei Koropi standen die allerletzten *Ophrys lupercalis* (praktisch verblüht), viele frisch aufgegangene *Ophrys leucadica* und einige *Ophrys iricolor*. Außerdem blühten bereits viele *Ophrys „bremifera“*, einige *O. ferrum-equinum* und viele *Ophrys phryganae* in der sehr kleinblütigen Variante des griechischen Festlandes. Dort fliegende *Andrena nigroaenea*-Männchen versuchten auf den verblühten *O. lupercalis* zu kopulieren, niemals jedoch auf den *O. leucadica* oder gar *O. iricolor*. Mit *O. leucadica* kopulierten viele der frisch geschlüpften *Andrena flavipes*-Männchen.

In Kephallonia angekommen, zeigte mir Frau Hirth eine Blütenkollektion einer *O. iricolor* ähnlichen Pflanze von Levkas. Sie erinnerten mich sofort an *O. mesaritica*. Da ich bei Athen einige *Andrena nigroaenea*-Männchen gefangen und lebend mitgenommen hatte, bot ich diesen jene Blüten aus Levkas an. Zu unserer Freude kopulierten sie sofort heftig mit den Blüten. Ihnen anschließend und im Wechsel gebotene *O. leucadica*, *O. cinereophila* (von Athen) oder *O. iricolor* (von Athen) wurden stets ignoriert !

In Kephallonia fanden wir schließlich an zwei Lokalitäten in ca. 400-500m Seehöhe viele total verblühte *fusca*-Pflanzen, die trotz des Zustandes als *iricolor* ähnlich identifizierbar waren. Zum Glück fand ich eine noch intakte Pflanze, bei der die Blüte eindeutig als *O. mesaritica* erkennbar war: Lippe dunkel, leuchtend blaugraues Mal, basale Labellum-Längswulste, Unterseite grün mit leicht rötlichem Einschlag. Eines meiner *Andrena nigroaenea*-Männchen zeigte noch schwache sexuelle Erregung und versuchte eine Kopula.

Nach all diesen Befunden haben wir nun ein neues Bild der Verbreitung von *Ophrys mesaritica*. Die Art hat als Bestäuber *Andrena nigroaenea*. Belege dafür stammen aus Korfu, Levkas, Kephallonia, Kythera und natürlich Kreta. Damit ist die Art von Südkreta über Kythera zu den Ionischen Inseln verbreitet. Ob sie auch in der westlichen Peloponnes vorkommt, ist derzeit nicht bekannt.

DNA-Analysen

Wir waren nun sehr gespannt, was die DNA-Analysen zu den Zuordnungen sagen werden. Es ist hier nicht der Ort, auf die Ergebnisse im Detail einzugehen. Dazu möge man in SCHLÜTER et al. (2007a-f) nachlesen. Zunächst clusterten die Proben innerhalb von Kreta gut zusammen und vor allem, sie sind klar getrennt von *O. iricolor*. Erwartungsgemäß stellt *O. mesaritica* eine Schwesterart zu *O. iricolor* dar. Interessant sind dagegen die Befunde aus Kephallonia und Levkas. Die *O. mesaritica*-Proben clustern jeweils mit den dortigen *O. iricolor*. Daraus könnte man den Schluss ziehen, dass entweder *O. mesaritica* häufiger mit den lokalen *O. iricolor* hybridisieren oder aber dass *O. mesaritica* mehrfach konvergent aus *O. iricolor* entstanden ist. Anhand der vorliegenden Daten lässt sich dies nicht entscheiden. Leider hatten wir zu wenige Daten bezüglich *O. lupercalis*, die ja *Andrena nigroaenea* als Bestäuber hat. Unsere AFLP-Daten sprechen aber gegen eine Hybridisierung mit den lokalen *O. lupercalis*. So bleibt als möglicher Hybrid- oder Introgressionspartner *O. iricolor*, die außerdem als die spät blühende Form und deutlich weiter verbreitet eher als Ursprung anzusehen ist. Andererseits lassen sich jedoch die *O. mesaritica*-Populationen anhand ihrer Blüten morphologischen Charakteristika gut zusammenfassen. Dies gilt übrigens auch für die Pflanzen aus Korfu, die nun ganz klar als *O. mesaritica* klassifiziert werden können.

In diesem Zusammenhang muss nun auch *O. iricolor* ssp. *maxima* (*O. eleonorae*)

gesehen werden. Diese ist der *O. mesaritica* durchaus ähnlich. Eine brauchbare Unterscheidung beider ist, dass *O. iricolor* ssp. *maxima* stets einen gelbgrünen Randsaum auf der Labellumunterseite hat, der bei *O. mesaritica* fehlt.

Sie ist nun aber ganz sicher aus der Hybridisierung oder häufigen Introgression zwischen *O. iricolor* und *O. lupercalis* hervorgegangen (GÖLZ & REINHARD 1988, 1990, PAULUS & GACK 1995, STÖCKL et al. 2005). Dies muss aber schon ziemlich lange zurückliegen, da *O. iricolor* ssp. *maxima* eine interessante Verbreitung aufweist, die sonst nur sehr alte tyrrhenische Elemente besitzen, nämlich Korsosardinien, Malta, Tunesien, O. Algerien. Tatsäch clustern sardische *O. iricolor* ssp. *maxima* **nicht** mit *O. mesaritica* oder *O. iricolor*! Die taxonomische Fassung dieses Komplexes ist nun durchaus schwierig. Blütenmorphologisch ist es sinnvoll, von *O. iricolor* ssp. *iricolor* zu sprechen, wenn man die südosteuropäisch-kleinasiatischen Populationen meint. Die zentralmediterranen Formen in Korsosardinien-Malta-Tunesien bilden eine weitere Einheit, die als *O. iricolor* ssp. *maxima* bezeichnet werden können. Für beide gilt, dass sie *Andrena morio* als Bestäuber haben. Bei den *O. iricolor* ssp. *maxima* Formen „mischt“ offensichtlich außerdem *Andrena nigroaenea* mit. Leider konnte ich bislang in Malta und Tunesien nur *Andrena nigroaenea* als Bestäuber nachweisen. Ob auch *Andrena morio* mitbestäubt, ist noch offen.

Im Falle von *O. mesaritica* hat sich nun herausgestellt, dass sie weiter verbreitet ist als bislang angenommen. Abgesicherte Nachweise gibt es aus Südkreta, Kythera, Kephallonia, Levkas und N.Korfu. Vermutlich kommt sie auch in Zakynthos vor, möglicher Weise auch auf dem jeweils benachbarten griechischen Festland. Man müsste hier Anfang-Mitte März auf Suche gehen.

1.3. *Ophrys omegaifera*-Gruppe

In diese Artengruppe gehören aus Kreta *O. omegaifera*, *O. fleischmannii*, *O. basilissa* und als Zwischenart zur *fusca*-Gruppe *O. sitiaca*. Im übrigen Mittelmeerraum gehören hierher noch *O. dyris* und *O. algarvensis*, als weitere sogenannte „Zwischenarten“ *O. vasconica*, *O. israelitica* und vielleicht sogar *O. mirabilis*. Die engeren Arten der Gruppe werden von Arten der Gattung *Anthophora* bestäubt. *O. sitiaca* und *O. israelitica* sind wahrscheinlich hybridogenen Ursprungs. Zumindest vermittelt ihre Blütenmorphologie diesen Eindruck. Im östlichsten Mittelmeerraum nehmen sie bestäubungsökologisch die dort fehlenden *Ophrys leucadica* und *O. lupercalis* ein (PAULUS & GACK 1990a,c). Ihre Bestäuber sind *Andrena nigroaenea* (*sitiaca*) und *Andrena flavipes* (*israelitica*). *O. algarvensis* vom Süden der iberischen Halbinsel hat interessanter Weise *Colletes albomaculatus* als Bestäuber (Nachweise April 2004 nahe Torremolinos/Malaga, PAULUS unveröff.). Ziel unserer DNA-Analysen war hier zu prüfen, ob die Artengruppe monophyletisch ist und natürlich, wie sich *O. sitiaca* einordnen läßt.

1.3.1. *O. omegaifera* FLEISCHMANN 1925 (Abb. 11a)

Die Art ist im südöstlichen Mittelmeerraum weit verbreitet, vor allem in Kreta, Karpathos, Rhodos, entlang der türkischen Ägäisküste nach Norden über Samos mindestens bis Chios, südwestliche Türkei, dann Naxos. Als Bestäuber haben wir

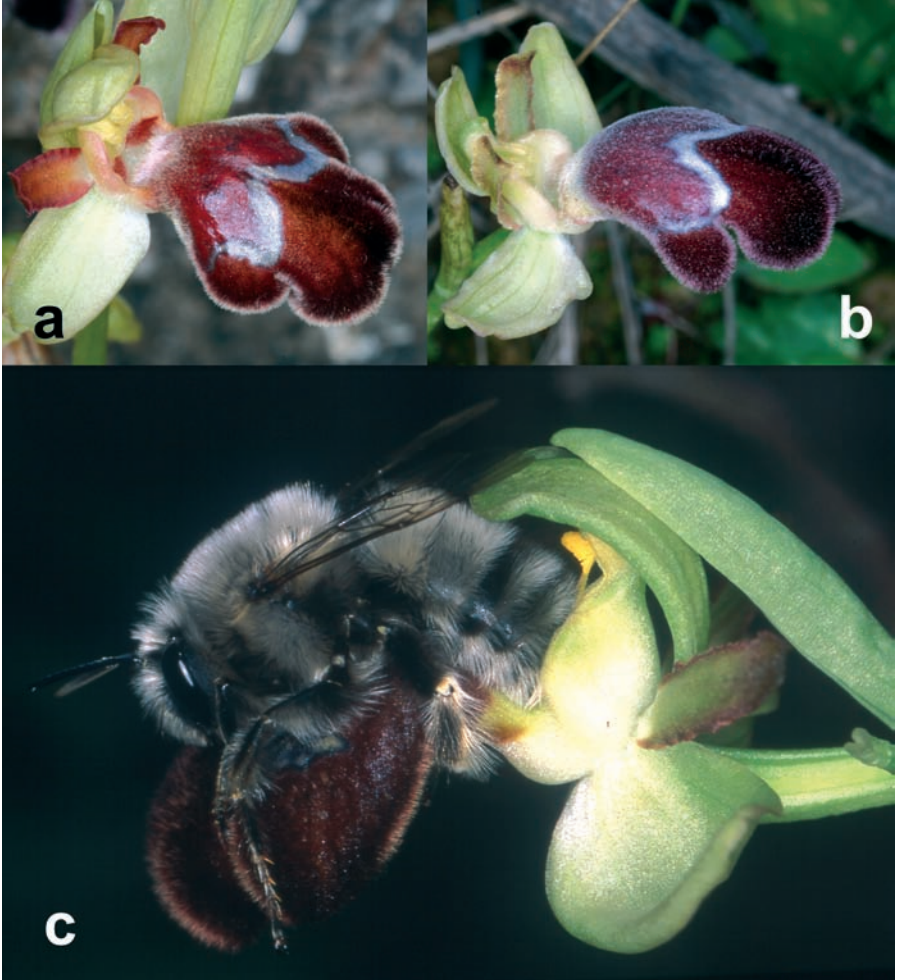


Abb. 11: *Ophrys omegaifera* (a) und *O. basilissa* (b) sind zwei ähnliche Arten, die phänologisch gut getrennt sind. Doch kommt es lokal sehr wohl zu Blüh-Überschneidungen (a + b: beide S.Kreta Vasiliki, Asteroussia-Berge 17.3.2005); doch Bestäuber-Wahltests zeigten, dass beide Bestäuber stets nur „ihre“ *Ophrys*-Art wählen: c.: *Anthophora subterranea* (= *nigrocincta*) nur *Ophrys basilissa* (S.Kreta, Phaistos 18.2.2001) und *Anthophora dalmatica* (= *atroalba ssp.agamoides*) nur *O. omegaifera*.

schon früh *Anthophora dalmatica* (= nach BROOKS 1988 neuer Name für *A. atrolba* ssp. *agamoides*) in Kreta (PAULUS & GACK 1986), Karpathos, Rhodos und Naxos (PAULUS & GACK 1990a,c) feststellen können. In Rhodos fand sich jedoch oft als weiterer Bestäuber *Anthophora nigriceps*, ohne dass wir Hinweise hatten, eine weitere Art vor uns zu haben. In der Zwischenzeit mehrten sich jedoch Hinweise, dass in Rhodos eventuell eine frühe und eine späte *omegafera* vorkommen. Ganz sicher ist dies in Samos, wo ich zusammen mit MONIKA HIRTH im Februar 2005 frisch aufblühende Pflanzen von einer *omegafera*-Sippe fand, die im Kolorit an *O. basilissa* erinnerten, deren Blüten aber zu klein schienen. Nach Aussage von Frau Hirth blüht außerdem mindestens 4 Wochen später eine „normale“ *omegafera*. Bestäubertests in Samos zeigten schließlich, dass ein Teil der Pflanzen von *Anthophora nigriceps* heftig besucht wurden. Die, die nicht besucht wurden, gehörten vermutlich zu *O. basilissa*, wie sich allerdings erst nach der DNA-Analyse in Wien herausstellte. In Chios sah ich übrigens auch *Anthophora atriceps* mit abdominalen Pollinien (Mitte April 2005), so dass dieses Problem vielleicht auch auf dieser Insel besteht. Wir haben uns von der DNA-Seite noch zu wenig diesem Problem gewidmet, so dass ich noch nicht mehr sagen kann. Bislang deutet sich an, dass wir eventuell im Bereich der Dodekanes von Rhodos bis Chios eine weitere *omegafera*-Sippe haben, deren Bestäuber *Anthophora atriceps* ist.

1.3.2. *Ophrys basilissa* ALIBERTIS & REINHARD 1990 (Abb. 11 b, c)

Die großblütige *O. basilissa* ist in Kreta weit verbreitet (siehe Karte in KRETZSCHMAR et al. 2002). HIRTH & SPAETH (1994) fanden sie auch auf den Inseln Leros und Kalymnos, so dass der Fund auf Kos (PAULUS & SALKOWSKY 2007) nicht gänzlich überraschend war. TAYLOR (2005) gibt sie auch für Chios an. Inzwischen konnten PAULUS & HIRTH (unveröff.) diese Art auch in Rhodos nachweisen. Als Bestäuber hatte ich die große silbergraue *Anthophora subterranea* (unter dem damals gültigen Namen *Anthophora nigrocincta*) gefunden (PAULUS 1988). Ich hatte jedoch nur wenige Tiere gesehen, so dass dieser Befund einer Bestätigung bedurfte. Dies ist inzwischen ausgiebig geschehen. Zusammen mit HANS SALKOWSKI konnte ich nahe Phaistos in Südkreta im Februar 2003 zahlreiche Pseudokopulationen mit dieser auffälligen Pelzbiene sehen. Auch bei Gournia und Kalamafka fand ich weitere Tiere, die pseudokopulierten.

Auch in Kos flog die auffällige Pelzbiene an vielen Lokalitäten, so dass wir auf dieser Insel tatsächlich in kurzer Zeit viele sehr schöne Anflüge mit ausgiebigen Pseudokopulationen beobachten konnten. Damit ist bestätigt, dass *O. basilissa* eine eigenständige Spezies ist und dass die Populationen in Kos identisch sind mit denen in Kreta. Die Zusammengehörigkeit wurde durch unsere DNA-Analysen eindrucksvoll bestätigt (SCHLÜTER et al. 2007). Die Proben aus Kos clusterten

vollständig mit denen der verschiedenen Lokalitäten in Kreta. *O. basilissa* hat eine gewisse Anziehung auch für *Andrena*-Arten. In Kreta und Samos konnte ich mehrfach die silbergraue *Andrena bicolorata* bei heftigen Pseudokopulationen sehen. Doch waren diese Männchen stets zu klein, um Pollinarien zu entnehmen. Auch PRESSER (mündl.Mittl.) sah in Kreta eine *Andrena* (vermutlich *A. bimaculata*) auf *O. basilissa*. Diese Männchen kopulierten auch auf *O. cretica* (siehe <http://www.guenther-bleich.de/ophpoll6.htm>). Diese Bienen haben allerdings auch Pollinarien entnommen. Wie schon erwähnt fanden MONIKA HIRTH und ich im Osten von Samos *omegafera*-Pflanzen, deren Zuordnung keineswegs gesichert schien. Zu meiner Überraschung clusterten einige der Pflanzen von Samos vollständig mit *basilissa* aus Kreta und Kos. Daraus muss ich den Schluss ziehen, dass *O. basilissa* auch in Samos vorkommt und wir dies vor Ort nicht realisiert hatten. Um hier ein klareres Bild zu erhalten, müssen die Pflanzen in Samos genauer untersucht werden.

1.3.3. *Ophrys fleischmannii* HAYEK 1926

Die gut charakterisierte Art ist wohl auf Kreta endemisch. DELFORGE (1995) meldete sie zwar auch von Paros, doch gibt es trotz intensiver Nachsuche keine neuen Funde. Die Meldung von der Insel Idra bezieht sich ganz sicher nicht auf *O. fleischmannii*, sondern eher auf *O. israelitica* oder gar eine weitere unbeschriebene Art (Fotos LÄPPLE, Karlsruhe).

Unsere DNA-Proben stammen alle vom Thripti-Massiv, wo die Art offensichtlich einen Verbreitungsschwerpunkt hat. Als Bestäuber haben PAULUS & GACK (1990a) *Anthophora sicheli* gefunden. In Wahltests zeigten diese Pelzbienen keinerlei Interesse für *O. megalifera*.

1.3.4. *Ophrys sitiaca* PAULUS & ALIBERTIS 1988

Wir haben diese Art zwar aus Ost-Kreta beschrieben (Paulus 1988b), doch wie sich später herausstellte, ist sie in der südöstlichen Ägäis weit verbreitet. Die Blüte vermittelt den Eindruck einer hybridogenen Art zwischen *O. megalifera* aggr. und *O. fusca* aggr. Als Bestäuber fand ich in Kreta und Samos *Andrena nigroaenea*. Dies konnte später mehrfach bestätigt werden. Die Duftanalyse zeigte auch, dass *O. sitiaca* zu den parallel entstanden Arten gehört mit dem für *Andrena nigroaenea* attraktiven Duftspektrum (STÖCKL et al. 2005). Zur DNA-Analyse wurde Material aus Kreta, Kos und Samos herangezogen. Im Übrigen kann ich die Angaben von KRETZSCHMAR et al. (2002) nur bestätigen, dass die Art im Thripti-Massiv deutlich zurückgegangen ist. Die Typus-Lokalität ist schon vor vielen Jahren durch einen Waldbrand zerstört worden. Dort standen damals viele 100 Exemplare !

2. Arten aus Spanien:

2.1. *Ophrys dyris* MAIRE 1931

Ophrys dyris kommt im westlichen Nordafrika und in Südspanien vor. Weitere Lokalitäten finden sich in Katalonien und auf den Balearen. Unsere DNA-Proben stammen aus der Sierra de Mijas bei Torremolinos-Fuengirola in S.Andalusien. Es handelte sich Mitte April um die allerletzten noch blühenden Exemplare. Gleichzeitig fand ich in Hochblüte *Ophrys algarvensis*, so dass die DNA-Zuordnung zu *O. dyris* gesichert ist. Als Bestäuber fanden wir bereits vor vielen Jahren die grauschwarze *Anthophora atroalba* (PAULUS & GACK 1983a,b). Die östliche *A. atroalba* ist inzwischen als eigenständige Art *Anthophora dalmatica* abgetrennt worden. Sie ist der Bestäuber von *Ophrys omegaifera* (PAULUS & GACK 1986).

2.2. *Ophrys algarvensis* TYTECA & AYUSO & WALRAVENS 2003 (Abb. 12a-c)

Diese der *O. dyris* entfernte ähnliche Art wurde erst kürzlich abgetrennt. Sie blüht später als *O. dyris* und hat eher flache Lippen mit abstehenden Seitenlappen und sieht darin *Ophrys mirabilis* aus Sizilien ähnlich. Sie kommt vor allem in der Algarve in Südportugal vor, aber auch im Bereich der Sierra de Mijas in Andalusien. An zwei Fundstellen fand ich Mitte April viele Pflanzen in Hochblüte. Als Bestäuber stellte sich überraschenderweise die Seidenbiene *Colletes albomaculatus* heraus. Die Attraktion war sehr stark und ich sah viele Pseudkopulationen mit mindestens 10 verschiedenen Männchen. Gleichzeitig gebotene *O. dyris* wurde ignoriert. Dieselbe Bienenart ist übrigens der Bestäuber von *Ophrys gortynia* in Kreta (PAULUS unveröff.). Leider haben wir diese neue Art in unsere DNA-Auswertung noch nicht einbeziehen können.

2.3. Einige Ergebnisse der DNA-Analysen

Alle Arten der engeren Gruppe (*omegaifera*, *dyris*, *basilissa* und *omegaifera*) gehören zusammen. In einigen Analysen fällt allerdings *O. dyris* heraus.

O. basilissa von Kreta, Kos und Samos gehören zusammen. Auch *O. omegaifera* aus Kreta und Samos clustern gut zusammen.

Interessant sind die Resultate für *O. sitiaca*. Sie enthält Genom von *O. omegaifera* und ist über die AFLP-Daten fast immer nicht zu trennen. Dies scheint die These einer hybridogenen Entstehung zu stützen. Die frühe Blühzeit und *Andrena nigroaenea* als Bestäuber impliziert als ursprünglichen Kreuzungspartner *Ophrys lupercalis*, die allerdings im gesamten heutigen Areal von *O. sitiaca* fehlt. Dies könnte bedeuten, dass *O. lupercalis* über die vermutete „Palaeohybridisierung“ vollständig in *O. sitiaca* aufgegangen ist. Interessant wäre hier der Vergleich mit

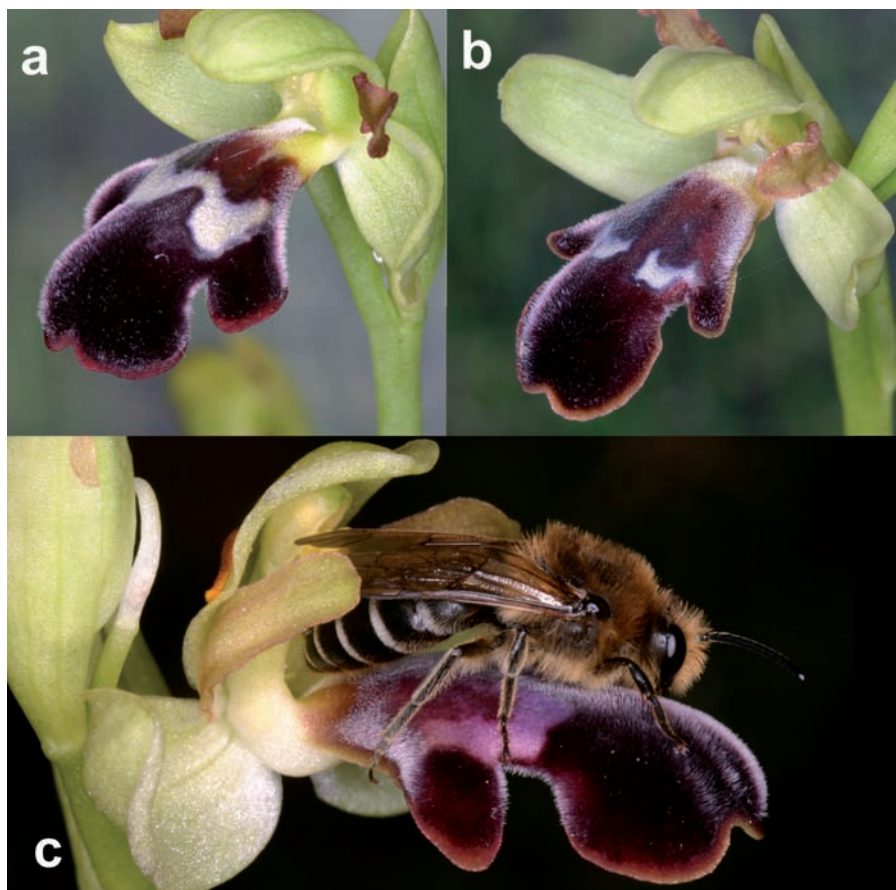


Abb. 12: Die Seidenbiene *Colletes albomaculatus* ist der Bestäuber der südspanischen *Ophrys algarvensis* (a – c) (S.Spanien, Andalusien, Las Delicias bei Coin, 11.4.2004).

Ophrys israelitica. Hier scheint dasselbe parallel gelaufen zu sein. Der Kreuzungspartner sollte hier *O. leucadica* sein. Auch hier schließen sich *O. leucadica* und *O. israelitica* in ihrer Verbreitung aus. Phylogeographisch noch nicht verstanden ist hier die Verbreitungsenklave von *O. israelitica* in Naxos und Andros, die vollständig umschlossen ist von *O. leucadica*-Vorkommen.

2.4. *Ophrys sitiaca* und *O. mesaritica* haben denselben Bestäuber

Da beide Arten denselben Bestäuber, nämlich *Andrena nigroaenea*, haben, stellt sich die Frage, wie beide Hybridisierung vermeiden. Eine genaue Arealanalyse in

Kreta, wo beide Arten zusammen vorkommen könnten, zeigte aber rasch, dass sie niemals syntop wachsen. *O. sitiaca* kommt in Kreta praktisch nur im Thripti-Massiv und sehr einzeln im östlichsten Kreta, am Jouchtas südlich Knossos und östlich Agia Galini in Südkreta vor. *O. mesaritica* dagegen ist ausschließlich in den Asteroussia-Bergen, bei Phaistos und westlich Zaros verbreitet. Einzelne Angaben in KRETZSCHMAR et al. (2002) stammen aus Acrotiri und bei Rodovani. Über die Gründe der völlig getrennten Areale innerhalb Kretas wissen wir nichts. Sie führen aber dazu, dass eine Hybridbildung de facto nicht stattfindet.

3. Bemerkung zu einigen Arten der *fusca*-Gruppe in Rhodos

PAULUS (2001b) hatte aus Rhodos auf Grund blütenmorphologischer, phänologischer Differenzen und teilweise auf Grund von neuen Bestäuberbefunden eine Reihe neuer Arten aus dem *fusca*-Kreis beschrieben. Die früh blühenden Arten haben wir nur bedingt in unsere Untersuchungen einbeziehen können, da wir nicht früh genug in Rhodos waren. Dies betrifft vor allem *O. leucadica*, *O. cinereophila* und *O. sitiaca*.

3.1. *Ophrys attaviria* WENKER & RÜCKBRODT 1990

Diese großblütige, ab Anfang April zu blühen beginnende Art hat *Andrena labialis* als Bestäuber (Untersuchungen in den Jahren 2003, 2005: PAULUS unveröff.). Alle Populationen clustern sehr gut zusammen, auch die Pflanzen bei Lachania im Süden der Insel. Diese wurden verschiedentlich als mutmaßliche *O. eptapiigiensis* bezeichnet und daraus abgeleitet, *eptapiigiensis* sei eine Variante von *O. attaviria*. Dieser Schluss ist nicht begründet, da die Lachania-Populationen auch auf Grund der AFLP-Daten tatsächlich zu *O. attaviria* gehören.

3.2. *Ophrys eptapiigiensis* H.F. PAULUS 2001

Leider konnten wir die deutlich vor *O. attaviria* blühende Art nicht mehr finden, so dass wir keine DNA-Proben sammeln konnten. Das ist sehr schade, da gerade um diese Art viele Diskussionen bestehen. Doch scheint mir allen gemeinsam zu sein, dass niemand die echte *O. eptapiigiensis* gesehen hat. Wie schon erwähnt, gehören die südrhodischen Populationen bei Lachania zu *O. attaviria*.

3.3. *Ophrys parvula* H.F. PAULUS 2001

Diese markante, sehr kleinblütige Art habe ich vom Südzipfel in Rhodos beschrieben (N35° 53' 30,2"/O 27° 46' 40,7", 50m) und stellt sich auch nach den DNA-Daten als gut begründete Art heraus. Ihr Bestäuber ist die kleine *Andrena*

tomora (PAULUS 2001b). Sie clustert auf Grund einer hohen genetischen Distanz in keiner Analyse mit *O. cinereophila* und hat mit ihr auch nichts zu tun. Sie stellt in der lokalen Analyse (nur Rhodos) eine Schwesterart zu *O. leucadica* dar! Bislang kennen wir diese Art nur aus dem äußersten Süden von Rhodos.

3.4. *Ophrys persephoniae* H.F. PAULUS 2001

Diese markane, hochwüchsige Waldart ist im Zentrum von Rhodos weit verbreitet. Sie hat gewisse Ähnlichkeiten mit *Ophrys blitopertha* und könnte mit ihr verwandt sein. Sie blüht aber deutlich vor der Käfer-*fusca*. Der kleine Blatthornkäfer *Blitopertha lineolata* zeigte auch keinerlei Interesse für *O. persephoniae*. Einen Bestäuber habe ich bisher nicht finden können. Offenbar ist die Art auch in der Südwesttürkei verbreitet (KREUTZ 2003) und wird auch von Chios angegeben (TAYLOR 2005). Die mutmaßlichen *O. persephoniae* von Chios, die ich gesehen habe, gehören jedoch alle zu *O. blitopertha*. In den DNA-Analysen der rhodischen Pflanzen stellen sie sich als eine gut geschlossene Einheit dar und als nahe Verwandte von *O. leucadica* heraus. Allerdings hatten wir kein Material von *O. blitopertha*, so dass daraus kein weiterer Schluss gezogen werden kann.

3.5. *Ophrys lindia* H.F. PAULUS 2001

Ich habe diese Art vom Südzipfel südlich Kattavia in Rhodos beschrieben. Dort blüht sie in „feuchteren“ Senken ab Ende März. Als Bestäuber habe ich später *Andrena truncatilabris* finden können (PAULUS 2006). Ich hatte zwar nur 3 Männchen, die aber auf vielen Blüten zahlreiche Pseudokopulationen zeigten. *Andrena labialis*, *Andrena tomora* und die allerletzten Männchen von *Andrena flavipes* ignorierten die Blüten.

Ich habe zwar mehrfach Proben am locus typicus (N 35° 53' 37,1''/O 26° 46' 21,5'', 40m) gesammelt, doch war aus ihnen aus unbekanntem Gründen nie genügend DNA-Material zu extrahieren. So musste die schöne Art unberücksichtigt bleiben.

3.6. *Ophrys omegaifera* FLEISCHMANN 1925

Im Bergland von Rhodos (Profitis Elias und am Attaviros) fanden wir im April noch einige blühende Pflanzen. Diese Proben clusterten sehr gut untereinander und vor allem mit den kretischen Populationen. Als Bestäuber haben wir schon vor Jahren dieselbe Pelzbieneart gefunden, wie in Kreta, Karpathos, Naxos, nämlich *Anthophora dalmatica*, die früher *A. atroalba* ssp. *agamoides* genannt wurde. Wie schon erwähnt, findet man aber nicht selten die schwärzlichere *Anthophora atriceps* mit abdominalen Pollinarien, bei denen ich nicht sicher bin, ob sie diese nicht doch von einer früher blühenden Form von *O. omegaifera* haben. Bestärkt wurde ich in dieser Annahme durch unsere Befunde in Samos, wo dies ganz offensichtlich so ist.

4. Neue Bestäuberbefunde in Kreta und Rhodos

Der Vollständigkeit halber sollen hier ein paar neue Bestäuberbefunde kurz besprochen werden.

4.1. Kreta

Ophrys gortynia (BAUMANN & KÜNKELE) PAULUS 1988 (Abb. 13)

Nachdem es mir seit vielen Jahren nicht gelungen ist, einen Bestäuber zu finden, war ich im Mai 2005 erfolgreich. Die Überraschung war groß, als sich die Seidenbiene *Colletes albomaculatus* (Colletidae) als sehr effektiver Pollinator herausstellte. Die bei Fotinos-Armeni südlich Rethymnion vor allem an *Reseda* patrouillierenden Männchen stürzten sich immer wieder auf *Ophrys gortynia*-Blüten und pseudokopulierten sehr heftig. Damit ist endlich der Artstatus dieser aus der *O. sphegodes*-Gruppe stammenden Sippe bestätigt. Bemerkenswert ist, dass dieselbe Bienenart der Bestäuber von *Ophrys algarvensis* in Andalusien ist. Hier konnte ich im April 2004 zahlreiche Pseudokopulationen sehen.



Abb. 13: Die Seidenbiene *Colletes albomaculatus* ist der Bestäuber von *Ophrys gortynia* (links: Südost-Kreta, Pilalimata 2.4.2006; rechts: Westkreta bei Armeni, 11.5.2005).

Ophrys cretensis (BAUMANN & KÜNKELE) PAULUS 1988

PAULUS & GACK (1990) konnten *Andrena vachali* als Bestäuber finden. In den letzten Jahren konnte ich dies vielfach bestätigen, so dass auch hier der eigenständige Artstatus bestätigt ist.

***Ophrys cf. herae* aus Kreta ist *Ophrys grammica* (WILLING & WILLING)
DEVILLIERS & DEVILLIERS-TERSCHUREN**

Nachdem HIRTH (2005) endlich die Artengruppe um *Ophrys herae*, *grammica*, *epirotica* etc. geklärt hat, ist jetzt klar, dass die sehr früh blühende, bislang unspezifisch als *Ophrys cf. pseudomammosa* oder *O. cf. herae* geführte Art zu *Ophrys grammica* gehört. Als Bestäuber habe ich schon früher *Andrena nigroaenea* nachweisen können. *Ophrys herae* wurde aus Samos beschrieben und hat *Andrena thoracica* als Bestäuber. Hierher gehört auch *Ophrys janrenzii*, die nun als geographische Rasse zu *O. herae* gestellt werden konnte (HIRTH 2005). *Ophrys grammica* hat als Bestäuber *Andrena nigroaenea*. Nachweise gibt es aus Korfu (HIRTH 2005), aus Leukas und Kefalonia (PAULUS & HIRTH, unveröff.). Interessant ist allerdings, dass es in Kreta eine weitere cf. *O. grammica* gibt, die erst Anfang-Mitte April zu blühen beginnt. Die frühe *grammica* beginnt im Januar zu blühen und ist in der Regel Mitte-Ende März vollständig abgeblüht. Die späte *grammica* wächst an gänzlich anderen Standorten. Ich kenne sie vor allem von den unteren Südhängen des Ida-Gebirges (Zaros), Vasiliki in den Asteroussia-Bergen und von Rodovani (in Westkreta). Die Pflanzen sind Ende April/Anfang Mai in Hochblüte. Ihre Blüten sind etwas kleiner als die der frühen Variante, aber größer als die von *Ophrys cretensis*. Taxonomisch schwierig, aber biologisch interessant ist der Befund, dass auch diese Pflanzen von *Andrena nigroaenea* bestäubt werden. Es handelt sich hierbei um die 2. Generation dieser Bienenart. Dies ist demnach vermutlich eine Parallele zu *Ophrys lupercalis* und *O. arnoldii* in NO.Spanien (ARNOLD 1996). Ich werde an anderer Stelle darüber ausführlicher berichten.

***Ophrys grigoriana* KRETZSCHMAR & KRETZSCHMAR 1995**

Diese eigenständige Art ist nicht identisch mit *Ophrys sphaciotica*. Letztere ist eindeutig ein Synonym mit *Ophrys spruneri*, wie die Untersuchung des Typus im Naturhistorischen Museum Wien erbrachte (PAULUS 2006). Als Bestäuber tritt die große *Xylocopa violacea* auf. Sie wird wie bei den anderen *Ophrys*-Arten zu Pseudokopulationen veranlaßt, wie ich 2006 endgültig finden konnte.

***Ophrys candica* GREUTER & MATTHÄS & RISSE 1985**

Auch diese Ragwurz entzog sich bislang meinen Bemühungen, einen Bestäuber zu finden. Im Mai 2005 konnte ich aber viele Pseudokopulationen und fliegende Männchen mit Kopfpollinarien von *Eucera fufurea* sehen. Bei allen von Langhornbienen bestäubten *Ophrys*-Arten muß man, wie ich in den letzten Jahren immer wieder feststellen musste, sehr vorsichtig sein, da die bislang konstatierte hohe Spezifität der Anlockung nicht immer gegeben ist. Es sind daher deutlich

kritischere Tests notwendig, um eine enge Beziehung aufzeigen zu können. Im Falle von *Eucera furfurea* kann ich aber sagen, dass die Befunde so eindeutig sind, dass diese Langhornbiene der reguläre Bestäuber ist.

***Ophrys episcopalis* POIRET 1816**

Entgegen meiner früheren Vermutung kann ich jetzt sagen, dass es mit KRETZSCHMAR et al. (2002) nur eine einzige *Ophrys episcopalis*-Sippe in Kreta gibt. Zahlreiche Bestäubertests in den letzten 5 Jahren zeigten, dass ausschließlich *Eucera (Synhalonia) cressa* der Bestäuber ist. Unsere früheren sehr großen cf. *episcopalis*-Blüten waren offenkundig Hybriden mit *O. heldreichii*. Diese waren nämlich attraktiv für die große *Eucera (Synhalonia) berlandi*. Dies gilt allerdings keineswegs für die anderen Ägäis-Inseln. Hier kommen tatsächlich mehrere als *O. episcopalis* geführte Sippen vor.

4.2. Rhodos

***Ophrys attaviria* WENKER & RÜCKBRODT 1990**

Nachdem ich zunächst nur eine schwache Attraktivität für *Andrena nigroaenea* finden konnte (PAULUS 1999), habe ich inzwischen viele Nachweise für *Andrena labialis* als Bestäuber. Wie oben schon erwähnt, gehören auch die Populationen im Süden von Rhodos bei Lachania zu *O. attaviria*. Diese Befunde sind interessant, da *Andrena labialis* inzwischen als Bestäuber von *Ophrys epirotica* (HIRTH 2005), von uns als mutmaßlicher Bestäuber von *O. calocaerina* („*O. labialis-fusca*“) angegeben wird (PAULUS & GACK 1986). DELFORGE (2005) nennt diese Biene als Bestäuber von *Ophrys lucana*, ohne eine Quelle anzugeben.

5. Danksagungen

Wir haben in erster Linie zu danken für die finanziellen Unterstützungen eines 3-jährigen *Ophrys*-Projektes (PAULUS: P16727-B03) durch den Österreichischen Wissenschaftsfund (FWF), sowie der Österreichischen Akademie der Wissenschaften (ÖAW) im Rahmen eines KIÖS-Projektes (Kommission für interdisziplinär-ökologische Studien) (Finanzierung von Reisen und Materialsammlungen für Fingerprinting-Auswertungen in Kreta und Rhodos). Alle mühevollen und kompetenten DNA-Auswertungen stammen von PHILIPP SCHLÜTER (jetzt Universität Zürich). Ohne die Mitwirkungen von GUDRUN KOHL (Wien) (AFLPs, Sequenzierungen etc.) sowie PAULO & CLAUDETE RUAS (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico of Brazil) (AFLPs, RTNs) wären viele Labor-Arbeiten schwierig gewesen. Auf einigen meiner Reisen haben mich Frau MONIKA HIRTH (Freiburg) (Korfu, Kephallonia, Samos) und HANS SALKOWSKI (Valendar) (Kreta, Kos) begleitet und durch zahlreiche Diskussionen stimuliert. Von beiden erhielten wir weiteres Material getrocknet in Silikagel. Material beschafften auch Orchideenkollegen aus Wien, allen voran MATTHIAS FIEDLER und JOHANNES STÖKL (jetzt Ulm) (vor allem Material aus Mallorca). Mein früherer Mitarbeiter Prof. Dr. MANFRED AYASSE (jetzt Univ. Ulm) machte zusammen mit JOHANNES STÖKL die gaschromatografischen Analysen gekoppelt mit elektrischen Ableitungen an den Antennen der Bienenmännchen (GC-EADs) in der *fusca*-Gruppe.

Für die Bestimmungen der Bestäuberbienen habe ich den Herren FRITZ GUSENLEITNER (Linz) (*Andrena*), STEFAN RISCH (Leverkusen) (*Eucera*), MICHAEL KUHLMANN (Münster) (*Colletes*) und MAXIMILIAN SCHWARZ (Ansfelden) (*Anthophora*) zu danken. Ohne deren wertvolle Spezialistenarbeit wären viele Aussagen nicht möglich.

Nicht zuletzt habe ich meiner Frau Dipl.-Biol. URTE PAULUS und meinen beiden Kindern Maria und Marko zu danken, die mich ebenfalls auf vielen Sammelreisen begleitet und tatkräftig unterstützt haben.

6. Literatur

- ACETO, S. & CAPUTO, P. & COZZOLINO, S. & GAUDIO, L. & MORETTI, A. (1999): Phylogeny and evolution of *Orchis* and allied genera based on ITS DNA variation: Morphological gaps and molecular continuity. – Mol. Phylogenetic Evol. 13: 67-76.
- ALIBERTIS, A. (1997): Die Orchideen von Kreta und Karpathos. Eigenverlag Heraklion, 159 S.
- ALIBERTIS, C. & A. (1989): Die wilden Orchideen Kretas. – G. Detorakis, Heraklion, 176 S., 209 Farbfotos.
- ARNOLD, J.E. (1996): Notas para una revision del genero *Ophrys* L. en Cataluna II. – Fol. Bot. Misc. (Barcelona) 10: 85-105.
- AYASSE, M. & SCHIESTL, F & PAULUS, H.F. & ERDMANN, D. & FRANCKE, W. (1996): Does an *Ophrys* plant cheat a pollinating male bee more than once ? – Proc. XX.Int.Congr.Entomol.Firence (Italy): 255.
- AYASSE, M. & SCHIESTL, F.P. & PAULUS, H.F. & ERDMANN, D. & FRANCKE, W. (1997): Chemical communication in the reproductive biology of *Ophrys sphegodes*. – Mitt.Dtsch.Ges.Allg.Angew.Ent. 11: 473-476.
- AYASSE, M. & SCHIESTL, F.P. & PAULUS, H.F. & LÖFSTEDT, C. & HANSSON, B. & IBARRA, F. & W. FRANCKE (2000): Evolution of reproductive strategies in the sexually deceptive orchid *Ophrys sphegodes*: How does flower-specific variation of odor signals influence reproductive success? – Evolution 54 (6): 1995-2006.
- AYASSE, M. & SCHIESTL, F.P. & PAULUS, H.F. & IBARRA, F. & W. FRANCKE (2003): Pollinator attraction in a sexually deceptive orchid by means of unconventional chemicals. – Proc.Roy.Soc.London B 270: 517-522.
- BATEMAN, R.M., & PRIDGEON, A.M. & CHASE M.W. (1997): Phylogenetics of subtribe *Orchidinae* (Orchidoidea, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 2. Infrageneric relationships and reclassification to achieve monophyly of *Orchis* sensu strictu. – Lindleyana 12 (3): 113-141.
- BATEMAN, R. M. (2001): Evolution and classification of European orchids: insights from molecular and morphological characters. – J. europ. Orchid. 33: 33-119.
- BATEMAN, R. M. & HOLLINGSWORTH, P. M. & PRESTON, J. & YI-BO, L., & PRIDGEON, A. M. & CHASE, M. W. (2003): Molecular phylogenetics and evolution of *Orchidinae* and selected *Habenariinae* (Orchidaceae). – Bot. J. Linn. Soc. 142: 1-40.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. & LORENZ, R. (2006): Die Orchideen Europas mit angrenzenden Gebieten. – Ulmer Naturführer, Weltbild, Stuttgart, 333 Seiten.
- BERNARDOS, S. & AMICH, F. & GALLEGRO, F. (2003): Karyological and taxonomical notes on *Ophrys* (Orchidoideae, Orchidaceae) from the Iberian Peninsula. – Bot. J. Linn. Soc. 142: 395-406.
- BERNARDOS, S. & CRESPI, A. & DEL REY F. & AMICH, F. (2005): The section *Pseudophrys* (*Ophrys*, Orchidaceae) in the Iberian Peninsula: a morphometric and molecular analysis. – Botanical Journal of the Linnean Society 148: 359-375.
- BROOKS, R. W. (1988): Systematics and phylogeny of the Anthophorine bees (Hymenoptera: Anthophoridae; Anthophorini). – The University of Kansas Science Bulletin 53 (9): 436-575.
- CORANDER, J. & WALDMANN, P. & SILLANPÄÄ, M. J. (2003): Bayesian analysis of genetic differentiation between populations. – Genetics 163: 367-374.

- COZZOLINO, S. & D'EMERICO S. & WIDMER A. (2004): Evidence for reproductive isolate selection in Mediterranean orchids: karyotype differences compensate for the lack of pollinator specificity. - Proceedings of the Royal Society of London B. 271: 259-262.
- DELFORGE, P. (1993): Remarques sur les Orchidées précoces de l'île de Malta. – Les Naturalistes belges 74(3): 93-106.
- DELFORGE, P. (1995): Les Orchidées des îles de Paros et Antiparos (Cyclades, Grèce). Observations, cartographie et description d'*Ophrys parosica*, une nouvelle espèce du sous-group d'*Ophrys fusca*. – Les Naturalistes belges 76, 3 (special «Orchidées» no. 8): 144-221.
- DELFORGE, P. (2005): Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient. 3. Auflage. – Delachaux et Niestlé, Lausanne, Paris, 640 S.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. (1994): Essai d'analyse systématique du genre *Ophrys*. – Natural.belges (Orchid. 7 suppl.) 75: 273-400.
- DEVOS, N. & TYTECA, D. & RASPÉ, O. & WESSELINGH, R.H. & JACKEMART, A.-L. (2003): Patterns of chloroplast diversity among western European *Dactylorhiza* (Orchidaceae). – Plant Syst.Evol. 243: 85-97.
- DETTO, C. (1905): Blütenbiologische Untersuchungen. I. Über die Bedeutung der Insektenähnlichkeit der *Ophrys*blüte. – Flora (Allg.Bot.Zeitng, Marburg) 94: 287- 329.
- GODFERY, M.J. (1925a): The fertilisation of *Ophrys speculum*, *O. lutea* and *O. fusca*. – J.Bot.London 63: 33-40.
- GODFERY, M.J. (1925b): The fertilisation of *Ophrys speculum*, *O. lutea* and *O. fusca*. – Orchid Rev.33: 67-69, 195.
- GODFERY, M.J. (1927): The fertilisation of *Ophrys fusca* Link. – J.Bot.London 65: 350-351.
- GODFERY, M.J. (1930): Further notes on the fertilisation of *Ophrys fusca*, and *O. lutea*. – J.Bot.London 68: 237-238.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. (1975): Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertoloniiformis* I. – Ber.Schweiz.Bot.Ges. 85: 31-36.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. (1979): Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertoloniiformis* O. & E. Danesch (2.Teil). – Ber.Schweiz.Bot. Gesellsch. 89 (1/2): 63-79.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. (1980): Populationsstatistische Analysen bestätigen die Heterogenität von *Ophrys „arachnitiiformis“* (Orchidaceae). – Plant Syst.Evol. 136: 7-39.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. (1985): Statistische Untersuchungen an *Ophrys bornmuelleri* M. Schulze und *Ophrys kotschyi* H. Fleischmann & Soo – Mitt.Blatt Arbeitskreis heim.Orchid. Baden-Württemb. 17(3): 446-491.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. (1988): Beitrag zur Orchideenflora Sardiniens (1.Teil) – Mitt.Bl.Arbeitskr.Heim.Orchid. Baden-Württ. 20 (1): 103-150.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. (1990): Beitrag zur Orchideenflora Sardiniens (2.Teil) – Mitt.Bl.Arbeitskr.Heim.Orchid. Baden-Württ. 22 (3): 405-510.
- GÖLZ, P. (1976): Statistische Untersuchungen an europäischen Orchideen (II). – Jahrb.Naturwiss.Ver.Wuppertal 29: 118-130.
- GRANT, V. (1949): Pollination systems as isolating mechanism in angiosperms. – Evolution 3: 82-97.

GUSENLEITNER F. & SCHWARZ M. (2002): Weltweite Checkliste der Bienengattung *Andrena* mit Bemerkungen und Ergänzungen zu paläarktischen Arten (Hymenoptera, Apidae, Andreninae). – Entomofauna (Linz). Zeitschrift für Entomologie, Supplement 12, 1-1280.

HIRTH, M. & SPAETH, H. (1994): Beitrag zur Orchideenflora der oetaegaeischen Inseln Arkoi, Kalymnos, Leipsoi, Leros, Patmos, Phournoi, Telendos: *Ophrys calypsus* – eine neue *Ophrys*-Art, *Serapias patmia* – eine neue *Serapias*-Art. – Jour.Eur.Orchid. 26 (3/4): 426-621.

HEDRÉN, M. (2002): Speciation patterns in the *Dactylorhiza incarnata/maculata* polyploid complex (Orchidaceae): evidence from molecular markers. – J.Europ.Orchid. 31: 707-731.

HEDRÉN, M. & FAY, M.F. & CHASE, M.W. (2001): Amplified fragment length polymorphisms (AFLP) reveal details of polyploid evolution in *Dactylorhiza* (Orchidaceae). – American Journal of Botany 88: 1868-1880.

KRETZSCHMAR, H. & KRETZSCHMAR, G. & ECCARIUS, W. (2002): Orchideen auf Kreta, Kasos und Karpathos. Ein Feldführer durch die Orchideenflora der zentralen Insel der Südägäis, Selbstverlag H. Kretzschmar, Bad Hersfeld, Germany.

KREUTZ, C.A.J. (2003): Feldführer der türkischen Orchideen. – Selbstverlag, Landgraaf, NL., 204 Seiten.

KREUTZ, K. (2004): Kompendium der europäischen Orchideen. – Selbstverlag: Kreutz Publishers, Landgraaf, Niederlande, 239 pp.

KULLENBERG, B. (1952): Recherches sur la biologie floral des *Ophrys*. – Bull.Soc.Hist.Nat.Afr.N.43: 53-62.

KULLENBERG, B. (1956): On the scents and colours of *Ophrys* flowers and their specific pollinators among the aculeate Hymenoptera. – Svensk Bot.Tidskr.50: 25-46.

KULLENBERG, B. (1961): Studies in *Ophrys* pollination – Zool.Bidr.Uppsala 34: 1-340.

NEAL, P.R. & DAFNI, A. & GIURFA, M. (1998): Floral symmetry and its role in plant-pollinator-systems: terminology, distributions and hypotheses. – Ann.Rev.Ecol.Syst.29: 345-373.

PASTEUR, G. (1982): A classificatory review of mimicry systems. – Ann.Rev.Ecol.Syst.13: 169-199.

PAULUS, H.F. (1978): Co-Evolution von Blüten und ihren tierischen Bestäubern – 20. Phylogenet. Symp.: Co-Evolution. – In: Sonderbände d. Naturwiss.Ver.Hamburg 2: 51-81 (P.Parey Verlag, Hamburg).

PAULUS, H.F. (1988a): Co-Evolution und einseitige Anpassungen in Blüten-Bestäubersystemen: Bestäuber als Schrittmacher in der Blütenevolution. – Verh.Dtsch.Zool.Ges. 81: 25-46.

PAULUS, H.F. (1988b): Beobachtungen und Experimente zur Pseudokopulation auf *Ophrys*-Arten (Orchidaceae) Kretas (II) – mit einer Beschreibung von *Ophrys sitiaca* H.F. Paulus & C. + A. Alibertis nov.spec. aus dem *Ophrys fusca - omegaifera* - Formenkreis. – Mittl.Bl.Arbeitskr.Heim.Orchid.Baden-Württ. 20 (4): 817-882.

PAULUS, H.F. (1994): Untersuchungen am *Ophrys cretica*-Komplex mit Beschreibung von *Ophrys ariadnae* H.F.Paulus spec.nov. (Orchidaceae). – J.Europ.Orchid. 24 (3/4): 628-643.

PAULUS, H.F. (1998): Der *Ophrys fusca* s.str. – Komplex auf Kreta und anderer Ägäisinseln mit Beschreibungen von *O. blitopertha*, *O. creberrima*, *O. cinereophila*, *O. cressa*, *O. thriptiensis* und *O. cretica* spp.nov. (Orchidaceae). – Jour.Eur.Orch. 30 (1): 157-201.

PAULUS, H.F. (2001a): Material zu einer Revision des *Ophrys fusca* s.str. Artenkreises I. *Ophrys nigroaenea-fusca*, *O. colletes-fusca*, *O. flavipes-fusca*, *O. funerea*, *O. forestieri* oder was ist die typische *Ophrys fusca* Link 1799 (Orchidaceae) ? – Jour.Eur.Orch. 33 (1): 121-177.

- PAULUS, H.F. (2001b): Daten zur Bestäubungsbiologie und Systematik der Gattung *Ophrys* in Rhodos (Griechenland) mit Beschreibung von *Ophrys parvula*, *Ophrys persephona*, *Ophrys lindia*, *Ophrys eptapiigiensis* spp. nov. aus der *Ophrys fusca* s.str. Gruppe und *Ophrys cornutula* spec. nov. aus der *Ophrys oestriifera*-Gruppe (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). – Ber.Arbeitskrs. heim.Orchid. 18 (1): 38-86.
- PAULUS, H.F. (2005): *Bestäubungsbiologie heimischer Orchideen (p. 98-140)*. – In Arbeitskreise heimische Orchideen (Eds.): Die Orchideen Deutschlands. – Uhlstädt-Kirchhasel, 800 pp.
- PAULUS, H.F. 2006, Deceived males – Pollination biology of the Mediterranean orchid genus *Ophrys* (Orchidaceae). – J.Europ.Orchid. 38 (2): 303-353.
- PAULUS, H.F. & ALIBERTIS, C. & ALIBERTIS A. (1988): Beobachtungen und Experimente zur Pseudokopulation auf *Ophrys*-Arten Kretas (II) mit einer Beschreibung von *Ophrys sittiaca* H.F. Paulus & C. + A. Alibertis nov.spec. aus dem *Ophrys fusca - omegaiifera* - Formenkreis. – Mitt.Bl.Arbeitskr.Heim.Orch.Baden-Württ.20(4): 817-882.
- PAULUS, H.F. & ALIBERTIS, C. & ALIBERTIS, A. (1990): *Ophrys mesaritica* spec.nov. H.F.Paulus & C. + A. Alibertis aus Kreta, eine neue Art aus dem *Ophrys fusca-iricolor*-Artenkreis (Orchidaceae). – Mittl.Bl. Arbeitskr. Heim.Orch.Baden-Württ. 22 (4): 772-787.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1980): Beobachtungen zur Pseudokopulation mit südspanischen *Ophrys*arten (Orchidaceae) – J.Ber. Naturwiss.Ver.Wuppertal 33: 55-68.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1981): Neue Beobachtungen zur Bestäubungsbiologie (Pseudokopulation) verschiedener südspanischer *Ophrys*arten, unter besonderer Berücksichtigung der Formenkreises *Ophrys fusca* agg. – Plant Syst.Evol. 137: 241-258.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1983a): Signalimitation als Bestäubungsstrategie der Gattung *Ophrys* (Orchidaceae). - Beobachtungen im Mittelmeergebiet. – Verh. SIEEC X.Budapest, 18-21.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1983b): Untersuchungen des *Ophrys fusca*-Formenkreises in Südspanien. Ein Beitrag zum Biospezieskonzept der Gattung *Ophrys* – Die Orchidee (Sonderheft) 1983: 65-72.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1986): Neue Befunde zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Orchideengattung *Ophrys* – Untersuchungen in Kreta, Süditalien und Israel. – in: Senghas, K. & Sundermann, H. (eds.): Probleme der Taxonomie, Verbreitung und Vermehrung europäischer und mediterraner Orchideen II. Die Orchidee (Hildesheim), Sonderheft 1986: 48-86.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1990a): Untersuchungen zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Gattung *Ophrys* im östlichen Mittelmeerraum (Orchidaceae und Insecta, Hymenoptera, Apoidea). - in: Senghas, K. & Sundermann, H. & Kolbe, W. (ed.): Probleme bei europäischen und mediterranen Orchideen. – Jahresber.Naturwiss.Ver.Wuppertal 43: 80-118.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1990b): Zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität der Gattung *Ophrys* in Sizilien und Süditalien (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). – in: Senghas, K. & Sundermann, H. & Kolbe, W. (ed.): Probleme bei europäischen und mediterranen Orchideen. – Jahresber.Naturwiss.Ver.Wuppertal 43: 119-141.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1990c): Pollinators as prepollinating isolation factors: Evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae). – Israel J.Botany 39: 43-79.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1994): Signalfälschung als Bestäubungsstrategie in der mediterranen Orchideengattung *Ophrys* - Probleme der Artbildung und der Artabgrenzung - Brederoo, P. & Kapteyn den Boumeester, D.W. (eds.): Int.Symp.Europ.Orchids, Eurochis 1992 (Utrecht/Haarlem) : 45-71.

- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1995): Zur Pseudokopulation und Bestäubung in der Gattung *Ophrys* (Orchidaceae) Sardiniens und Korsikas. – Jber.naturwiss.Ver.Wuppertal 48: 188-227.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1999): Bestäubungsbiologische Untersuchungen an der Gattung *Ophrys* in der Provence (SO.Frankreich), Ligurien und Toscana (NW.Italien) (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). – Jour.Eur.Orch. 31 (2): 347-422.
- PAULUS H.F. & SALKOWSKI, H. (2007): Bestäubungsbiologische Untersuchungen an Winterorchideen in Kos und Kreta. – Manuskript
- PEDERSEN, H.A. & FAURHOLDT, N. (2002): *Ophrys* – Versuchsweise Definitionen der Kategorien Art, Unterart und Varietät in der gattung und einige daraus resultierende taxonomische Änderungen. – Die Orchidee 53 (3): 341-346.
- POUYANNE, A. (1917): La fécondation des *Ophrys* par les insectes. – Bull.Soc.Hist.Nat.Afr.Noire 8: 6-7.
- RIEHELDMANN, A (1999): *Ophrys calypsus* HIRTH & SPAETH und *Ophrys phaseliana* D.n.U. Rückbrodt – zwei neue Orchideenarten auf Kreta. – Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid. 16(1): 66-71.
- RÜCKBRODT, U. & RÜCKBRODT, D. & WENKER, S. & WENKER, D. (1990): Versuch einer Gliederung des *Ophrys fusca*-Komplexes auf Rhodos und Beschreibung von *Ophrys attaviria* Rückbrodt & Wenker spec.nov. – Ber.Arbeitskr.Heim.Orchid. 7: 7-17.
- SCHIELTL, F. & AYASSE, M. & PAULUS, H.F. & ERDMANN, D. & FRANCKE, W. (1996): Variation of the pollinator attracting odor signal of *Ophrys sphegodes* subsp. *sphogodes* Miller. – Proc. XX.Int.Congr.Entomol.Firence (Italy): 255.
- SCHIELTL, F.P. & AYASSE, M. & PAULUS, H.F. & ERDMANN, D. & FRANCKE, W. (1997a): Variations of floral scent emission and post-pollination changes in individual flowers of *Ophrys sphegodes* subsp. *sphogodes* (Orchidaceae). – J.Chem.Ecol. 23 (12): 2881-2895.
- SCHIELTL, F.P. & AYASSE, M. & PAULUS, H.F. & ERDMANN, D. & FRANCKE, W. (1997b): Variation of the pollinator-attracting odor signals and reproductive success in *Ophrys sphegodes* subsp. *sphogodes* Miller (Orchidaceae). – Mitt.Dtsch. Ges.Allg.Angew.Ent. 11: 477-480.
- SCHIELTL, F.P. & AYASSE, M. & PAULUS, H.F. & LÖFSTEDT, C. & HANSSON, B.S. & IBARRA, F. & FRANCKE, W. (1999): Orchid pollination by sexual swindle. – Nature 399: 421-422.
- SCHIELTL, F.P. & AYASSE, M. & PAULUS, H.F. & LÖFSTEDT, C. & HANSSON, B.S. & IBARRA, F. & FRANCKE, W. (2000): Sex pheromone mimikry in the early spider orchid (*Ophrys sphegodes*): patterns of hydrocarbons as the key mechanism for pollination by sexual deception. – J.comp.Physiol. A 186: 567-574.
- SCHLÜTER P. M. & RUAS P. M. & KOHL G. & RUAS C.F. & STUESSY T.F. & PAULUS H.F. (2007a): Reproductive isolation in the *Ophrys omegaifera* complex (Orchidaceae). – Plant Syst.Evol. (im Druck).
- SCHLÜTER P.M. & STUESSY, T.F. & PAULUS H.F. (2005): Making the first step: Practical considerations for the isolation of low-copy nuclear sequence markers. – Taxon 54 (3): 766-770.
- SCHLÜTER P. M. & HARRIS S. A. (2006): Analysis of multilocus fingerprinting data sets containing missing data. – Mol. Ecol. Notes 6: 569-572.
- SCHLÜTER P. M. & RUAS P. M. & KOHL G., & RUAS C. F. & STUESSY T. F. & PAULUS H. F. (2007b): Evolution of sexually deceptive *Ophrys fusca* s.l. (Orchidaceae) on Crete. – Evolution (submitted).
- SCHLÜTER P. M. & RUAS P. M. & KOHL G. & RUAS C. F. & STUESSY T. F. & PAULUS H. F. (2007c): Evolution of the sexually deceptive orchid *Ophrys mesaritica* from *O. iricolor* by convergent pollinator shifts. – Bot. J. Linn. Soc. (submitted).

- SCHLÜTER, P. M. & KOHL G. & STUESSY, T. F. & PAULUS H. F. (2007e): A screen of low-copy nuclear genes reveals the LFY gene as phylogenetically informative in closely related species of orchids (*Ophrys*). 56(2): 493-504. – Taxon.)
- SCHLÜTER, P. M. & RUAS P. M. & KOHL G. & RUAS C. F. & STUESSY T. F. & PAULUS H. F. (2007f): Genetic structure of the Aegean *Ophrys leucadica* and *O. cinereophila* (Orchidaceae) and related taxa. – Mol. Ecol. (submitted).
- SCHLÜTER, P.M. & STUESSY, T.F. & PAULUS, H.F. (2007d): Inferring evolutionary relationships in closely related taxa of the sexually deceptive *Ophrys* sect. *Pseudophrys* (Orchidaceae) from DNA fingerprint and sequence data. – American Journal of Botany (submitted).
- SOLIVA, M., & KOCYAN, A. & WIDMER, A. (2001): Molecular phylogenetics of the sexually deceptive orchid genus *Ophrys* (Orchidaceae) based on nuclear and chloroplast DNA sequences. – Mol. Phylogenet. Evol. 20(1): 78-88.
- SOLIVA, M. & WIDMER, A. (2003): Gene flow across species boundaries in sympatric, sexually deceptive *Ophrys* (Orchidaceae) species. – Evolution 57(10): 2252-2261.
- SPRENGEL, C.K. (1793): Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. – Historiae Naturalis Classica (Cramer, J. & Swann, H.K. edit.) Tomus XCVII, Friedrich Vichweg dem Aeltern, mit 25 Kupfertafeln, 444 S. (Reprint: 1972: Verl. von J. Cramer, 3301 Lehre).
- STÖKL, J. & PAULUS, H.F. & DAFNI, A. & SCHULZ, C. & FRANCKE, W. & AYASSE, M. (2005): Pollinator attracting odour signals in sexually deceptive orchids of the *Ophrys fusca* group. – Plant Syst. Evol. 254: 105-120.
- SUNDERMANN, H. (1980): Europäische u. mediterrane Orchideen. 3.Aufl. – Brücke Verl.Hildesheim, 243 pp.
- SWOFFORD, D. L. (2002): PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Version 4, Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- TAYLOR, M. (2005): Illustrated checklist – Orchids of Chios, Inouses & Psara. – “Pelíneo” Centre of Chian Studies, Chios (ISBN 960-88202-2-7), 99 Seiten, 58 Tafeln.
- VOS, P. & HOGERS, R. & BLEEKER, M. & REIJANS, M. & VAN DE LEE, T. & HORNES, M. & FRIJTERS, A. & POT, J. & PELEMAN, J. & KUIPER, M. & ZABEAU, M. (1995): AFLP: A new technique for DNA fingerprinting. – Nucl. Acids Res. 23: 4407-4414.

- i Entgegen meiner früheren Meinung stellt *Ophrys lupercalis* doch eine von der „typischen“ *O. fusca* verschiedene Art dar. Diese kommt auch in der Algarve und zumindest in der Serra Arrabida zusammen mit der typischen *fusca* vor. Neue Untersuchungen in Südportugal bestätigen, dass Delforge als Neotypus nicht *O. lupercalis*-Pflanzen, sondern eine weitere, eigenständige *fusca*-Form aus dem Raum Lissabon gewählt hat. Deren Bestäuber ist allerdings noch immer unbekannt. Diese Form ist meiner Meinung nach **nicht** identisch mit *O. colletes-fusca* aus Südspanien, zumal die Biene *Colletes cunicularius* in Portugal nicht vorzukommen scheint.
- ii Darwin hätte übrigens am 12.2.2007 seinen 198. Geburtstag gehabt.
- iii Da diese Autoren sogar Fachbotaniker sind, ist dies für die „Zunft“ besonders beschämend.
- iv Das Institut für Botanik heißt inzwischen Department für Systematische Botanik und Evolutionsforschung.
- v Bestäubungsbiologische Untersuchungen in Korfu machte ich zusammen mit Monika Hirth und Claudia Gack Anfang März 2000. *Ophrys mesaritica* (eine Zuordnung zu dieser kretischen Art wagte ich damals allerdings noch nicht) fanden wir mit zahlreichen Individuen in Hochblüte bzw. Ende der Blühzeit im Raum Strinilas – Sgurades – Spartilas (NO.Korfu) in 700-800m Seehöhe. *Ophrys lupercalis* fand sich dagegen nur in tieferen Lagen (z.B. bei Koronata).

Anschrift der Verfasser:

Prof. Dr. Hannes Paulus
Department für Evolutionsbiologie, Zentrum Zoologie
Althanstr. 14 · A-1090 Wien

Dr. Philipp Schlüter
Ökologische Pflanzengenetik, Institut für integrative Biologie, ETH Zürich,
Universitätsstr. 16 · CH-8092 Zürich

Bildnachweis:

Alle Fotos H.F. Paulus

Zur Bestäubung von *Ophrys holoserica* s.l.

BRIGITTE BAUMANN & HELMUT BAUMANN

Zusammenfassung

In Baden-Württemberg sind Männchen der Langhornbiene *Eucera nigrescens* Pérez die Hauptbestäuber von *Ophrys holoserica* (Burm. f.) Greuter, obwohl diese bislang nur als gelegentliche Nebenbestäuber angesehen worden waren. Neben den im Feld regelmäßig nachgewiesenen Pollinarienentnahmen stellt die weitgehende Deckungsgleichheit zwischen Bestäuber- und Pflanzen-Areal eine weitere Stütze für diese Erkenntnis dar. Männchen der gleichen Langhornbiene pseudokopulieren in Baden-Württemberg auch auf den Blüten der Naturhybriden *O. holoserica* (Burm. f.) Greuter x *O. apifera* Huds., *O. holoserica* (Burm. f.) Greuter x *O. insectifera* L. und *O. holoserica* (Burm. f.) Greuter x *O. sphegodes* Mill., wie hier erstmals gezeigt wird. *E. nigrescens*-Männchen besuchen hier auch *O. apifera* Huds., die als einzige *Ophrys*-Art obligat autogam ist. *Eucera nigrescens* bestäubt nach Beobachtungen der Autoren darüberhinaus auf den Kykladen (Griechische Inseln) *O. holoserica* subsp. *andria* (P. Delforge) Faurholdt und auf dem Peloponnes *O. bombyliflora* Link, sowie die von Kroatien (Pula) nach Baden-Württemberg verbrachte *O. holoserica* subsp. *untchjii* (M. Schulze) Kreuzt. Die Bestäuberspezifität ist daher bei den untersuchten Taxa nicht selektiv ausgeprägt und eignet sich nur bedingt zur Unterscheidung verwandter Taxa. Man kann daher davon ausgehen, daß für die Anlockung der Insektenmännchen die Optik, d. h. das insektenähnliche Aussehen der *Ophrys*-Blüten, eine wichtigere Rolle spielt, da die Duftstoffe der verschiedenen Taxa offensichtlich nicht völlig spezifisch und auch nur auf kurze Entfernung wirksam sind. Anlässlich des Vortrages bei der 13. Wuppertaler Orchideentagung 2006 wurden zahlreiche TV- Clips zu diesem Thema vorgeführt.

Summary

In Baden-Württemberg males of *Eucera nigrescens* Pérez bees are the main pollinators of *Ophrys holoserica* (Burm. f.) Greuter, although they are regarded so far as occasional pollinators. Together with the frequently observed pseudocopulations in the field the conformity of pollinator- and plant-area indicates additional this assumption. Pollination by males of the same bee has been observed in Baden-Württemberg also in case of three natural hybrids *O. holoserica*(Burm. f.) Greuter x *O. apifera* Huds., *O. holoserica* (Burm. f.) Greuter x *O. insectifera* L. and *O. holoserica* (Burm. f.) Greuter x *O. sphegodes* Mill. for the first time. Males of *E. nigrescens* are visiting also *O. apifera* Huds., which is the only autogamous *Ophrys*- species. *Eucera nigrescens* is pollinating according to the investigations of the authors also *O. holoserica* subsp. *andria* (P. Delforge) Faurholdt on the Kiklâdhes (Greece) and *O. bombyliflora* Link on the Peloponnisos (S. Greece), as well as *O. holoserica* subsp. *untchjii* (M. Schulze) Kreuzt from Croatia (Pula), which was carried to Baden-Württemberg. The pollinator specificity is therefore not marked distinctly among the tested species and its effect to distinguish related taxa is limited. As it seems the attraction of the male pollinators by the female mimicking flowers is primarily optical and not caused by flower-pheromones, which are identical with the scents of the female insects. Apparently this pheromones are not full specific and only effective at a short distance. On the occasion of our report at the 13. Wuppertaler Orchid-Congress in October 2006 numerous TV-clips on this subject are demonstrated.

1. Einleitung

Der erste Nachweis der Bestäubung von *Ophrys holoserica* gelang GODFERY (1929: 300-302; 1933: 233) in Ostfrankreich (Challes Les Eaux sub *Ophrys arachnites*). Die Langhornbiene wurde als „*Eucera tuberculata*“ bestimmt, der heutige gültige Name für dieses Taxon ist *Eucera nigrescens* Pérez. Auf Öland (Südschweden) konnte KULLENBERG (1961: 247-248) *Eucera longicornis* als Bestäuber für eingeführte Pflanzen aus der Schweiz (Basel) nachweisen. In Süddeutschland (Freiburg) handelt es sich sowohl um die gleiche Art als auch um *Eucera nigrescens* subsp. *continentis* (PAULUS in KULLENBERG, BÜEL & TKALCU 1984: 31, PAULUS 2001: 58), die später als „gelegentlicher Nebenbestäuber“ angesehen wurde (PAULUS 2005: 140). In Niederösterreich wurde ebenfalls *Eucera longicornis* (VÖTH in KULLENBERG, BÜEL & TKALCU 1984: 31; PAULUS in VÖTH 1999: 161) beobachtet, wobei REINHARD & al. (1991: 85) diese Biene für die Champagne (Frankreich) bestätigten und zusätzlich auf Männchen der Blumenfliege (*Microdon* sp.) für die Schweiz hinweisen konnten. Letztere sind in Kroatien (VÖTH 1999: 161, 236), im Elsaß (ENGEL 1985: 269-283) und wohl auch in Baden-Württemberg Blütenbesucher (Abb. 1). Aus Istrien gliederte TESCHNER (1987: 220-224) eine spätblühende Sippe aus dem *Ophrys holoserica*-Aggregat als *Ophrys tetraloniae* aus, die von *Tetralonia fulvescens* und *T. inulae* (PAULUS 2001: 58) bestäubt wird. Aus dem gleichen Raum stammt die mittelgroße *Ophrys holoserica* subsp. *untchji* (M. Schulze) Kreutz, deren Pollinator *Eucera clypeata* Erichson ist (PAULUS 2000: 17-23). Von Istrien nach Baden-Württemberg (Böblingen) verbrachte *O. holoserica* subsp. *untchji* wurden aber ebenfalls von *Eucera nigrescens* bestäubt (BAUMANN & BAUMANN 2007: 105-122, Abb. 12). Die gleiche Langhornbiene bestäubt mittel- (*Ophrys serotina* Rolli ex Paulus) bis süditalienische, mittelgroße *O. holoserica*-Sippen (KULLENBERG & al. 1984: 31, 35), die aus diesen Gründen von einigen Autoren mit dem istrischen Taxon vereinigt werden. Neuerdings wird von GULLI & al. (2003: 38-39) *Chalicodoma pyrenaica* (= *Megachile pyrenaica*) vom Monte Argentario (Toskana) als „schwacher Bestäuber“ von *Ophrys holoserica* subsp. *holoserica* angegeben. Auf Kreta wird die „normalblütige“ *O. holoserica* von der endemischen *Tetralonia cressa* und die großblütige subsp. *maxima* von *Synhalonia rufa* Lep. (*Tetralonia berlandi* Dusmet) bestäubt (PAULUS & GACK 1986: 76). Auf Kithira ist *Synhalonia alternans* Brullé der Bestäuber der endemischen *Ophrys holoserica* subsp. *cerigona* (BAUMANN & BAUMANN 2007: 105-122).

Diese kursorische Aufstellung von *O. holoserica* s.l. zeigt, dass sich eine Systematik dieser Gruppe nicht allein auf der Spezifität der *Ophrys*-Bestäuber und den damit verbundenen Isolationsmechanismen aufbauen lässt (Tab. 1).

2. Zur Bestäubung von *Ophrys holoserica* (Burm. f.) Greuter in Baden-Württemberg

Das Areal von *Ophrys holoserica* in Baden-Württemberg (KÜNKELE in SEBALD & al. 1998 (Bd. 8): 415) lässt neben Einzelvorkommen vier größere Verbreitungsschwerpunkte erkennen, die nicht miteinander verbunden sind (Karte 1). Es sind dies im Westen das Mittlere und Südliche Oberrheingebiet, im Süden das Hochrheingebiet, im Zentrum die Schwäbische Alb und im Nordosten das Jagst-Tauber-Gebiet. Die nacheiszeitliche Besiedlung erfolgte von Refugien in Italien entlang des südlichen Alpenrandes auf dem westlichen Wanderweg nach Norden entlang des Rheintales. Die Nachweise ab dem ersten Drittel des 16. Jahrhunderts durch OTTO BRUNFELS (1530: 105) am Oberrhein (Straßburg), LEONHART FUCHS (1542: 560) für die Umgebung von Tübingen und HIERONYMUS HARDER für die Schwäbische Alb (Geislingen um 1575, SCHORLER 1907: 80, 91) stellen die frühesten Wuchsortangaben der Gattung *Ophrys* dar und stehen mit der heutigen Arealstruktur in Einklang. Vergleicht man dieses Areal mit dem entsprechenden der bislang als Hauptbestäuber genannten *Eucera longicornis* (PAULUS & GACK 1986: 76, PAULUS 2005: 136-138, 140), so muss man feststellen, dass diese Areale nur eine bruchstückhafte Übereinstimmung zeigen. Die Verbreitungskarte von *E. longicornis* zeigt jeweils nur wenige Vorkommen auf der W-Seite des Bodensees, am Oberrhein und in den Gäulandschaften, darüberhinaus wurde die Art nach 1975 nur noch an wenigen Stellen nachgewiesen (WESTRICH 1989: 632). Aus diesem Grunde kann *Eucera longicornis* in Baden-Württemberg nicht als alleiniger Bestäuber in Frage kommen. Nur regional ist der Gartenlaubkäfer (*Phyllopertha horticola*) als Bestäuber dokumentiert (BAUMANN, P. & K. BAUMANN 1988: 62-63, BAUMANN in PAULUS 2005: 136), der am Oberrhein für einen erhöhten Fruchtsatz von 13,5 % verantwortlich zu sein scheint (BAUMANN in SEBALD & al. 1998: 415).

Im Frühjahr 2004 wurde im Raum Böblingen (7320/1) das Pseudokopulationsverhalten von *Eucera nigrescens* Pérez (*Eucera tuberculata* auct. nec Fabricius) an *Ophrys holoserica* subsp. *holoserica* getestet. Das Gelände liegt zwischen 450 und 500 m Höhe und erreicht damit die obere Höhengrenze des geschlossenen Areals von *Eucera nigrescens* in Baden-Württemberg (WESTRICH 1989: 634). In diesem Raum fliegt nur diese Langhornbiene (WESTRICH 1989: 631-634, 879-883), so daß eine Verwechslung mit einer anderen Art ausgeschlossen ist. Es dauerte auch nur kurze Zeit, bis eine bestimmte Bienenart sich auf der Blütenlippe niederließ und das bekannte Pseudokopulationsverhalten zeigte. Dieser Vorgang konnte mehrfach, auch an verschiedenen Stellen und unterschiedlichen Tagen wiederholt und durch kurze Filmsequenzen dokumentiert werden (BAUMANN 2005: 550/2, BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ 2006: Titelbild). An entnommenen und am Kopf fixierten Pollinarien konnte gesichert werden, dass es sich nicht

immer um das gleiche Männchen handelte. Diese Langhornbienenmännchen patroullierten entlang der Blütenstände der Zaunwicke (*Vicia sepium* L.), die zahlreich in dieser Wiese wuchsen und in voller Blüte standen. Dort warteten sie auf die Weibchen, die ebenfalls diese Futterpflanzen aufsuchten (WESTRICH 1989: 632). Die Anflüge reduzierten sich in allen Fällen nach wenigen Minuten und beschränkten sich dann auf neu hinzukommende Insekten. Besonders intensiv und oft mehrere Minuten andauernd waren die Kopulationsversuche bei frisch geschlüpften (braunen) Männchen (Abb. 2). Bei älteren, bereits ausgebleichten (grauen) Männchen dauerte dagegen dieser Vorgang oft nur wenige Sekunden (Abb. 3), er beschränkte sich manchmal auch auf das Anstoßen an die Lippe oder auf reine Inspektionsflüge aus kürzestem Abstand. Die Bestimmung des Belegexemplars durch Dr. P. WESTRICH (Kusterdingen) und S. RISCH (Leverkusen) ergab, dass es sich wirklich um *Eucera nigrescens* handelte. Diese Art besitzt ein weites Verbreitungsgebiet, das vom Mittelmeer bis an die Nordsee reicht (KULLENBERG & al. 1984: 38, Karte 1 nach S. Risch). Ihre Verbreitung in Baden-Württemberg (WESTRICH 1989: 634, Karte 3) ist in weiten Teilen fast deckungsgleich mit der von *Ophrys holoserica* (KÜNKELE in SEBALD & al. 1998 (Bd. 8): 415, Karte 2). Es handelt sich dabei um eine auf *Fabaceae* spezialisierte Langhornbiene, wobei als Hauptpollenquelle die Zaunwicke (*Vicia sepium* L.) gesichert ist. Daneben kommen zur Blütezeit von *Ophrys holoserica* noch ab Ende April die Schmalblättrige Wicke (*Vicia angustifolia* L.) und ab Ende Mai die Dunkle Platterbse (*Lathyrus niger* (L.) Bernh., Abb. 4) als Pollenquellen in Frage, wobei an Wuchsorten dieser Arten im Verhalten der Bienenmännchen kein auffälliger Unterschied zu beobachten war. Letztere schlüpfen 3-4 Wochen vor den Weibchen und ihre Hauptaktivität liegt in Baden-Württemberg zwischen Anfang Mai und Mitte Juni. *Eucera longicornis* (L.) erscheint dagegen durchschnittlich deutlich später und besitzt ihre Hauptaktivität von Mitte Juni bis Mitte Juli (WESTRICH 1989: 632). Zu dieser Zeit ist aber *Ophrys holoserica* in der Abblühphase und *Eucera longicornis* scheidet auch aus diesem Grunde als Hauptbestäuber aus. Der unterdurchschnittliche Fruchtsatz von *Ophrys holoserica* von 3,7-7,6 % im Untersuchungsgebiet (BAUMANN in SEBALD & al. (1998 (Bd. 8): 415) dürfte sich aus der Tatsache ergeben, dass die Wuchsorte der Nektarquellen der Langhornbienenmännchen nicht mit denen von *Ophrys holoserica* korrespondieren und Blütenbesuche sich eher zufällig ergeben. *Vicia angustifolia* und -*sepium* wachsen vorzugsweise in Wiesen und in nährstoffreichen Gebüsch- und Waldsäumen, jedoch nicht in nährstoffarmen Trockenrasen. *Lathyrus niger* kommt zwar als thermophile Halbschattenpflanze an Waldsäumen und Gebüschrändern vor, es handelt sich jedoch fast immer um entkalkte Lehmböden, auf denen die Hummel-Ragwurz nicht vorkommt. Aus dem unterdurchschnittlichen Fruchtsatz lässt sich schließen, dass die Anlockung der Bienenmännchen durch den Blütenduft nur auf kurze Strecken wirksam ist, und das insektenähnliche

Aussehen der Blüten (Optik) überaus wichtig ist. Damit findet auch die Tatsache eine Erklärung, daß *Eucera nigrescens*-Männchen von verschiedenen *Ophrys*-Arten angelockt und zu Pseudokopulationen animiert werden (Tabelle 1). Bislang galt *Eucera nigrescens* nur als gelegentlicher Nebenbestäuber (PAULUS 2005: 140).

3. Zur Bestäubung von *Ophrys holoserica* (Burm. f.) Greuter in Thüringen und Sachsen-Anhalt

Die Verbreitungskarte von *O. holoserica* für Ostdeutschland zeigt ehemalige Vorkommen am Saaleknie (BENKERT & al. 1996: Karte 1266) in der Umgebung von Rudolstadt (5233, 5333, 5334), die nach HEINRICH (1997: 154) nur in der Zeit zwischen 1914 und 1921 völlig gesichert sind. Anlässlich einer Reise nach Thüringen wurde *O. holoserica* in der Umgebung von Bad Frankenhausen (4632) und Artern (4633) sowie in Sachsen-Anhalt bei Nebra (4735) und Freyburg (4736) am 28./29. Mai 2004 auf geeignetem Gelände angeboten. In allen Fällen konnten analoge Beobachtungen von Pseudokopulationen verbunden mit Pollinarienentnahmen wie in Baden-Württemberg mit Männchen von *Eucera (nigrescens?)* beobachtet und dokumentiert werden (Abb. 5). Die Bestäuberhäufigkeit war an den Abhängen der Unstrut bei Nebra und Freyburg sogar höher als in Baden-Württemberg, da die Vegetation nicht ganz so weit fortgeschritten war und an diesen Stellen meist braungefärbte junge Bienenmännchen flogen, die paarungsbereiter waren. Die Verbreitung von *Eucera nigrescens* in Deutschland ist bislang nur bruchstückhaft bekannt (mündliche Mitteilung von S. Risch und P. Westrich). Nach KULLENBERG & al. (1984: 38, Fig. 4) besitzt die Art außerhalb von Baden-Württemberg Vorkommen im Werra-Tal (Thüringen) und im Elbe-Tal bei Dresden (Sachsen). Die Areale von *O. holoserica* und *E. nigrescens* zeigen in diesen Gebieten keine Übereinstimmung, da *O. holoserica* in Deutschland auf die Mitte und den Süden (HAEUPLER & SCHÖNFELDER 1988: 711, Karte 2485) begrenzt ist. Das Aussterben von *O. holoserica* in Thüringen und Sachsen-Anhalt kann daher nicht mit dem fehlenden Bestäuber erklärt werden.

4. Zur Bestäubung der Hybride zwischen *Ophrys apifera* Huds. x *Ophrys holoserica* (Burm. f.) Greuter (= *O. x albertiana* E.G. Camus) in Baden-Württemberg

In Baden-Württemberg handelt es sich bei der Kreuzung *O. apifera* x *O. holoserica* (= *O. x albertiana*) erstaunlicherweise um einen relativ häufigen Bastard, obwohl *O. apifera* durch obligate Autogamie weniger anfällig für Kreuzbefruchtung sein müßte. Die Pollinien dieser Art beginnen relativ rasch aus den Fächern

herauszufallen und sinken dann durch Krümmung der vergleichsweise langen Stielchen auf die Narbe, obwohl die Klebscheiben in ihrer Ausgangslage verbleiben. Die Selbstbestäubung tritt dann 6-7 Tage nach Entfaltung einer Blüte ein (SCHREMMER 1959: 178-187). Damit ist der Weg für eine Fremdbestäubung zumindest teilweise eingeschränkt und man kann darüber spekulieren, ob im vorliegenden Fall nur Pollinarien von *O. apifera* wirksam auf die Narbe von *O. holoserica* übertragen werden können. PRIESNER (1973: 46-47) konnte bereits nachweisen, daß die Riechrezeptoren von *Eucera nigrescens* („*tuberculata*“)-Männchen eine starke Reaktion auf den Lippenextrakt von *O. apifera* zeigten. KULLENBERG (1973: 10) konnte später in Südfrankreich (Languedoc) dafür den experimentellen Nachweis im Feld erbringen (vgl. CINGEL 1995: 125, tab. 85-89). Tatsache ist, daß die oft populationsweise auftretenden Hybriden von *O. x albertiana* in Baden-Württemberg eine größere morphologische Affinität zu *O. apifera* (BAUMANN in SEBALD & al. 1998: 447) besitzen. Diese Hybride wurde im Jahre 2005 im Raum Böblingen sowohl in der Nähe von blühenden *Lathyrus niger*- als auch von *Vicia sepium*-Pflanzen den dort patrouillierenden und saugenden *Eucera nigrescens*-Männchen angeboten, wobei in allen Fällen eine heftige Bereitschaft der Langhornbienenmännchen bestand, die beiden Blüten, häufig sogar gruppenweise, zu besetzen, zu pseudokopulieren und Pollinarienentnahme zu vollziehen (BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ 2006: 139). Von den drei in Baden-Württemberg vorkommenden *O. holoserica*-Hybriden löste *O. x albertiana* die stärkste sexuelle Attraktion der *Eucera nigrescens*-Männchen aus (Abb. 6). Damit konnte der Beweis erbracht werden, daß bestäubungsrelevante Eigenschaften von *O. holoserica* wie Optik, Lippenstruktur und Duft auch bei der Hybride in ausreichendem Maße eingekreuzt wurden.

5. Zur Bestäubung der Hybride zwischen *Ophrys holoserica* (Burm. f.) Greuter x *Ophrys insectifera* L. (= *O. x denevensis* Rchb. f.) in Baden-Württemberg

Die Hybride *Ophrys x denevensis* (*O. holoserica* x *O. insectifera*) ist in Baden-Württemberg seit über 100 Jahren bekannt. Obwohl sie früher als selten galt, konnte in den letzten Jahren eine deutliche Zunahme der Wuchsorte festgestellt werden (BAUMANN in SEBALD & al. 1998: 449-450), wobei diese zumindest teilweise auf Handbestäubung zurückzuführen sein dürfte. Auf Grund der relativ großen morphologischen Unterschiede der beiden Elternarten sind die entsprechenden Hybriden sicher anzusprechen, vor allem weil sie meist \pm intermediär ausgebildet sind. *O. x denevensis* wurde im Raum Böblingen in die Flugbahnen von *Eucera nigrescens*-Männchen gebracht, wobei an verschiedenen Tagen und Stellen jeweils eine hohe und mehrere Minuten dauernde Attraktion der

Insekten festgestellt und dokumentiert (BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ 2006: 162-163) werden konnte, die zu Pollinarienentnahme führte (Abb. 7). *O. insectifera* wird in Mitteleuropa meist von Männchen der kleinen Grabwespe *Argogorytes mystaceus* (Specidae) bestäubt (WOLFF 1950: 20-59; KULLENBERG 1961: 67-68, tab. 36-38). Es wäre interessant zu wissen, ob diese Grabwespenmännchen auch auf *O. x denevensis* pseudokopulieren. Die starke Attraktion der Hybride *O. x denevensis* auf *Eucera nigrescens*-Männchen zeigt, daß das Erbgut der entsprechenden Eigenschaften (Optik, Duft, Lippenstruktur) von *O. holoserica* in ausreichendem Maße an die Hybride weitergegeben wurde.

6. Zur Bestäubung von *Ophrys holoserica* (Burm. f.) Greuter x *Ophrys sphegodes* Mill. (= *Ophrys x obscura* Beck) in Baden-Württemberg

Der Bastard *Ophrys x obscura* Beck (*Ophrys holoserica* x *Ophrys sphegodes*) gehörte früher zu den seltenen Erscheinungen in Baden-Württemberg. Erst etwa seit etwa 1990 hat die Hybride sowohl in der Zahl der Wuchsorte als auch in der Häufigkeit beträchtlich zugenommen (BAUMANN in SEBALD & al. 1998: 450-451). Im Hohenlohekreis tritt sie sogar populationsbildend auf (GRUND 1997: 117). Es war daher auch in diesem speziellen Fall von regelmäßigen Bestäubungen auszugehen. Da es bislang kaum Beobachtungen über Pseudokopulationen bei *Ophrys*-Hybriden gab, wurden Experimente mit *Ophrys x obscura* Pflanzen durchgeführt. Auch hier konnten Männchen von *Eucera nigrescens* bei der Pseudokopulation und Pollinarienentnahme mehrfach sowohl im Großraum Böblingen (7320) als auch am Kaiserstuhl (7811) im Mai der Jahre 2004 bis 2006 beobachtet und dokumentiert werden (Abb. 8). *O. sphegodes* wird in Süddeutschland von Männchen der Sandbiene *Andrena nigroaena* bestäubt (PAULUS 2005: 135). Interessant zu wissen wäre nun, ob diese Sandbiene auch von *Ophrys x obscura*-Pflanzen angelockt und effektiv bestäubt wird. Das gesellige Auftreten dieser Hybride in einigen Gebieten Baden-Württembergs schließt diese Möglichkeit zumindest nicht aus. Die vorhandene Attraktion der Hybride *Ophrys x obscura* auf *Eucera nigrescens*-Männchen zeigt, daß das Erbgut der entsprechenden Eigenschaften von *O. holoserica* in ausreichendem Maße an die Hybride vererbt wurde. Von den drei kontrollierten *O. holoserica*-Hybriden übt diese jedoch die schwächste Anziehung auf *Eucera nigrescens* aus, was möglicherweise mit ihrer früheren Blütezeit zusammenhängen könnte.

7. Zur Bestäubung von *Ophrys apifera* Huds. in Baden-Württemberg

Seit BROWN (1833: 740) und DARWIN (1862: 63-72) galt *O. apifera* als obligat autogam, was in der Folgezeit mehrfach, unter anderem von SCHREMMER (1959: 184-187) in Istrien detailliert bestätigt wurde. PRIESNER (1973: 46-47) konnte jedoch nachweisen, daß die Riechrezeptoren von *Eucera nigrescens* („*tuberculata*“)-Männchen eine starke Reaktion auf den Lippenextrakt von *O. apifera* zeigten. KULLENBERG (1973: 10) erbrachte in Südfrankreich (Languedoc) dafür den experimentellen Nachweis im Feld, wobei die entsprechenden Bilddokumente später von CINGEL (1995: 125, tab. 85-89) veröffentlicht wurden. Dies deckt sich mit der Existenz zahlreicher Bastarde, bei denen *O. apifera* zweifelsfrei als Kreuzungspartner beteiligt ist (BAUMANN & KÜNKELE 1986: 402-404). Im Raum Böblingen wurde im Jahre 2005 *O. apifera* an geeigneter Stelle *Eucera nigrescens*-Männchen angeboten. Auch bei diesem Beispiel konnte eine Attraktivität beobachtet und dokumentiert werden, wobei auf den Blüten Pseudokopulationen ausgelöst wurden, die aber nicht zur Pollinarienentnahme führten (Abb. 9). Einschränkend muß hier darauf hingewiesen werden, daß auf Grund der späten Blütezeit von *O. apifera* sich die *Eucera nigrescens*-Männchen am Ende der Flugzeit befanden und auch Blüten anderer *Ophrys*-Arten nicht mehr mit hoher Erregtheit besucht wurden.

8. Zur Verbreitung von *Eucera nigrescens* Pérez

Eucera nigrescens Pérez ist eine weit verbreitete Langhornbiene, deren Gesamtverbreitung Südeuropa von Spanien bis Ukraine, Griechenland mit Ägäischen Inseln (KULLENBERG & al. 1984: 38, Fig. 4) und die Türkei umfasst. In den letzten Jahren ergab sich eine beträchtliche Arealerweiterung nach Osten bis Armenien, Aserbaidschan und Nordiran (Karte 2 nach S. Risch). Die von Tkalcu (KULLENBERG & al. 1984: 38, fig. 4) vorgeschlagene Trennung in eine westliche subsp. *continentis* mit Vorkommen in Spanien, Italien, Mitteleuropa und eine östliche daran anschließende subsp. *contraria*, wird nicht von allen Autoren akzeptiert (Mitteilung S. Risch).

9. Zur Bestäubung von *Ophrys holoserica* subsp. *andria* (P. Delforge) Kreutz auf den Kykladen (Griechenland)

Ophrys andria wurde von DELFORGE (1994: 136) von der griechischen Insel Andros beschrieben. Verwandtschaftlich steht sie *O. holoserica* nahe, unterscheidet sich von dieser jedoch durch etwas längere Petalen und Lippenhöcker sowie eine

reduzierte Malzeichnung. Auf der südlich gelegenen Insel Naxos soll nach DELFORGE (1997: 167) zusätzlich *Ophrys thesei* vorkommen, die sich aber nur durch die rosa Perigonfarbe von *O. andria* unterscheidet und von KRETZSCHMAR & KRETZSCHMAR (1996: 7-10) nur noch als eigene Varietät (var. *halkionis*) geführt wurde. Nach eigenen Untersuchungen kommt *O. holoserica subsp. andria* neben den Kykladen-Inseln Andros und Naxos auch auf den benachbarten Inseln Serifos, Siros, und Tinos vor. Auf Naxos und Tinos konnten wir Anfang April 2003 mehrfach Männchen von *Eucera nigrescens* als Bestäuber dokumentieren, die auf *O. andria* mit großer Ausdauer und starker sexueller Erregung pseudokopulierten und Pollinarien entnahmen (Abb. 10). Auch aus diesem Grunde halten wir die Rangstufe der Unterart für angemessen.

10. Zur Bestäubung von *Ophrys bombyliflora* Link auf dem Süd-Peloponnes

O. bombyliflora stellt eine der konstantesten und auch ursprünglichsten *Ophrys*-Arten dar. Mit Ausnahme der Blütengröße (BAUMANN & BAUMANN 2001: 695) ist die Variabilität nur gering. Dafür spricht auch das Areal, das ein rein mediterranes Kerngebiet umfasst. Es reicht im Westen von den Kanarischen Inseln (Teneriffa, Gran Canaria) über Nordafrika (Marokko, Algerien, Tunesien, Cyrenaika), die südliche Iberische Halbinsel, Südfrankreich, die Balearen, Italien mit Inseln, die ostadriatische Küste, Griechenland mit Inseln bis in die Westtürkei (BAUMANN & KÜNKELE 1982: 202). Auf den Kanaren ist die endemische Langhornbiene *Eucera gracilipes* Pérez der effektive Bestäuber (PAULUS 1999: 13-16). Auf Mallorca, in Süditalien (Salerno) und auf Sizilien tritt *Eucera oraniensis* Lep. als Hauptbestäuber auf (KULLENBERG & al. 1984: 33-35, PAULUS & GACK 1990: 131, BAUMANN & BAUMANN 1998), auf Sardinien handelt es sich um *Eucera grisea* (PAULUS & GACK 1995: 212). Für Griechenland wurde darüberhinaus *Eucera vulpes* nachgewiesen (Delforge 2005: 435). Darüberhinaus finden sich für Nordwestafrika (Marokko, Algerien) eine ganze Reihe weiterer Arten wie *Eucera albofasciata* Friese, *E. collaris* Dours, *E. notata* Lep., *E. spatulata* Grib., *E. vidua* Lep. und *E. elongatula* Vachal (KULLENBERG & al. 1984: 32-33), die später von PAULUS (1999: 15) als nicht reguläre Bestäuber eingestuft wurden. Da *Eucera oraniensis* eine westmedi-terrane Verbreitung (Nordafrika, Italien, Balearen, Iberische Halbinsel) besitzt, kann sie für die ostmediterranen Vorkommen von *O. bombyliflora*, die von Griechenland und Lybien (Cyrenaika) ostwärts bis in die Westtürkei reichen, nicht als Bestäuber in Frage kommen. Auf Kreta gilt *Eucera algira* (PAULUS 1988: 873-874) als Bestäuber, in Griechenland (Peloponnes) *Eucera parnassia* (PAULUS 1999: 14).

In Griechenland (S-Peloponnes) konnten wir im April 2006 in der Umgebung von Areopolis und Githeon mehrfach *E. nigrescens* bei heftigen Pseudokopulationen

verbunden mit Pollinarienentnahmen beobachten und dokumentieren (Abb. 11). Diese Bienenmännchen wurden bereits früher in Süditalien (Foggia und Salerno) von BÜEL (KULLENBERG & al. 1984: 33, 35) als Bestäuber festgestellt, später aber von PAULUS (1999: 15) in Zweifel gezogen.

Diese knappe und wohl auch unvollständige Aufstellung zeigt, daß *O. bombyliflora* in ihrem Gesamtverbreitungsgebiet von mehreren Langhornbienen-Arten bestäubt wird, wobei selbst eine regionale Selektivität nicht klar erkennbar ist. Dies deckt sich im übrigen mit den Ergebnissen der Hybridisierung, die bei *O. bombyliflora* trotz ihrer morphologischen Ausnahmestellung besonders stark ausgeprägt ist (BAUMANN & KÜNKELE 1986: 400, 435-442). Man kann daher davon ausgehen, daß eine ganze Reihe der oben erwähnten effektiven Bestäuber von *O. bombyliflora* zumindest gelegentlich andere *Ophrys*-Arten besucht. Als Beispiel sei auf *E. oraniensis* hingewiesen, die auch als Bestäuber der deutlich größerblütigen *O. tenthredinifera* beobachtet wurde (KULLENBERG & al. 1984: 34), wobei diese Kreuzung (*O. x sommieri* Sommier) besonders häufig ist und im gesamten Überschneidungsbereich der Areale der beiden Ausgangsarten mit großer Regelmäßigkeit aufzutreten pflegt. An diesem Beispiel wird besonders deutlich, daß die Optik (insektenähnliche Aussehen der Blüten) der von *Eucera*-, *Tetralonia*- und *Synhalonia*-Arten bestäubten *Ophrys*-Taxa für die Anlockung der Wildbienenmännchen von großer Bedeutung ist und die Imitation des paarungs-willigen Weibchens so stark sein kann, daß eine strenge selektive Bestäubung einem ausgeprägtem Paarungstrieb zum Opfer fällt.

11. Zur Bestäubung von *Ophrys holoserica* subsp. *untchyi* (M. Schulze) Kreutz kroatischer Herkunft in Baden-Württemberg

Die mittelgroße *O. holoserica* subsp. *untchyii* wird in Kroatien (Pula) von *Eucera clypeata* Erichs. bestäubt (PAULUS 2000: 17-22, BAUMANN & BAUMANN 2001), einer Langhornbiene deren Areal von Nordafrika über Mittelasien und Pakistan nordwärts ins südliche Mitteleuropa reicht (KULLENBERG & al. 1984: 39, Fig. 7; Ergänzung durch S. Risch). Darüberhinaus tritt sie in Mittel- und Süd-Italien ebenfalls als Bestäuber mittelgroßer *O. holoserica*-Sippen auf (BÜEL in KULLENBERG & al. 1984: 31). Eine Pflanze von *O. holoserica* subsp. *untchyii* wurde im Raum Böblingen an geeigneter Stelle den dort fliegenden *Eucera nigrescens*-Männchen angeboten, die hier als alleinige Vertreter der Gattung vorkommen. Diese reagierten spontan auf diese offensichtlich willkommene Abwechslung, wobei sie ausdauernd auf den Blüten pseudokopulierten (bis zu 6 Minuten) und Pollinarienentnahmen mehrfach dokumentiert werden konnten (Abb. 12). Auf Grund dieses Verhaltens verbunden mit einer morphologischen Ähnlichkeit halten wir die Rangstufe der Unterart von *O. holoserica* für angemessen.

Tab. 1: Von *Eucera nigrescens* Pérez bestäubte *Ophrys*-Taxa

Ophrys	Gebiet	Informant
<i>apifera</i> ?	Baden-Württemberg	Baumann & Baumann
<i>apifera</i>	S-Frankreich	Kullenberg 1973: 10
<i>apifera</i> x <i>holoserica</i>	Baden-Württemberg	Baumann & Baumann
<i>bombyliflora</i>	S- Peloponnes	Baumann & Baumann
<i>bombyliflora</i>	S- Italien	Büel in Kullenberg & al. 1984: 33, 35
<i>holoserica</i> s. str.	Baden-Württemberg	Paulus 2005: 137 als Nebenbestäuber Baumann & Baumann
<i>holoserica</i> s. str.	SE- Frankreich	Godfery 1929: 301
<i>holoserica</i> subsp. <i>andria</i>	Kykladen	Baumann & Baumann
<i>holoserica</i> x <i>insectifera</i>	Baden-Württemberg	Baumann & Baumann
<i>holoserica</i> x <i>sphegodes</i>	Baden-Württemberg	Baumann & Baumann
<i>holoserica</i> subsp.	S- Italien	Kullenberg & al. 1984: 32
<i>parvimaclata</i>		
<i>holoserica</i> subsp. <i>untchyi</i>	Baden-Württemberg (Herkunft Istrien)	Baumann & Baumann
<i>scolopax</i>	S- Frankreich	Kullenberg & al. 1984: 30
<i>tenthredinifera</i>	S- Italien	Kullenberg & al. 1984: 32
<i>umbilicata</i> ?	Libanon	Kullenberg 1961: 206

12. Offene Fragen

Trotz der faszinierenden Anpassung zwischen Blüte und Bestäuber bleiben eine ganze Reihe von offenen Fragen. Wichtig in diesem Zusammenhang ist die Erkenntnis, daß die Bestäubungsrate innerhalb der Gattung *Ophrys*, vor allem im Vergleich zu anderen mediterranen Orchideen-Gattungen, sehr niedrig ist. Neben- oder Zufallsbestäuber können daher eine größere Rolle spielen, als bei Arten mit durchschnittlichem Fruchtansatz. Das Beispiel von *Ophrys holoserica* in Baden-Württemberg zeigt, daß die seither als Nebenbestäuber eingestufte Bienenart im Wesentlichen für das heutige Arealbild verantwortlich ist. Es erscheint nicht unwahrscheinlich, daß bei zukünftigen Fortschritten in der Bienenerfassung im Mittelmeergebiet sich ähnliche Überraschungen ergeben. Wertet man Stichproben

abgeblühter *Ophrys*-Populationen aus, so kann man feststellen, daß die meisten Pflanzen keine Früchte ansetzen, dafür aber an Einzelexemplaren oft mehrere Kapseln ausgebildet werden können. Dies lässt nur den Rückschluss zu, daß die Wildbienenmännchen oft mehrere Blüten des gleichen Blütenstandes hintereinander besuchen, was auch bei der Hummel-Ragwurz durch Feldversuche bestätigt werden konnte. Ob die Absenkung der Pollinarien, die nach eigenen Untersuchungen etwa fünf Minuten dauert, Voraussetzung für die Befruchtung von Blüten anderer Pflanzen ist, erscheint fraglich. Bei der hektischen Betriebsamkeit verbunden mit häufigen Positionsänderungen der beobachteten Bestäuber ist die Möglichkeit der Übertragung frisch entnommener, nicht abgesenkter Pollinarien nicht völlig auszuschließen. Darüberhinaus wurde bei jungen, braun gefärbten *Eucera*-Männchen beobachtet, daß diese bis zu sechs Minuten auf der gleichen Blüte, unter ständigen Suchbewegungen des Hinterleibes, zubringen können und damit eine Absenkung der Pollinarien auf Grund des langen Zeitraumes vollzogen sein kann. Geitonogamie und/oder Autogamie können daher auch bei der Gattung *Ophrys* eine wichtige, bislang unbekannte Rolle spielen. Ein weiteres Indiz gegen eine absolute Bestäuberspezifität ist die Tatsache, dass bei keiner anderen Orchideengattung so viele Naturhybriden bekannt sind, selbst zwischen Kopf- und Hinterleib-bestäubten Arten, wie bei dieser Gattung (BAUMANN & KÜNKELE 1986: 393-596). Dies betrifft vor allem auch isolierte und morphologisch klar getrennte Arten wie *Ophrys bertolonii*, *O. bombyliflora*, *O. speculum* und *O. tenthredinifera*, die mit zu den häufigsten Kreuzungspartnern zählen. *O. bombyliflora* Link und *O. tenthredinifera* Willd. kommen in weiten Teilen ihres großen Areals oft gemeinsam vor und blühen etwa gleichzeitig. Obwohl, wie oben gezeigt wurde, beide Arten von verschiedenen Arten der Gattung *Eucera* bestäubt werden, gibt es doch mit großer Regelmäßigkeit die entsprechenden Bastarde. Unklar ist bislang, ob nur einer oder beide Bestäuber den falschen Partner auswählen. Könnte man bei diesem Beispiel noch einwenden, dass es sich um nahe verwandte Bestäuber der gleichen Gattung handelt, so wird dieses Argument im Falle von *O. bertolonii* Moretti und *O. incubacea* Bianca hinfällig. *O. bertolonii* wird von Mörtelebienen (*Megachile parietina*, *M. pyrenaica*), *O. incubacea* aber von einer Sandbiene (*Andrena morio*) bestäubt (PAULUS & GACK 1986: 51). Gerade bei diesem Artenpaar kann man eine gesteigerte Tendenz zur Hybridisierung, an vielen weit getrennten Wuchsorten des Gesamtareals beobachten, wobei die Hybriden gelegentlich sogar häufiger auftreten als die Ausgangsarten. Dies gilt auch für die verhältnismäßig häufigen infragenerischen Hybriden zwischen *O. speculum* subsp. *speculum* und subsp. *lusitanica* in Portugal (BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ 2004: 564, 577-579). Während die Bestäubung der Nominatsippe durch die Dolchwespe (*Dasyscolia ciliata*) Vorbildfunktion für die gesamte Gattung *Ophrys* (CORREYON & POUYANNE 1916: 29-31, 41-47) besitzt, soll die lusitanische Unterart von einem anderen, bislang unbekanntem Bestäuber besucht werden (PAULUS 2001: 45). Ganz

ähnlich verhält es sich im äußersten Osten des Areal von *O. speculum*, wo die Nominatsippe mit der östlichen subsp. *regis-ferdinandii* zusammentrifft. Obwohl bislang beide Bestäuber unbestätigt sind, soll es sich nach PAULUS (2001: 45) bei der subsp. *regis-ferdinandii* um eine Schwebfliege (*Merodon velox*) handeln, die ein ähnliches Aussehen besitzt. Auch bei diesem Paar ist eine häufige und über viele Jahre bestehende Hybridisierung gesichert (BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ 2004: 568-569). Ob sich auf Grund des Einzelmerkmals der Bestäubungsspezifität die Systematik der Gattung *Ophrys* aufbauen lässt, erscheint bei dem gegenwärtigen Kenntnisstand der Sippenareale von Pflanzen und Bestäubern mehr als fraglich. „Rückschlüsse auf den Grad der Verwandtschaft erhalten eine gewisse Fundierung erst durch Berücksichtigung und Vergleich möglichst vieler Merkmale“ (EHRENDORFER in STRASBURGER 1983: 486).

13. Danksagung

Herrn Stefan Risch (Leverkusen) danken wir herzlich für die Bestimmung der Wildbienen, Dr. Paul Westrich (Kusterdingen) für die Durchsicht des Manuskriptes.



Abb. 1: *Ophrys holoserica* subsp. *holoserica* mit Blumenfliege? (*Microdon* spec.), Böblingen, 18.05.2004.



Abb. 2: *Ophrys holoserica* subsp. *holoserica* mit jungem, braun gefärbtem *Eucera nigrescens*-Männchen, Böblingen, 01.06.2005.



Abb. 3: *Ophrys holoserica* subsp. *holoserica* mit älterem, grau gefärbtem *Eucera nigrescens*-Männchen, Böblingen, 18.05.2004.



Abb. 4: *Eucera nigrescens*-Männchen an *Lathyrus niger* saugend, Böblingen, 04.06.2005.

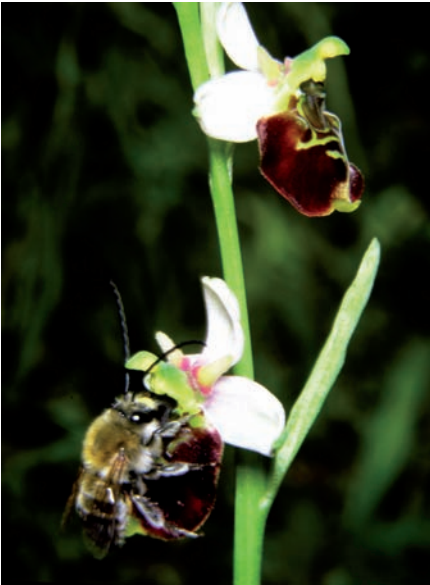


Abb. 5: *Ophrys holoserica* subsp. *holoserica* (Herkunft Baden-Württemberg) mit *Eucera nigrescens*, Thüringen, 27.05.2004.



Abb. 6: *Ophrys holoserica* subsp. *holoserica* x *Ophrys apifera* mit *Eucera nigrescens*, Böblingen, 01.06.2005.



Abb. 7: *Ophrys holoserica* subsp. *holoserica* x *Ophrys insectifera* mit *Eucera nigrescens*, Böblingen, 09.06.2005.



Abb. 8: *Ophrys holoserica* subsp. *holoserica* x *Ophrys sphegodes* mit *Eucera nigrescens*, Böblingen, 23.05.2005.



Abb. 9: *Ophrys apifera* mit *Eucera nigrescens*, Böblingen, 03.06.2005.



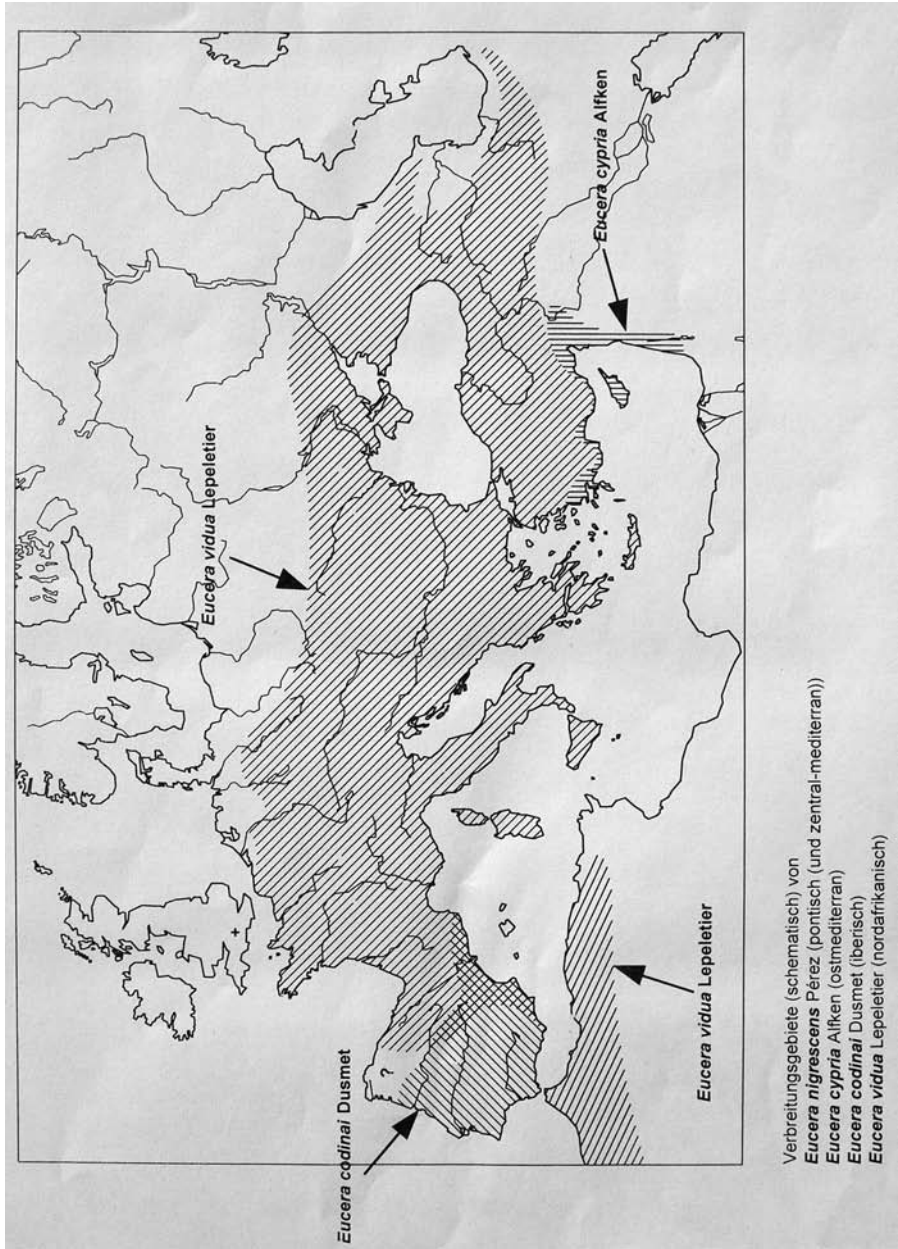
Abb. 10: *Ophrys holoserica* subsp. *andria* mit *Eucera nigrescens*, Kykladen, Naxos, 03.04.2002.



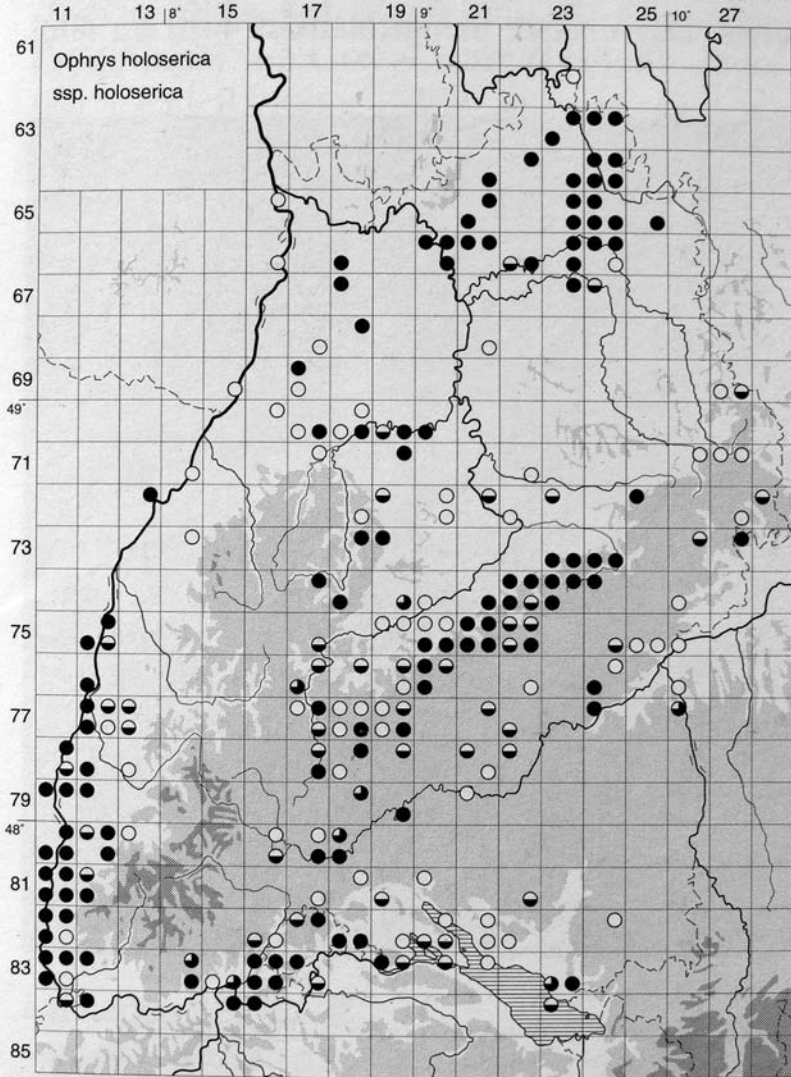
Abb. 11: *Ophrys bombyliflora* mit *Eucera nigrescens*, Peloponnes, Areopolis, 05.04.2006.



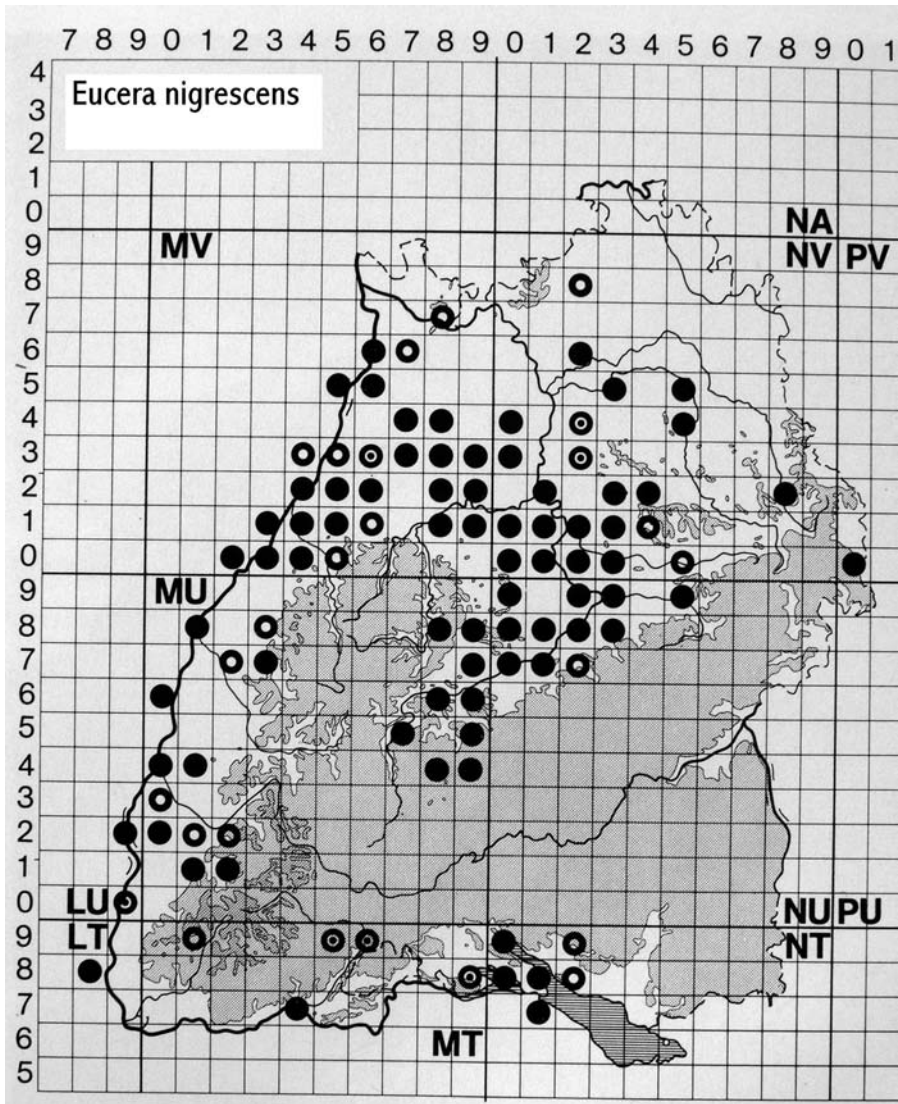
Abb. 12: *Ophrys holoserica* subsp. *untchjii* (Herkunft Kroatien) mit *Eucera nigrescens*, Böblingen, 07.06.2006.



Karte 1: Gesamtverbreitung des *Eucera nigrescens*-Komplexes. Bearbeitung von S. Risch (Leverkusen).



Karte 2: Verbreitung von *Ophrys holoserica* subsp. *holoserica* in Baden-Württemberg aus KÜNKELE in SEBALD & al. (1998 (Bd. 8): 415).



Karte 3: Verbreitung von *Eucera nigrescens* in Baden-Württemberg aus WESTRICH (1989: 634).

Literatur

- BAUMANN, B. & H. BAUMANN (2001): Zur Kenntnis der Orchideenflora der Cyrenaika (Lybien). - Jour. Eur. Orch. 33 (2): 691-725.
- BAUMANN, B. & H. BAUMANN (2007): *Ophrys holoserica* subsp. *cerigona* B. Baumann & H. Baumann, eine neue endemische Unterart der südgriechischen Insel Kithira.- Jour. Eur. Orch. 39 (1): im Druck.
- BAUMANN, H. (1998): *Orchidaceae*: 286-462. In: SEBALD & al.: Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Band 8. Stuttgart (E. Ulmer).
- BAUMANN, H. (2005): Die Orchideentaxa: 230-682. In: Die Orchideen Deutschlands. Uhlstädt-Kirchhasel (Arbeitskreis Heimische Orchideen Deutschlands).
- BAUMANN, H. & S. KÜNKELE (1982): Die wildwachsenden Orchideen Europas. Kosmos Naturführer. Stuttgart (Franckh'sche Verlagshandlung).
- BAUMANN, H. & S. KÜNKELE (1986): Die Gattung *Ophrys* L.- eine taxonomische Übersicht.- Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 18 (3): 305-688.
- BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & R. LORENZ (2004): *Ophrys speculum* Link, ein illegitimer Name. - Jour. Eur. Orch. 36 (2): 561-583.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. & R. LORENZ (2006): Orchideen Europas mit angrenzenden Gebieten.- Stuttgart (Eugen Ulmer).
- BAUMANN, P. & K. BAUMANN (1988): Das Geheimnis der Orchideen.- Hamburg (Hoffmann & Campe).
- BENKER, D., FUKAREK, F, KORSCH, H. & al. (1996): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Ostdeutschlands. 615 S., 1998 Verbreitungskarten. Gustav Fischer, Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm.
- BROWN, R. (1833): On the organs and mode of fecundation in *Orchidaceae* and *Asclepiadaceae*. - Trans. Linn. Soc. London 16: 685-745.
- BRUNFELS, O. (1530): Herbarum vivae eicones ad nature imitationem summa cum diligentia et artificio effigiate, una cum effectibus earundem, in gratiam veteris illius, & iamiam renascentis Herbariae Medicinae,... recens editae. Argentorati (Ioannem Schottum).
- CINGEL, N.A. van der (1995): An atlas of Orchid pollination. European Orchids. Rotterdam/Brookfield (Balkema).
- CORREVON, H. & M. POUYANNE (1916): Un curieux cas de minétisme chez les Ophrydées. - Jour. Soc. Nat. d'Hort. France 17: 29-31, 41-47. Suite et fin (1).
- DARWIN, C. (1862): On the various contrivances by which British and foreign Orchids are fertilized by insects, and on the good effects of intercrossing. London (Murray).
- DELFORGE, P. (1994): Les Orchidées des îles d'Andros et de Tinos (Cyclades, Grèce). Observations, cartographie et description d'*Ophrys andria*, une espèce nouvelle du groupe d'*Ophrys bornmuelleri*.- Les Naturalistes belges 75 (4): 109-170.
- DELFORGE, P. (1997): Les Orchidées de l'île d'Amorgos (Cyclades, Grèce). - Les Naturalistes belges 78 (3): 103-152.
- DELFORGE, P. (2005): Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient. Ed. 3. Paris (Delachaux et Niestlé).
- ENGEL, R. (1985): La pollinisation d' *Ophrys fuciflora* (F.W. Schmidt) Moench par un diptère. - Bull. Assoc. Philom. Alsace Lorraine 21: 269-283.

- FUCHS, L. (1542): De Historia Stirpium commentarii insignes, maximis impensis et vigiliis elaborati, adiectis earundem vivis plusquam quingentis imaginibus, nunquam antea ad naturae imitationem artificiosius effectis & expressis. Basileae (Officina Isingriniana).
- GODFERY, M.J. (1929): Recent observations on the pollination of *Ophrys*.
- Journal of Botany 67: 298-302.
- GODFERY, M.J. (1933): Monograph & iconograph of native British *Orchidaceae*. Cambridge (University Press).
- GRUND, T. (1997): Die Orchideen des Hohenlohekreises.- Jour. Eur. Orch. 29 (1): 1-182.
- GULLI, V., TOSI, G., FILIPPI, L. & C. DEL PRETE (2003): On the pollination of some Orchids of the genus *Ophrys* at Mount Argentario (Grosseto, Central-Western Italy).-II. *O. bertolonii* Moretti, *O. fuciflora* (F.W. Schmidt) Moench subsp. *fuciflora* and *O. bombyliflora* Link.- Caesiana 20: 35-43.
- HAEUPLER, H. & P. SCHÖNFELDER (1988): Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland. 768 S., 2490 Verbreitungskarten. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- HEINRICH, W. (1997): Orchideen in Thüringen. *Ophrys holoserica* (Burm. F.) Greuter: 154. AHO Thüringen.
- KRETSCHMAR, G. & H. KRETSCHMAR (1996): Orchideen der Insel Naxos.- Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid. 13 (1): 4-30.
- KREUTZ, C.A.J. (2004): Kompendium der Europäischen Orchideen. C.A.J. Kreutz, Landgraaf, NL.
- KÜNKELE, S. (1998): *Orchidaceae*: 286-462. In: SEBALD & al.: Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Band 8. Stuttgart (E. Ulmer).
- KULLENBERG, B. (1961): Studies in *Ophrys* pollination. Reprinted from Zoologiska Bidrag fran Uppsala. Band 34: 1-340, 51 Tafeln.
- KULLENBERG, B. (1973): New observations on the pollination of *Ophrys* L. (*Orchidaceae*)
- Zoon a Journal of Zoology. Institute of Zoology, University of Uppsala. Suppl. 1: 9-13.
- KULLENBERG, B. & G. BERGSTRÖM (1976): The pollination of *Ophrys* Orchids.- Bot. Notiser 129: 11-19.
- KULLENBERG, B., BÜEL, H. & B. TKALCU (1984): Übersicht von Beobachtungen über Besuche von *Eucera*- und *Tetralonia*-Männchen auf *Ophrys*-Blüten (*Orchidaceae*).- Nova Acta Reg. Soc. Scient. Upsaliensis. Ser. V: C. Vol. 3: 27-40.
- NELSON, E. (1962): Gestaltwandel und Artbildung erörtert am Beispiel der Orchidaceen Europas und der Mittelmeerländer. Text- und Tafelband. Chermex-Montreux.
- PAULUS, H.F. (1988): Beobachtungen und Experimente zur Pseudokopulation auf *Ophrys*-Arten (*Orchidaceae*) Kretas (II)- mit einer Beschreibung von *Ophrys sitiaca* H.F. Paulus & C. & A. Alibertis nov. spec. aus dem *Ophrys-fusca-omegafifera*-Formenkreis.- Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 20 (4): 817-882.
- PAULUS, H.F. (1996): Zur Bestäubungsbiologie und Artberechtigung von *Ophrys tetraloniae* Teschner 1987 und *Ophrys elatior* Gumprecht ex H.F. Paulus spec. nov. (*Orchidaceae*).
- Ber. Arbeitskr. Heim. Orch. 13 (2): 4-13.
- PAULUS, H.F. (1999): Bestäubungsbiologische Untersuchungen an *Ophrys bombyliflora*, *Orchis canariensis* und *Habenaria tridactylites* (*Orchidaceae*) in Gran Canaria (Spanien).
- Ber. Arbeitskr. Heim. Orch. 16 (1): 4-22.
- PAULUS, H. F. (2000): Zur Bestäubungsbiologie einiger *Ophrys*-Arten Istriens (Kroatien) mit einer Beschreibung von *Ophrys serotina* Rolli ex Paulus spec. nov. aus der *Ophrys holoserica*-Artengruppe (*Orchidaceae* und *Insectae*, Apoidea).- Ber. Arbeitskr. Heim. Orch. 17 (2): 4-33.

- PAULUS, H.F. (2001): Daten zur Bestäubungsbiologie und Systematik der Gattung *Ophrys* in Rhodos (Griechenland) mit Beschreibung von *Ophrys parvula*, *Ophrys persephona*, *Ophrys lindia*, *Ophrys eptapiigiensis* spec. nov. aus der *Ophrys fusca* s. str. Gruppe und *Ophrys cornutula* spec. nov. aus der *Ophrys oestrifera*-Gruppe (*Orchidaceae* und *Insecta, Apoidea*).- Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. 18 (1): 38-86.
- PAULUS, H.F. (2005) Zur Bestäubungsbiologie der Orchideen: 98-140. In: Die Orchideen Deutschlands. Uhlstädt-Kirchhasel (Arbeitskreis Heimische Orchideen Deutschlands).
- PAULUS, H.F. & C. GACK (1986): Neue Befunde zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Orchideengattung *Ophrys* – Untersuchungen in Kreta, Süditalien und Israel.- Jahresber. Naturw. Ver. Wuppertal 39: 48-86.
- PAULUS, H.F. & C. GACK (1990): Zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität der Gattung *Ophrys* in Sizilien und Süditalien.- Jahresber. Naturw. Ver. Wuppertal 43: 119-141.
- PAULUS, H.F. & C. GACK (1990): Untersuchungen zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Gattung *Ophrys* im östlichen Mittelmeergebiet (*Orchidaceae*, *Hymenoptera*, *Apoidea*).
- Jahresber. Naturw. Ver. Wuppertal 43: 80-118.
- PAULUS, H. F. & C. GACK (1995): Zur Pseudokopulation und Bestäubung in der Gattung *Ophrys* (*Orchidaceae*) Sardinien und Korsikas. - Jber. naturw. Ver. Wuppertal 48: 188-227.
- PRIESNER, E. (1973): Reaktionen von Riechrezeptoren männlicher Solitärbiene (Hymenoptera, Apoidea) auf Inhaltsstoffe von *Ophrys*-Blüten.- Zoon a Journal of Zoology. Institute of Zoology, University of Uppsala. Suppl. 1: 43-54.
- REINHARD, H., GÖLZ, P., PETER, R. & H. WILDERMUTH (1991): Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete: 84-85. Egg (Fotorotar).
- SCHORLER, B. (1907): VII. Über Herbarien aus dem 16. Jahrhundert.- Sitzungsber. Abhandl. naturw. Ges. Isis (Dresden): 73-91.
- SCHREMMER, F. (1959): Blütenbiologische Beobachtungen in Istrien (Jugoslawien).
- Österr. Bot. Zeitschr. 106 (3/4): 177-202.
- SEBALD, O. & al. (1998): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Band 8. Stuttgart (Ulmer).
- STAFLEU, F.A. & R.S. COWAN (1976-1988): Taxonomic literature. A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types. Second edition. 7 volumes. Utrecht (Bohn, Scheltema & Holkema).
- STRASBURGER, E. (1983): Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 32. Auflage Stuttgart, New York (Gustav Fischer).
- TESCHNER, W. (1987): *Ophrys tetraloniae* spec. nov.- eine spätblühende Verwandte der Hummel-Ragwurz in Istrien.- Die Orchidee 38 (5): 220-224.
- VÖTH, W. (1987): Neue bestäubungsbiologische Beobachtungen an griechischen *Ophrys*-Arten.
- Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 19 (1): 112-118.
- VÖTH, W. (1999): Lebensgeschichte und Bestäuber der Orchideen am Beispiel von Niederösterreich.- Stapfia 65: 37, 160-162, 236.
- WESTRICH, P. (1989): Die Wildbienen Baden-Württembergs. 2 Bände Stuttgart (E. Ulmer).
- WOLFF, T. (1950): Pollination and fertilization of fly *Ophrys*, *Ophrys insectifera* L. in Allindelille Fredskov, Denmark.- Oikos 2 (1): 20-59.

Anschrift der Verfasser:

Brigitte und Dr. Helmut Baumann
Beethovenstraße 45 · D-71032 Böblingen

Bildnachweis:

Alle Fotos H. Baumann

Die Gattung *Nigritella* – Rückkehr zu taxonomischer Stabilität

DIETER WENKER

Zusammenfassung

Die Eigenständigkeit der Gattung *Nigritella* wird begründet. Dazu wird eine historische Übersicht über die Beschreibung und Abgrenzung von *Gymnadenia* und verwandten Gattungen geliefert und der Schwerpunkt auf die Arbeiten von RICHARD, 1817, REICHENBACH FIL., 1851, und SCHLECHTER, 1919a, gelegt. Die Systematik innerhalb der Gattung *Nigritella* wird anhand von Konzepten der letzten Jahre von drei verschiedenen Autoren diskutiert. Das Konzept von KREUTZ, 2004, wird etwas modifiziert und vier notwendige Umkombinationen werden vorgenommen. Eine Intergenerische Hybride, vermutlich *Gymnadenia conopsea* × *Nigritella buschmanniae*, wird vorgestellt.

Summary

The justification for *Nigritella* as independent genus is argued. A historical overview on description and delimitation of *Gymnadenia* and related genera is given with emphasis on the publications of RICHARD, 1817, REICHENBACH FIL., 1851 and SCHLECHTER, 1919a. The systematic situation within the genus *Nigritella* is discussed based on concepts of the last years of three different authors. The concept of KREUTZ, 2004, is slightly modified and four new combinations required are performed. An intergeneric hybrid, presumably *Gymnadenia conopsea* × *Nigritella buschmanniae*, is presented.

Einleitung

Die Eigenständigkeit der Gattung *Nigritella* bzw. ihre Zugehörigkeit zu *Gymnadenia* werden nicht erst in den letzten Jahren kontrovers diskutiert. Nach der Beschreibung der Gattung *Nigritella* durch Richard (RICHARD, 1817) wurde die neue Gattung bis Mitte des 19. Jahrhunderts von den folgenden Autoren übernommen aber bereits in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts unterschiedlich beurteilt. Im 20. Jahrhundert, spätestens durch die Arbeit von Schlechter (SCHLECHTER, 1919a) wurde *Nigritella* allgemein als eigenständig akzeptiert. Erst durch die Untersuchung von DNA-Sequenzen als Basis für verwandtschaftliche Beziehungen und Systematik kurz vor der Jahrtausendwende wurde *Nigritella* von vielen Autoren wieder einmal mit *Gymnadenia* vereinigt.

Die anfänglich sehr verbreitete Begeisterung für diese neue Technik in der Systematik führte zu einer deutlichen Überbewertung der Ergebnisse der DNA-Untersuchungen und einer Vernachlässigung der morphologischen Unterschiede. In der Zwischenzeit hat eine gewisse „Sättigung“ und Ernüchterung stattgefunden. Dadurch konnten sich auch kritische Stimmen zum Thema DNA Gehör verschaffen und darauf hinweisen, dass die Analyse sehr kurzer Sequenzen der DNA nicht mehr ist, als eines von vielen Bauteilen des Gesamtbildes. Mit Ausnahme einiger

DNA-Systematiker werden Gattungen wie *Nigritella* und *Coeloglossum* heute aber wieder weitgehend als eigenständig akzeptiert.

Auf die Nichtbeachtung aller Argumente außerhalb der DNA-Sequenzen bei BATEMAN, PRIDGEON & CHASE, 1997 sowie BATEMAN, 2001, hat bereits auf der letzten Wuppertaler Tagung Wucherpfennig (WUCHERPFENNIG, 2002) hingewiesen, der in seiner Arbeit schwerpunktmäßig auf die morphologischen Unterschiede zwischen *Nigritella* und *Gymnadenia* eingegangen ist. Diese Arbeit geht nach der klassischen Systematik auf die Unterschiede des Säulenaufbaus ein und zeigt in der folgenden historischen Übersicht die Positionen der verschiedenen Autoren bei der Beschreibung neuer Gattungen und deren Abgrenzung auf. Im zweiten Teil der Arbeit wird die systematische Stellung der Taxa innerhalb der Gattung *Nigritella* behandelt.

Historische Übersicht

Die Betrachtung der wechselhaften Beurteilung von *Nigritella* in der Taxonomie muss natürlich auf jeden Fall *Gymnadenia* einbeziehen aber auch weitere verwandte Gattungen wie z. B. *Pseudorchis* und *Coeloglossum* berücksichtigen. Detailliert betrachtet werden:

Nigritella nigra (L.) H.G. REICHENBACH FIL. (1851)

Gymnadenia conopsea (L.) R. BROWN (1813)

Pseudorchis albida (L.) A. LÖVE & D. LÖVE (1969)

Coeloglossum viride (L.) C.J. HARTMAN (1820)

Carl von Linné (LINNÉ, 1753) beschreibt bereits alle vier Arten. Dadurch werden die Artnamen als Basionyme festgeschrieben.

Nigritella nigra als *Satyrium nigrum* L.

Gymnadenia conopsea als *Orchis conopsea* L.

Pseudorchis albida als *Satyrium albidum* L.

Coeloglossum viride als *Satyrium viridis* L.

Eine Gattung *Satyrium* im Sinne von Linné gibt es heute nicht mehr. *Satyrium* im heutigen Sinne ist die von Swartz (SWARTZ, 1800) so gefasste Gattung mit 30 bis 50 Arten aus Afrika bis Asien. Der Gattungsname *Satyrium* SWARTZ wurde festgeschrieben (nomen conservandum).

Johann Francisco Seguir (SEGUIR, 1754) beschreibt bereits ein Jahr nach Linné die Gattung *Pseudorchis*.

Pseudorchis albida als *Pseudorchis alpina* SEG.

Der Gattungsname wird gültig beschrieben, der Artname ist ungültig, da anstelle des Epithetons *albida* der neue Name *alpina* verwendet wird.

Der Gattungsname *Pseudorchis* wurde von späteren Autoren lange Zeit nicht beachtet bzw. wohl übersehen. Weder LINDLEY, 1830-1840, noch H.G. REICHENBACH FIL., 1851, zitieren den Namen *Pseudorchis*.

Johann Anton Scopoli (SCOPOLI, 1772) führt alle vier Arten bei *Orchis*.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<i>Orchis nigra</i> SCOP.
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<i>Orchis conopsea</i>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<i>Orchis albida</i> SCOP.
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<i>Orchis virens</i> SCOP.

Er ist der einzige der folgenden Autoren, der die Flora von Seguir und den Namen „*Pseudo-Orchis alpina*“ zitiert.

Olof Swartz (SWARTZ, 1800) übernimmt die Einteilung von Scopoli, korrigiert aber den ungültigen Namen *Orchis virens*.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<i>Orchis nigra</i>
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<i>Orchis conopsea</i>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<i>Orchis albida</i>
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<i>Orchis viridis</i> (L.) CRANTZ

Swartz verwendet den Namen *Satyrium* in anderem Sinne als Linne und beschreibt zu der Gattung sechs neue Arten aus dem südlichen Afrika. Fünf dieser Arten tragen ihre Namen unverändert noch heute, die sechste erwies sich als Synonym der schon 1794 beschriebenen *Satyrium bicornis* (L.) THUNBERG.

Carl Ludwig von Willdenow (WILLDENOW, 1805) begründet die Gattung *Habenaria* mit zwei Arten des tropischen Amerika. Spätere Autoren weiten diese Gattung sehr stark aus.

Für die vier betrachteten Arten verwendet er die gleichen Namen wie Swartz.

Robert Brown (BROWN, 1813) beschreibt neben der Gattung *Gymnadenia* in der gleichen Arbeit *Aceras*, *Goodyera* und *Listera* sowie einige außereuropäische Gattungen. *Gymnadenia conopsea* bekommt ihren auch heute noch gültigen Namen, die drei anderen Arten platziert er bei der Gattung *Habenaria* WILLDENOW.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<i>Habenaria nigra</i> (L.) R. BR.
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. BR.</u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<i>Habenaria albida</i> (L.) R. BR.
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<i>Habenaria viridis</i> (L.) R. BR.

Die Eigenständigkeit der von Brown gegründeten Gattungen *Aceras* (zu *Orchis*) und *Listera* (zu *Neottia*) wird in letzter Zeit ebenfalls kontrovers diskutiert.

Louis Claude Marie Richard (RICHARD, 1817) ist es, der die Gattung *Nigritella* begründet. Da er anstelle des gültigen Epithetons *nigra* den neuen Artnamen *angustifolia* verwendet, ist die Artbeschreibung nicht gültig. Er übernimmt die gerade beschriebene Gattung *Gymnadenia* und fügt ihr weitere Arten hinzu.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<i>Nigritella angustifolia</i> RICH.
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. BR.</u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<i>Gymnadenia albida</i> (L.) RICH.
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<i>Gymnadenia viridis</i> (L.) RICH.

Richard unternahm als junger Botaniker Forschungsreisen nach Mittel- und Südamerika. Er war seit 1795 Professor für Botanik in Paris, bei Erscheinen seiner Arbeit bereits 63 Jahre alt und einer der fähigsten Systematiker seiner Zeit. Er begründet in seiner Arbeit neben *Nigritella* die Gattungen *Anacamptis*, *Cephalanthera*, *Chamorchis*, *Liparis*, *Platanthera* und *Spiranthes*. Er ordnet *Gymnadenia* verwandtschaftlich zwischen *Platanthera* und *Nigritella* ein und liefert eine Abgrenzung zwischen den Gattungen. Dadurch wird die deutlich zu allgemein gehaltene Beschreibung von Brown's *Gymnadenia* präzisiert.

Des weiteren kombiniert er „*Ophrys nidus-avis*“ zu *Neottia* um (heute der Prototypus der Gattung) und gliedert *Listera* bei *Neottia* ein – *Neottia cordata* (L.) RICH. wird in der Welt-Checkliste der Monocotyledonen (GOVAERTS, 2007) als gültiger Name geführt. Seine Arbeit bildet einen der Grundsteine der heutigen Systematik der europäischen Orchideen.

Carl Johann Hartman (HARTMAN, 1820) beschreibt die Gattung *Coeloglossum*.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<i>Nigritella angustifolia</i>
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i></u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<i>Coeloglossum albida</i> (L.) HARTM.
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<u><i>Coeloglossum viride</i> (L.) HARTM.</u>

In einer späteren durch den Sohn bearbeiteten Ausgabe der Flora (HARTMAN, 1879) wird *Pseudorchis albida* als *Gymnadenia albida* geführt.

John Lindley (LINDLEY, 1829) übernimmt *Gymnadenia* und *Nigritella* aber verschiebt die beiden anderen Arten zuerst zu *Platanthera* RICH. .

<i>Nigritella nigra</i>	als	<i>Nigritella angustifolia</i>
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i></u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<i>Platanthera albida</i> (L.) LINDL.
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<i>Platanthera viridis</i> (L.) LINDL.

In der zweiten Ausgabe, 6 Jahre später (LINDLEY, 1835), korrigiert er die beiden letzteren.

Heinrich Gottlieb Ludwig Reichenbach (REICHENBACH PAT., 1830) übernimmt drei Namen von Brown und Richard. Ebenso wie Lindley fällt ihm nicht auf, dass bei *Nigritella* das Epitheton *angustifolia* illegitim ist.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<i>Nigritella angustifolia</i>
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i></u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<i>Habenaria albida</i>
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<i>Himantoglossum viride</i> (L.) RCHB.

Er unterteilt die Gattung *Himantoglossum* SPRENGEL in die Sektionen *Streptogynes* mit *H. viride* (L.) RCHB., *Neottianthe* mit *H. cucullatum* (L.) RCHB. und *Himantoglossum* mit *H. hircinum* SPR. und *H. secundiflorum* (BERTOLONI) RCHB. (= *Neotinea maculata*).

John Lindley (LINDLEY, 1835 und 1830-1840) verschiebt 6 Jahre nach der ersten Bearbeitung die beiden letzteren Arten von *Platanthera* in die nahe verwandte asiatisch-pazifische Gattung *Peristylus* BLUME.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<i>Nigritella angustifolia</i>
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i></u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<i>Peristylus albida</i> (L.) LINDL.
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<i>Peristylus viridis</i> (L.) LINDL.

Ernst Heinrich Friedrich Meyer (MEYER, 1839 und 1848) beschreibt 1839 die Gattung *Leucorchis* und 1848 die Art *Leucorchis albida*. Dieser Name wird von vielen Autoren des 20. Jahrhunderts übernommen, obwohl er ein Synonym des Namens *Pseudorchis* darstellt.

<i>Pseudorchis albida</i>	als	<i>Leucorchis albida</i> (L.) E. MEY.
---------------------------	-----	---------------------------------------

Heinrich Gustav Reichenbach (REICHENBACH FIL., 1851) folgt der Beschreibung von Richard zu *Nigritella*. Er weist aber darauf hin, dass *Nigritella* und *Gymnadenia* sehr nah verwandt sind und er persönlich die von Richard beschriebenen Merkmale (Rostellum mit Viscidium und Bursicula „Drüsenbeutel“) nicht an lebendem Material gesehen hat und bei Herbarexemplaren nicht erkennen kann. Er korrigiert das Art-Epitheton zu „*nigra*“ und kombiniert dadurch zum gültigen Namen um. Auf der Tafel 115 gibt er unter den Pos. 20 und 23 Abbildungen von Richard mit Details zu Säule, Pollinien und Klebscheiben wieder.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<u><i>Nigritella nigra</i></u> (L.) RCHB. FIL.
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i></u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<i>Gymnadenia albida</i>
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<i>Platanthera viridis</i>

Er unterteilt *Gymnadenia* in drei Sektionen: „*Neottianthe*“ mit *G. cucullata* (L.) RICH., „*Eugymnadenia – Leucorchis*“ mit *G. albida* (L.) RICH. und *G. frivaldii* HAMPE sowie „*Pleuradenia*“ mit *G. conopsea* (L.) R. BR. und *G. odoratissima* (L.) RICH..



Abb. 1: H.G. REICHENBACH FIL. (1851) Tafel 115 *Nigritella nigra*

Unsre Abbild. Taf. 115. CCCCLXVII. *Nigritella nigra* Rehb. fil. I. II. Ganze Pflanze. 1. Deckblatt. + 2. Papillen auf Blattrand. + 3. Knospe von vorn. + 3. Dieselbe von hinten. + 5. 6. Raum geöffnete Blüten von vorn. + 7. Dieselbe von hinten. 8. Dergl. noch nicht offen, mit längerem Sporn (ziemlich ähnlich der *N. suaveolens*). + 9. Ausgebreitete Hüllblätter. + 10. Säule mit Sporn. + 11. Lippe und Säule aus Knospe. + 12. Säule aus Knospe, mit randfaltiger Anthere. + 13. Dieselbe der Länge nach durchschnitten durch Narbendeckenfortsatz und Band. + 14—17. Säule von vorn, mit verschiedenen Narbendeckenfortsätzen und Spigen. + 18—19. Säule nach Entfernung der Pollinarien. + 20. Säule nach Ann. Mus. IV. Pl. V. N. 4. Richards Abbildung, damit man seine Ansicht erkenne. 21. Pollinarium. + 22. Dasselbe von der Seite, so gerichtet, wie in seitlich betrachteter Anthere. + 23. Pollinarium nach Ann. Mus. IV. Pl. V. N. 4. + 24. 25. Drüse. + 25. Durchschnitener Fruchtknoten. + 27. 28. Samen. +

Abb. 2: H.G. REICHENBACH FIL. (1851) S. 132 – Text zu Tafel 115 *Nigritella nigra*

Unsre Abbild. Taf. 70. CCCCXII. *Gymnadenia conopsea* RBr. I. Ganze Pflanze. II. III. Aehren mit oberem Stängel. 1. Blüthe von vorn. + 2. Dieselbe von der Seite. + 3. Dsgl. nach Entfernung der 5 Hüllblätter. + 4. Lippe. + 5. Säule von der Seite. + 6. Dieselbe von vorn. + 7. Narbendeckenfortsatz. + 8. 9. Pollinarien. +

a. **inodora**. Taf. 71. CCCCXIII. *Gymnadenia Wahlenbergii* Afz.! I. Ganze Pflanze. 1. Ausgebreitete Hüllblätter. + 2. Säule von vorn. + 3. Pollinarium. +

b. **sibirica**. Taf. 73. CCCCXV. *Gymnadenia sibirica* Turcz! II. Aehre. 2. Ausgebreitete Hüllblätter. + var. *alpina* Turcz! III. Ganze Pflanze. 3. Hüllblätter. +

c. **platyphylla**. Taf. 166. DXVIII. *Gymnadenia conopsea platyphylla*. II. Pflanze ohne Trugknollen.

Abb. 3: H.G. REICHENBACH FIL. (1851) S. 146 – Text zu Tafel 70 *Gymnadenia conopsea*



Abb. 4: H.G. REICHENBACH FIL. (1851) Tafel 70 *Gymnadenia conopsea*

Heinrich Gustav Reichenbach (REICHENBACH FIL., 1856) greift das Thema *Gymnadenia – Nigritella* nach 5 Jahren wieder auf, nachdem er lebendes Material zur Untersuchung bekommen hat. „Baron v. Hausmann in Botzen [– Bozen –] sendete soeben vermöge seiner so oft bewiesenen Gefälligkeit 23 Pflanzen des gemeinen Bräunleins in allen wünschbaren Zuständen“. Der Artikel „Über *Nigritella* Rich.“ Ist nur etwas über eine Seite lang und wirkt beim Lesen wie ein „Schnellschuss“, um jemand anderem zuvorzukommen. Ein Argument dafür ist auch sein Satz: „Drei Stunden lang wurden mit gleicher Geduld eine sehr grosse Anzahl Knospen und Blüthen sorglich betrachtet. Das Resultat war...“.

Er kann die von Richard angegebene Bursicula nicht finden und findet den „Säulenbau von *Satyrium nigrum* L. in keinem Punkte auch nur entfernt von dem der *Gymnadenien* verschieden.“

Es folgt eine kurze Beschreibung des Rostellums. Die Arbeit enthält keine Zeichnung – und das bei einem so hervorragenden Zeichner wie Reichenbach. Ohne Abbildung ist die Argumentation nur schwer nachzuvollziehen.

Nigritella nigra als *Gymnadenia nigra* (L.) RCHB. FIL.

George Bentham (BENTHAM, 1881) sowie

George Bentham & Joseph Dalton Hooker (BENTHAM & HOOKER, 1883) fassen die Gattungen *Nigritella*, *Gymnadenia*, *Platanthera* und Verwandte zu einer Riesengattung *Habenaria* (mit neuer, sehr weit gefasster Definition) zusammen. Viele amerikanische Botaniker haben dieses System bis weit ins zwanzigste Jahrhundert übernommen.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<i>Habenaria nigra</i>
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<i>Habenaria conopsea</i>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<i>Habenaria albida</i>
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<i>Habenaria viridis</i>

Richard von Wettstein (WETTSTEIN, 1889) gibt die konträren Positionen von RICHARD, 1817, und REICHENBACH FIL., 1856, wieder. Auch er vereinigt *Nigritella* mit *Gymnadenia* und beschreibt daher die zweite *Nigritella*-Art als *Gymnadenia rubra* WETTSTEIN.

Nigritella nigra als *Gymnadenia nigra*

Rudolf Schlechter (SCHLECHTER, 1919a) analysiert die anatomischen Unterschiede und vergleicht sie mit den Gattungsdefinitionen früherer Autoren für *Gymnadenia* und alle verwandten Gattungen (siehe Tabelle 1 und zugehörige Begriffe). Durch seine Arbeit über ostasiatische Orchideen (SCHLECHTER 1919b) hatte er die asiatischen *Gymnadenia*-Arten bereits analysiert und damit auch die Vorarbeiten zur Abtrennung seiner neuen Gattung *Neottianthe* geleistet (außer

Neottianthe cucullata ordnet er noch vier Arten aus China und dem Himalaja dort ein). Außerdem hat er sich detailliert mit den nord- und mittelamerikanischen Arten von *Platanthera* und den verwandten Gattungen beschäftigt. Erst durch diese Arbeit von Schlechter werden *Gymnadenia* und die verwandten Gattungen im heutigen Sinne klar umrissen und gegeneinander durch eindeutige Merkmale abgegrenzt.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<u><i>Nigritella nigra</i></u>
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i></u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<i>Leucorchis albida</i>
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<u><i>Coeloglossum viride</i></u>

Schlechter geht auf die Gattungsbeschreibungen und Abgrenzungen der früheren Autoren detailliert ein. Das Ergebnis ganz kurz zusammengefasst ist: RICHARD, 1817, gibt für *Nigritella* eine Bursicula, aber trotzdem „halbnackte“ Viscidien an. Daraus geht klar hervor, dass er keine „echte“ Bursicula gemeint haben kann, weil diese die Viscidien vollständig einhüllen würde. REICHENBACH, 1856, kann keine echte Bursicula finden und verwirft deshalb *Nigritella* vorschnell. Schlechters eigene Untersuchungen ergeben:



Abb. 5: H.G. REICHENBACH FIL. (1851) Tafel 115 *Nigritella nigra* Ausschnittvergrößerung Pos. 20: Säule nach RICHARD, 1817, „Richards Abbildung, damit man seine Ansicht erkenne“

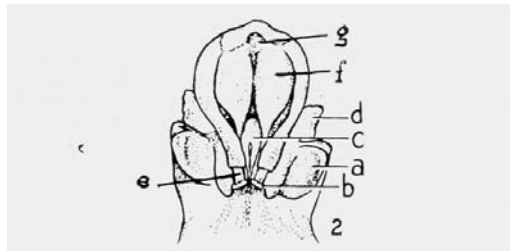


Fig. 1: Säule von *Gymnadenia conopsea* (L.)
R. Br. a: seitliche (große) Narbenlappen; b: Klebscheibe oder viscidium; c: Falte vom Rostellum; d: auricula; e: caudicula oder Schwänzchen des Polliniums; f: Theka mit Pollinium darin; g: Filament der Anthere.

„Das Rostellum bietet auch hier trotz der gegenteiligen Behauptungen gute Merkmale. Der obere Teil steht auch hier als kleines, vorn tief gefurchtes Zäpfchen aufrecht, ist im unteren Teil verbreitert und bildet ein kleines halbrundes waagrecht vorstehendes, leicht konkaves Plättchen, auf dem die beiden nackten, kleinen kreisrunden Klebscheiben ruhen.“

Er vermerkt dazu (S. 268):

„Ich habe dieses Plättchen, da es von den Klebscheiben vollständig überdeckt wird, erst nach langen Untersuchungen gefunden, nach dem ich fast schon als sicher angenommen hatte, daß die Klebscheiben hier frei hervorstehen. Nach seiner Entdeckung an Exemplaren aus der Schweiz wurde es mir dann nicht schwer, es auch allen anderen, sowohl von *N. nigra* (L.) Rchb. f. als auch von *N. rubra* (Wettst.) Richter nachzuweisen. Der scharfsichtige L.C. Richard scheint also auch hier trotz Reichenbachs (fil.) Behauptung wieder Recht zu behalten. ...Nach diesen Befunden muss ich ganz entschieden für die Aufrechterhaltung der Gattung *Nigritella* eintreten.“

Das sagt auch eine ganze Menge zur objektiveren Beurteilung von Reichenbachs „Schnellschuss“. Schlechter kommt zu dem klaren Ergebnis, dass *Nigritella* eine eigenständige Gattung darstellt. Seine Arbeit bestätigt auf eindrucksvolle Art und Weise, wie gründlich er die Problematik analysiert hat.

Gattung	Merkmale
<i>Nigritella</i>	Besitzt laut Richard: eine Bursicula aber trotzdem halbnackte Viscidien – das ist ein Widerspruch in sich! Ziemlich sicher meinte er statt Bursicula die „Plättchen“. Ovarium nicht gedreht, sehr kurz, kürzer als die Sepalen Rostellum am Grunde mit 1 waagrecht abstehenden konkaven Plättchen, darauf die beiden nackten kreisrunden Klebscheiben (Viscidien)
<i>Gymnadenia</i>	Ovarium gedreht, viel länger als die Sepalen Rostellum am Grunde mit 2 senkrechten oder V-förmig divergierenden Plättchen, darauf (am Rand) die beiden nackten länglichen oder linealischen Klebscheiben Mittlerer Narbenlappen reduziert – (Unterschied zu <i>Coeloglossum</i>)
<i>Pseudorchis</i>	Rostellum am Grund ohne Plättchen – (Unterschied zu <i>Gymnadenia</i> und <i>Nigritella</i>) Rostellum ein vorn gefurchtes aufrechtes Zäpfchen, am Grunde beiderseits mit je einem, eine nackte runde Klebscheibe umfassenden Öhrchen Narbe zweilappig, beiderseits des Sporneinganges
<i>Platanthera</i> (Sektion <i>Euplatanthera</i>)	Besitzt laut Richard: kein Rostellum – das ist falsch! Basis der Theken nicht mit den Armen des Rostellums verwachsen (nur <i>Platanthera</i> !) Klebscheiben am Ende des Rostellumbandes – Unterschied zu <i>Pseudorchis</i> , <i>Gymnadenia</i> und <i>Nigritella</i>) Narbe dreilappig, nicht hervorstehend
<i>Habenaria</i>	Antherenkanäle und Rostellumarme verwachsen – (Unterschied zu <i>Platanthera</i>) Rostellum mit kleinem zahnförmigen Frontlappen – (Unterschied zu <i>Bonatea</i>) Klebscheiben am Ende des Rostellumbandes – (Unterschied zu <i>Pseudorchis</i> , <i>Gymnadenia</i> und <i>Nigritella</i>)
<i>Neottianthe</i>	Rostellum am Grund ohne Plättchen Rostellum dreieckig mit eingebogenen Rändern, Klebscheiben zwischen den unteren Rostellumspitzen und den Spitzen der äußeren Antherenfachwand
<i>Coeloglossum</i>	Narbe aus drei zusammenhängenden Teilen aufgebaut Mittlerer Narbenlappen größer als die seitlichen – (Unterschied zu <i>Gymnadenia</i> und <i>Nigritella</i>) Klebscheiben von Häutchen bedeckt (Übergangsform zu Bursicula)
<i>Dactylorhiza</i>	Narbe zusammen mit Sporneingang in einer Höhlung Klebscheiben von Bursicula umgeben – (die einzige Gattung mit handförmigen Wurzelknollen, die eine Bursicula besitzt)

Tab. 1: *Gattungsmerkmale*
nach SCHLECHTER, 1919a , VERMEULEN, 1976 , ergänzt und erweitert

Rostellum (Schnäbelchen)

Das Rostellum wird aus einem Teil der Narbe gebildet. Das Rostellum bildet das Viscidium und die Bursicula. Häufig sichtbar ist die Rostellumfalte, ein gebogenes (gefaltetes) Gewebestück zwischen den Pollinien.

Viscidium (Klebscheibe) – (lateinisch auch “Glandulae”, bei Reichenbach fil. “Drüsen“)

Vom Rostellum gebildet. Das Viscidium kann aus einer oder zwei Klebscheiben bestehen. Die Klebscheiben dienen zur Anheftung der Pollinien an den Bestäuber.

Bursicula (Tasche) – (bei Reichenbach fil. “Drüsenbeutel“)

Kleine Taschen, die das Viscidium umschließen und am hinteren Ende gelenkig mit der Säulchenbasis verbunden sind. Wenn ein Bestäuber die Bursicula berührt, klappt sie nach hinten und gibt das Viscidium frei. Es gibt Gattungen mit einer Bursicula für zwei Viscidien und andere mit 2 getrennten Bursiculae.

Plättchen (Begriff aus SCHLECHTER, 1919a)

Der untere Teil des Rostellums bildet ein (bei *Nigritella*) oder zwei (bei *Gymnadenia*) Plättchen, worauf die beiden Klebscheiben ruhen. Diese Plättchen sind bei *Nigritella* und *Gymnadenia* vorhanden aber deutlich unterschiedlich ausgeprägt.

Arbeiten aus der Zeit von 1920 bis 1960 ergeben keine wesentlichen neuen Gesichtspunkte. Es muss aber noch die letzte Umkombination zu den aktuellen Namen angefügt werden.

Askell & Doris Löve (LÖVE, A. & D. in LÖVE A., 1969) nehmen in einer Arbeit, in der die Chromosomenzahlen verschiedenster Pflanzen gemeldet werden, die Umkombination zu *Pseudorchis albida* sowie für die Subspezies *straminea* vor. Es wird weder eine Begründung gegeben, noch gibt es einen Bezug zu anderen verwandten Arten.

Pseudorchis albida als *Pseudorchis albida* (L.)
A. LÖVE & D. LÖVE

Pieter Vermeulen (VERMEULEN, 1976) beschreibt die Säulchenstruktur von *Gymnadenia*, *Platanthera*, *Habenaria* und verwandten Genera, wobei er auch außereuropäische nahe verwandte Gattungen einbezieht. Seine Arbeit mit Detailzeichnungen und Schnitten bildet zum besseren Verständnis der Verwandtschaftsverhältnisse eine hervorragende Ergänzung zu SCHLECHTER, 1919a. Vermeulen ist ein klarer Verfechter der Aufrechterhaltung der kleineren Gattungen, da sonst *Habenaria* zu einer völlig unübersichtlichen Riesengattung werden würde.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<u><i>Nigritella nigra</i></u>
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i></u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<u><i>Pseudorchis albida</i></u>
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<u><i>Coeloglossum viride</i></u>

Richard M. Bateman, Alec M. Pridgeon et al. (PRIDGEON & BATEMAN, 1997; BATEMAN, PRIDGEON & CHASE, 1997) untersuchen die entwicklungsgeschichtliche Verwandtschaft der Orchideen und definieren als Werkzeug den Vergleich kurzer DNA-Sequenzen.

Die danach vorgenommenen Umkombinationen im Bereich *Orchis*, *Aceras*, *Anacamptis* und *Neotinea* sollen hier nicht diskutiert werden.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<i>Gymnadenia nigra</i>
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i></u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<u><i>Pseudorchis albida</i></u>
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<i>Dactylorhiza viridis</i> (L.)

R.M. BATEMAN,
PRIDGEON & M.W. CHASE

Pseudorchis finden sie mehr in der Verwandtschaft von *Platanthera* als von *Gymnadenia*. Die Integration von *Coeloglossum* in *Dactylorhiza* ist sowohl aus morphologischer wie auch aus blütenbiologischer Sicht nur als blanker Unsinn einzustufen. Die Autoren versuchen seither, ihre Sichtweise der Systematik auch mit Hilfe des Gewichtes ihres Arbeitgebers, des Kew Gardens, in möglichst viele Standardwerke hineinzubringen.

„Die Orchideen Nordrhein-Westfalens“ des AHO-NRW (AHO-NRW, 2001) vertreten das konventionelle systematische Konzept. *Nigritella* als nordisch-alpine Gattung wird nicht betrachtet.

<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i></u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<u><i>Pseudorchis albida</i></u>
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<u><i>Coeloglossum viride</i></u>

„Die Orchideen Deutschlands“ der AHO (ARBEITSKR. HEIM. ORCH., 2005) vertreten ebenfalls das konventionelle systematische Konzept, weisen aber auf die abweichende Systematik nach den DNA-Teilssequenzen hin.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<u><i>Nigritella nigra</i></u>
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i></u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<u><i>Pseudorchis albida</i></u>
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<u><i>Coeloglossum viride</i></u>

Die World Checklist of Monocotyledons (GOVAERTS, 2007) des Royal Botanic Gardens, Kew wird durch viele externe freie Mitarbeiter unterstützt, so dass nicht in allen Fällen die Meinung der Kew-Mitarbeiter automatisch übernommen wird. Zwar werden auch bei der dort vertretenen Systematik die DNA-Untersuchungen vielfach sehr hoch bewertet, aber *Coeloglossum* wird dort beibehalten.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<i>Gymnadenia nigra</i>
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i></u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<u><i>Pseudorchis albida</i></u>
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<u><i>Coeloglossum viride</i></u>

Die Arten und Unterarten von *Nigritella*

Nach *Nigritella nigra* (L.) RCHB. FIL. wurde als zweite Art *Nigritella rubra* (WETTSTEIN) K. RICHTER im Jahr 1889 als *Gymnadenia rubra* beschrieben und ein Jahr später zu *Nigritella* umkombiniert. Weitere Taxa wurden Anfang des 20. Jahrhunderts als Varietäten bzw. Subspezies beschrieben. Erst durch RAVNIK, 1978, kam mit *Nigritella lithopolitana* RAVNIK die dritte Art dazu. Inzwischen gibt es fünfzehn im Artrang beschriebene sowie drei in der höchsten Rangstufe als Unterart beschriebene Sippen – von denen nicht alle die jeweilige Rangstufe auch verdienen. Bevor eine Bewertung vorgenommen wird, werden die Sippen alphabetisch in der höchsten beschriebenen Rangstufe aufgezählt. Einige Sippen vermehren sich sexuell, andere apomiktisch. Alle sexuellen Sippen (S) sind diploid mit 40 Chromosomen, die apomiktischen (A) bis auf zwei Ausnahmen tetraploid mit 80 Chromosomen. Die beiden Ausnahmen sind *Nigritella nigra* subsp. *nigra*, triploid mit 60 Chromosomen, und *Nigritella buschmanniae*, pentaploid mit 100 Chromosomen.

- (A) *Nigritella archiducis-joannis* TEPPNER & KLEIN – (TEPPNER & KLEIN, 1985a)
- (A) *Nigritella austriaca* (TEPPNER & KLEIN) P. DELFORGE – (DELFORGE, P. & DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J., 1991)
- (A) *Nigritella buschmanniae* TEPPNER & STER – (TEPPNER & STER, 1996)
- (S) *Nigritella carpatica* (ZAPALOWICZ) TEPPNER, KLEIN & ZAGULSKIJ – (TEPPNER, KLEIN DRESCHER & ZAGULSKIJ., 1994)
- (S) *Nigritella cenisia* FOELSCHKE & GERBAUD – (Foelsche & GERBAUD, 1998)
- (S) *Nigritella corneliana* (BEAUVERD) GÖLZ & REINHARD – (GÖLZ & REINHARD, 1986)
- (S) *Nigritella corneliana* subsp. *bourneriasii* E. & R. BREINER – (BREINER, 1993)

- (A) *Nigritella dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) HEDREN, KLEIN & TEPPNER – (HEDREN, KLEIN & TEPPNER, 2000)
- (S) *Nigritella gabasiana* TEPPNER & KLEIN – (TEPPNER & KLEIN, 1993)
- (S) *Nigritella lithopolitanica* RAVNIK – (RAVNIK, 1978)
- (A) *Nigritella nigra* (L.) REICHENBACH FIL. – (REICHENBACH FIL., 1851)
- (A) *Nigritella nigra subsp. gallica* E. & R. BREINER – (BREINER, 1993)
- (A) *Nigritella nigra subsp. iberica* TEPPNER & KLEIN – (TEPPNER & KLEIN, 1993)
- (S) *Nigritella rhellicani* TEPPNER & KLEIN – (TEPPNER & KLEIN, 1990)
- (A) *Nigritella rubra* (WETTSTEIN) K. RICHTER – (RICHTER, 1890)
- (A) *Nigritella runei* (TEPPNER & KLEIN) C.A.J. KREUTZ – (KREUTZ, 2004)
bzw. *Gymnigritella runei* TEPPNER & KLEIN – (TEPPNER & KLEIN, 1989)
- (A) *Nigritella stiriaca* TEPPNER & KLEIN – (TEPPNER & KLEIN, 1985a)
- (A) *Nigritella widderi* TEPPNER & KLEIN – (TEPPNER & KLEIN, 1985b)

Systematik innerhalb der Gattung *Nigritella*

Es ist allgemein unstrittig und durch die Wahl eines entsprechenden Lectotypus (BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ, 1989) so auch taxonomisch fixiert, dass unter *Nigritella nigra* sensu stricto als Stammart der Gattung die skandinavische triploide Sippe zu verstehen ist. Die in den Alpen früher als *Nigritella nigra* bezeichneten Pflanzen stellen in Wirklichkeit zwei Sippen dar, nämlich die sexuelle *Nigritella rhellicani* und die apomiktische *Nigritella nigra subsp. austriaca*. Über deren Unterscheidung im Feld wurde schon mehrfach berichtet z.B. TIMPE & MRKVICKA, 1991 sowie ALMERS, NEWGER & WENKER, 1996. Es gibt aus den letzten Jahren drei aktuelle Konzepte zur Systematik innerhalb der Gattung.

- DELFORGE, 2005, in der 3. Ausgabe seines Buches
- BAUMANN & LORENZ, 2005, ergänzt durch
BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ, 2006 und LORENZ & PERAZZA, 2004
- KREUTZ, 2004 im Kompendium mit Ergänzungen in der Eurorchis 2005.

Bei Delforge ist *Nigritella* bei *Gymnadenia* eingegliedert. Die Taxa *cenisia*, *bourneriasii* und *gallica* (mit *iberica* als Synonym eingeschlossen) führt er als Varietät, alle anderen im Artrang. Damit führt er auf jeden Fall zu viele Taxa im Artrang, was aber generell seiner Praxis entspricht, da er die Rangstufe der Unterart niemals verwendet. Baumann und Lorenz führen im Artrang lediglich *Nigritella nigra* und *Nigritella rubra*. Alle dunkelblütigen und alle sexuellen Taxa, auch die hellerblütigen,

werden *Nigritella nigra* zugeordnet, alle hellerblütigen Apomikten *Nigritella rubra*. Diese Lösung mit z.B. *N. nigra* subsp. *rhellicani*, subsp. *lithopolitanica* und subsp. *runei* finde ich persönlich ausgesprochen unbefriedigend. Meiner Meinung nach liegt der richtige Weg in der Mitte zwischen den beiden Ansätzen. Genau diesen Weg verfolgt Kreutz mit seinem Ansatz (KREUTZ, 2004), bei dem er die Rangstufe einzelner Taxa noch einmal korrigiert hat (KREUTZ, 2005). Folgende Taxa werden aus dem Konzept von Kreutz ohne jede Änderung übernommen:

- Nigritella archiducis-joannis* TEPPNER & KLEIN –
(TEPPNER & KLEIN, 1985a)
- Nigritella buschmanniae* TEPPNER & STER – (TEPPNER & STER, 1996)
- Nigritella carpatica* (ZAPALOWICZ) TEPPNER, KLEIN & ZAGULSKIJ –
(TEPPNER, KLEIN, DRESCHER & ZAGULSKIJ, 1994)
- Nigritella corneliana* (BEAUVERD) GÖLZ & REINHARD –
(GÖLZ & REINHARD, 1986)
- Nigritella corneliana* var. *bourneriasii* (E. & R. BREINER) KLEIN –
(KLEIN, 1996)
- Nigritella lithopolitanica* RAVNIK – (RAVNIK, 1978)
- Nigritella nigra* (sensu stricto) (L.) REICHENBACH fil. –
(REICHENBACH fil., 1851)
- Nigritella nigra* subsp. *austriaca* TEPPNER & KLEIN –
(TEPPNER & KLEIN, 1990)
- Nigritella rhellicani* TEPPNER & KLEIN – (TEPPNER & KLEIN, 1990)
- Nigritella rubra* (WETTSTEIN) K. RICHTER – (K. RICHTER, 1890)
- Nigritella stiriaca* (K. RECHINGER) TEPPNER & E. KLEIN –
(TEPPNER & KLEIN, 1985a)
- Nigritella widderi* TEPPNER & KLEIN – (TEPPNER & KLEIN, 1985b)

Besprechung der weiteren Taxa

***Gymnigritella runei* TEPPNER & KLEIN**

Dieses skandinavische Taxon wurde von TEPPNER & KLEIN, 1989, als hybridogen entstandene Sippe aus der triploiden *Nigritella nigra* mit Pollen von *Gymnadenia conopsea* (haploid) beschrieben. Nach ihren Untersuchungen enthält die tetraploide Sippe mit 80 Chromosomen alle 60 Chromosomen von *Nigritella nigra* sowie einen einfachen Satz $1n=20$ von *Gymnadenia conopsea*. Das Erscheinungsbild ist sehr ähnlich zu *Nigritella* aber zwei typische Merkmale von *Gymnigritella*-Hybriden treten sehr häufig auf:

- die seitlichen Sepalen sind waagrecht abgespreizt
- die Lippe steht nicht senkrecht nach oben, sondern ist etwas zu einer Seite geneigt.

Da Delforge alle Taxa zu *Gymnadenia* einordnet, ist in seinem Konzept der Name *Gymnadenia runei* korrekt. Baumann und Lorenz kombinieren zu *Nigritella nigra subsp. runei* um, Kreutz zu *Nigritella runei*. Beide Kombinationen werden dem hybridogenen Charakter des Taxons nicht gerecht. Der Name ***Gymnigritella runei* TEPPNER & KLEIN** ist beizubehalten.

***Nigritella gabasiana* TEPPNER & KLEIN**

Das sexuelle diploide Taxon der Pyrenäen und des Kantabrischen Gebirges wurde von TEPPNER & KLEIN, 1993, im Artrang beschrieben. Delforge führt die Sippe im Artrang unter *Gymnadenia*, Baumann und Lorenz kombinieren zu *Nigritella nigra subsp. gabasiana* um, Kreutz übernimmt 2004 den Namen *Nigritella gabasiana* kombiniert dann 2005 zu *Nigritella rhellicani subsp. gabasiana* um. Wenn man das Taxon tatsächlich als Subspezies betrachten will, ist die Kombination von Kreutz als Subspezies von *Nigritella rhellicani* sinnvoll. Den Ansatz von Baumann und Lorenz, alle sexuellen Taxa als Unterarten zur apomiktischen *Nigritella nigra* zu stellen, kann ich nicht nachvollziehen. In seiner Arbeit über die *Nigritellen* der iberischen Halbinsel geht SAEZ, 2004, auch auf den taxonomischen Status der iberischen Taxa ein. Der Artrang von *Nigritella gabasiana* wird dort nicht in Zweifel gezogen und auch so in die Flora Iberica übernommen (SAEZ, 2005). Der Name ***Nigritella gabasiana* TEPPNER & KLEIN** ist beizubehalten.

***Nigritella dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) HEDREN, KLEIN & TEPPNER**

Das Taxon wurde von TEPPNER & KLEIN, 1998, im Artrang als *Gymnadenia dolomitensis* beschrieben und zwei Jahre später zu *Nigritella dolomitensis* umkombiniert. Delforge führt sie im Artrang, LORENZ & PERAZZA, 2004, kombinieren sie als *Nigritella rubra var. dolomitensis* zur Varietät herunter und so erscheint sie auch bei BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ, 2006, sowie KREUTZ, 2004. Das Taxon ist im Artrang ohne Zweifel zu hoch bewertet. Ein entscheidendes Kriterium für die Einstufung als Subspezies ist das Vorkommen reiner Populationen des Taxons. Bei gemeinsamem Vorkommen mit einer zweiten Unterart (also hier *Nigritella rubra subsp. rubra*) dürfen sich keine Übergangspopulationen bilden. Von solchen Übergängen wird zwar mehrfach berichtet, persönlich gesehen habe ich bisher keine. Nach momentanem Kenntnisstand halte ich den Status der Unterart für gerechtfertigt. Die notwendige Umkombination wird hiermit vorgenommen.

***Nigritella rubra* subsp. *dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) D. WENKER & S. WENKER comb. et stat. nov.**

Basionym: *Gymnadenia dolomitensis* TEPPNER & KLEIN – in: *Phyton* (Austria) **38(1)**: 223 (1998)

Syn.: *Nigritella dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) HEDREN, KLEIN & TEPPNER – in: *Phyton* (Austria) **40(2)**: 243 (2000)

Syn.: *Nigritella rubra* var. *dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) LORENZ & PERAZZA – in: *GIROS Notizie* **27**: 8 (2004)

***Nigritella cenisia* FOELSCH & GERBAUD**

Das Taxon wurde als *Nigritella cenisia* FOELSCH & GERBAUD, 1998, beschrieben. Dabei handelte es sich um einen Artikel von nur einer Seite in l'Orchidophile, der als „communication provisoire“ lediglich den Namen fixieren sollte. Die eigentliche ausführliche Beschreibung erfolgte ein halbes Jahr später FOELSCH & GERBAUD, 1999, mit Fotos, der Abbildung des Holotypus, einem Bestimmungsschlüssel der dunkelblütigen Nigritellen und einer Liste von Fundorten.

Schon 2001, bei der vorigen Wuppertaler Tagung, wurde die Sippe in den Pausen und abends kontrovers diskutiert und die Schwierigkeit der Abgrenzung zu *Nigritella rhellicani* von mehreren Tagungsteilnehmern hervorgehoben. DELFORGE, 2003, stuft die Sippe zur Varietät herunter, vergibt dabei allerdings einen neuen Namen als *Gymnadenia rhellicani* var. *robusta* P. DELFORGE. Seine Begründung für den neuen Namen lautet sinngemäß übersetzt: Da im Bereich des Fundortes des Taxons durch Auftreten von Hybriden eine gewisse Unsicherheit der Zuordnung bestünde, würde er es vorziehen, das Taxon neu zu beschreiben und einen neuen gesicherten Holotypus zu definieren. KREUTZ, 2004, übernimmt Delforges Ansicht und kombiniert zu *Nigritella rhellicani* var. *robusta* um. Ein Jahr später, KREUTZ, 2005, korrigiert er die Rangstufe zu *Nigritella rhellicani* subsp. *cenisia*. BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ, 2006, verweisen den Namen *cenisia* in die Synonymie ihrer *Nigritella nigra* subsp. *rhellicani*.

Im Sommer 1999 hatten meine Frau und ich Gelegenheit, uns dieses Taxon in der ersten Julihälfte am locus classicus auf dem Col du Mt. Cenis anzusehen. Wir fanden die Sippe an diversen weiteren Fundorten in den französischen Alpen vom Col du Lautaret über den Col du Galibier bis zur Nordseite des Col du l'Iseran. Besonders hervorzuheben ist eine Population in Italien an der Testa dell Assietta, einem Höhenfahrweg als Verbindung vom Colle delle Finestre nach Sestriere. Alle Populationen von *cenisia* befanden sich in Höhenlagen von 2000 bis 2400 m am Anfang der Hochblüte. *Nigritella rhellicani* war dort knospig bis gerade aufblühend, *Nigritella corneliana* am Ende der Hochblüte bis deutlich abblühend. Nach diesem persönlichen Eindruck der ersten Blühphase und dem Lesen der sehr überzeugenden Beschreibung der Autoren waren wir überzeugt, eine echte Art gesehen zu haben. – Dies führe ich bewusst so detailliert aus, um zu zeigen, wie sehr man sich mit

einem kurzzeitigen Eindruck täuschen kann, auch wenn man eine ganze Reihe von überzeugenden Populationen, jede mit einigen hundert Exemplaren vorfindet. Im letzten Sommer (2006) haben wir ab Mitte Juli mehrere dieser Populationen erneut aufgesucht und ein Bild vorgefunden, das mit dem ersten Eindruck von 1999 wenig gemein hatte. Am locus classicus fanden wir neben weitgehend abgeblühten *corneliana* einige „*cenisia*“ in Hochblüte bis abblühend, *rhellicani* in Hochblüte und eine beträchtliche Zahl von Pflanzen in Hochblüte die in verschiedener Form Merkmale von beiden Sippen besaßen.

Viele Pflanzen besaßen die breiteren und zahlreichen Blätter von „*cenisia*“ aber Blütenstand und Pflanzengröße entsprachen *rhellicani*, andere größere Pflanzen mit „*cenisia*-artigem“ Blütenstand besaßen dafür die schmalen grasartigen Blätter von *rhellicani*. Die typische Blütenfarbe der „*cenisia*“, ein relativ warmes Rot, war nur sehr vereinzelt zu sehen. Offensichtlich dunkeln „*cenisia*“ während der Anthese deutlich nach und nähern sich dem dunklen braunrot von *rhellicani* immer mehr an. Noch gravierender war der Unterschied an der Testa dell Assietta. Statt mehreren hundert fanden wir diesmal nicht eine Pflanze im typischen Rot der „*cenisia*“ und nur wenige Pflanzen, die im Habitus „*cenisia*“ entsprachen. Allerdings wies der vormals schönste Nigritella-Hang im Jahr 2006 starke Schäden durch Bodenerosion auf, so dass insgesamt deutlich weniger blühende Pflanzen zu finden waren. Wir fanden in diesem Teil der Kammstraße ca. 30 Pflanzen, die im Habitus „*cenisia*“ entsprachen, etwa 500 *rhellicani* (mehr als 1999) und, wie beim ersten Besuch, tausende von Edelweiß.

Die korrekte Rangstufe für „*cenisia*“ ist die einer Varietät von *Nigritella rhellicani*. Die Argumentation von DELFORGE, 2003, mit *Nigritella rhellicani* var. *robusta* einen neuen Namen zu vergeben, ist nicht nachvollziehbar. FOELSCH & GERBAUD, 1999, bilden auf S. 453 den von W. Foelsche 1997 gesammelten Holotypus ab. Dabei handelt es sich ohne jeden Zweifel um eine „*cenisia*“. Das gültig beschriebene Epitheton *cenisia* ist damit zwingend für die Rangstufe der Varietät zu verwenden. Die notwendige Umkombination wird hiermit vorgenommen.

***Nigritella rhellicani* var. *cenisia* (FOELSCH & GERBAUD) D. WENKER & S. WENKER comb. et stat. nov.**

Basionym: *Nigritella cenisia* FOELSCH & GERBAUD – in: l'Orchidophile **29(134)**: 248 (1998)

Syn.: *Gymnadenia cenisia* (G. FOELSCH, W. FOELSCH, M. GERBAUD & O. GERBAUD) G. FOELSCH, W. FOELSCH, M. GERBAUD & O. GERBAUD – in: GERBAUD, O: Natural. Belges **80(3)** (Orchid. 12): 374 (1999)

Syn.: *Nigritella rhellicani* subsp. *cenisia* (G. & W. FOELSCH & M. & O. GERBAUD) KREUTZ – in: Eurorchis **17**: 107 (2005)

Syn.: *Gymnadenia rhellicani* var. *robusta* P. DELFORGE – in: Natural. Belges **84** (Orchid. 16): 127 (2003)

Syn.: *Nigritella rhellicani* var. *robusta* (P. DELFORGE) KREUTZ – Kompendium Eur. Orchid. 78 (2004)

Anmerkung: Die unterschiedliche Zitierweise der Autorennamen ist den Originalpublikationen entnommen.

***Nigritella nigra* subsp. *iberica* TEPPNER & KLEIN und subsp. *gallica* E. & R. BREINER**

Im Jahr 1993 wurden unabhängig voneinander zwei neue Unterarten von *Nigritella nigra* aus den Pyrenäen und aus den französischen Alpen beschrieben. TEPPNER & KLEIN, 1993, beschreiben neben der sexuellen *Nigritella gabasiana* die apomiktische *Nigritella nigra* subsp. *iberica* aus den Pyrenäen. In den Pyrenäen und auf der ganzen iberischen Halbinsel kommen keine weiteren *Nigritella*-Sippen vor. Auf dem mir vorliegenden Vorausabdruck der Arbeit ist das Datum 26.7.1993 angegeben, die Zeitschrift Phytion erschien erst Anfang 2004.

Das Ehepaar Breiner (BREINER, 1993) beschreibt ebenfalls eine apomiktische Unterart *Nigritella nigra* subsp. *gallica* aus den französischen Alpen von Alpe d'Huez (Holotypus), geben aber noch weitere Fundorte aus den französisch-italienischen Alpen an. An dieser Stelle der Publikation wird es problematisch. Bei den Daten, die nicht von Alpe d'Huez stammen, ist eindeutig auch Material der 5 Jahre später beschriebenen *Nigritella* „*cenisia*“ enthalten. Bei Abb. 8 und Herbarbelegen 2 in dieser Arbeit (beide vom Col. du Mt. Cenis) handelt es sich um „*cenisia*“. Breiners Holotypus, sowie die Fotos und Beschreibungen der Pflanzen von Alpe d'Huez beziehen sich ebenso eindeutig auf eine Sippe aus der Verwandtschaft von *Nigritella nigra* subsp. *austriaca*.

Die beiden Beschreibungen aus den Pyrenäen und den französischen Alpen warfen sofort zwei Fragen auf. Kann man beide Taxa morphologisch voneinander unterscheiden oder sind sie vielleicht identisch? Wodurch unterscheiden sich die beiden Sippen von der subsp. *austriaca*?

Ein als wesentlich angegebene Merkmal für die subsp. *gallica* ist die abweichende kräftiger rote Blütenfärbung. Zur Veränderung der Blütenfarbe während der Anthese nimmt Klein (KLEIN, 1996) Stellung. Er verweist auf das erhebliche Nachdunkeln der dunkelblütigen *Nigritella*-Arten durch eine hohe Konzentration anaboler Enzyme gegenüber geringer (oder keiner) Aktivität kataboler Enzyme, was zu einem deutlichen Konzentrationsanstieg an Cyanidinfarbstoffen führt (siehe auch *Nigritella rhellicani* var. *cenisia*). Klein vermutet, dass die hellere Rotfärbung von „*gallica*“ auf mehrheitlich frisch aufgeblühte Pflanzen zurückzuführen sei. Nach Untersuchung des Holotypus von „*gallica*“ und eigenen Untersuchungen in den französischen Alpen kommt Klein zu dem Ergebnis, „*gallica*“ sei ein Synonym der subsp. *austriaca*.

Bei der Erstbeschreibung der *subsp. iberica* gingen TEPPNER & KLEIN, 1993, davon aus: „*N. n. subsp. iberica* ist offensichtlich ein Endemit der Pyrenäen“ (S. 205) und ist räumlich von der *subsp. austriaca* der Ostalpen weit getrennt. Durch die Beschreibung von „*gallica*“ im gleichen Jahr gab es nun eine weitere Sippe in der Mitte der Verbreitungslücke. Zwei Jahre später ordnete Jacquet (JACQUET, 1995) in der 3. Auflage der Verbreitungsübersicht der französischen Orchideen die Nigritellen des französischen Zentralmassivs bei *Nigritella nigra subsp. iberica* ein. KLEIN UND DRESCHER, 1996, publizieren eine detaillierte Untersuchung dieser Nigritellen. Tatsächlich kommt die sexuelle *Nigritella rhellicani* im Zentralmassiv nicht vor. Alle dort gefundenen Populationen gehören zum apomiktischen *austriaca*-Komplex mit 80 Chromosomen. Dieses Ergebnis verwundert zuerst einmal, da die *austriaca*-Sippen streng an Kalk gebunden sind, und es den in den vulkanischen Gesteinen des Massif Central nicht gibt. KLEIN & DRESCHER, 1996, untersuchen die Böden, auf denen Nigritellen wachsen, und finden heraus, dass *Nigritella* ausschließlich auf Basalt-Verwitterungsböden vorkommt, bei denen durch die Verwitterung laufend Calcium und basenbildende Ionen nachgeliefert werden. Die gemessenen Werte für Calcium, Basensättigung und Acidität entsprechen weitgehend den Verhältnissen von Alpe d’Huez, während in den Ostalpen auf Rasen über Kalkgestein noch deutlich höhere Konzentrationen an Calcium gemessen wurden.

Da die Unterschiede in den Blütenmaßen zwischen Alpen, Zentralmassiv und Pyrenäen keine Abgrenzung zwischen den Sippen erlauben, ordnen Klein und Drescher nun alle Populationen *Nigritella nigra subsp. austriaca* zu und führen *subsp. iberica* und *subsp. gallica* als Synonyme dazu. Wieder zwei Jahre später, TEPPNER & KLEIN, 1998, im Rahmen ihrer diverser Umkombinationen von *Nigritella* zu *Gymnadenia* erscheint neben *Gymnadenia nigra subsp. austriaca* auch *Gymnadenia nigra subsp. iberica* mit dem Kommentar, dass Teppner nach wie vor der Meinung sei, die *subsp. iberica* als eigene Subspezies zu unterscheiden und dass diese Meinung durch erste Allozymstudien von Hedren gestützt werde. Die Ergebnisse der Allozymuntersuchungen wurden noch einmal zwei Jahre später publiziert (HEDREN, KLEIN & TEPPNER, 2000) Darin wird generell wieder der Name *Nigritella* benutzt und es werden klare Unterschiede bezüglich der Allozymdaten zwischen den Subspezies *austriaca* und *iberica* gefunden. Inzwischen liegen noch detailliertere Fundortdaten vor, BOURNERIAS, PRAT et al., 2005, die zeigen, dass von den Alpen über das Massif Central bis zu den Pyrenäen bei der Verbreitung des Taxons *austriaca* s.l. keine Verbreitungslücke besteht. *Nigritella rhellicani* kommt weder im Massif Central noch in den Pyrenäen vor. In den Pyrenäen wird sie durch *Nigritella gabasiana* vertreten.

Falls „*gallica*“ und „*iberica*“ als eigenständig zu betrachten sind, ist es klar, dass sie nahe verwandt mit *austriaca* und diesem Taxon unterzuordnen sind.

Für die taxonomische Einstufung der Sippen sind folgende Kriterien wichtig:

- 1) Sind „*gallica*“ und „*iberica*“ identisch oder verschieden ?
- 2) Wird die Bezugssippe „*austriaca*“ als Art oder als Unterart betrachtet ?
- 3) Erfolgt die Zuordnung zur Gattung *Nigritella* oder zu *Gymnadenia* ?

Aus diesen Möglichkeiten ergeben sich die verschiedenen Einstufungen durch unterschiedliche Autoren in den letzten Jahren. Falls „*gallica*“ und „*iberica*“ identisch sein sollten, lautet die Frage, welcher von beiden Namen besitzt Priorität? Durch die Publikation des Vorabdrucks ist der Name *Nigritella nigra subsp. iberica* der ältere. Lediglich KREUTZ, 2004 stuft „*gallica*“ als prioritätsberechtigend ein, was aber auf einem Irrtum und nicht auf zusätzlichen Informationen beruht (KREUTZ, persönliche Mitteilung). SAEZ, 2004 und 2005, kombiniert die spanische Sippe zu *Nigritella austriaca subsp. iberica* um und führt sie so auch in der Flora Iberica. FOELSCH, 1999, führen „*iberica*“ als Varietät und kombinieren zu *Gymnadenia austriaca var. iberica* um.

BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ, 2006, erwähnen bei *Nigritella nigra subsp. austriaca* in einem kurzen Absatz: „*N. nigra subsp. iberica*: morphologisch nicht unterscheidbar ($2n=80$), erscheint nach ersten Allozymuntersuchungen genotypisch von *subsp. austriaca* gut abgesetzt.“

Auch wenn nach den Allozymuntersuchungen die Taxa „*austriaca*“ und „*iberica*“ unabhängig voneinander aus *Nigritella nigra* hervorgegangen sind und damit nach ihrer Entstehungsgeschichte gleichrangig sein sollten, halte ich es für einen praxisnahen und pragmatischen taxonomischen Ansatz für überzogen, ihnen nur deshalb beiden den Status einer Unterart von *Nigritella nigra* zuzubilligen. *Nigritella nigra subsp. austriaca* ist der älteste Name aus diesem Komplex und der Rang einer Unterart von *Nigritella nigra* die angemessene Rangstufe. Das Taxon „*iberica*“ ist morphologisch und felddbotanisch nicht signifikant verschieden aber unter Berücksichtigung der unterschiedlichen Entstehung und des eigenen Areals ist sie sinnvoll als Varietät von *Nigritella nigra subsp. austriaca* einzustufen und wird deshalb entsprechend umkombiniert.

***Nigritella nigra subsp. austriaca var. iberica* (TEPPNER & KLEIN) D. WENKER & S. WENKER comb. et stat. nov**

Basionym: *Nigritella nigra subsp. iberica* TEPPNER & KLEIN – in: Phytion (Austria) **33(2)**: 192-193 (1993) [1994; Vorausabdruck 26.7.1993]

Syn.: *Nigritella austriaca subsp. iberica* (TEPPNER & KLEIN) L. SAEZ – in: Anal. Jard. Bot. Madrid **61(1)**: 87 (2004)

Syn.: *Nigritella rhellicani subsp. iberica* (TEPPNER & KLEIN) KERGUELEN – in: Bull. Assoc. d’Informatique Appl. Bot. [Marseille], **1**: 183 (1994)

Syn.: *Gymnadenia nigra subsp. iberica* (TEPPNER & KLEIN) TEPPNER & KLEIN – in: Phytion (Austria) **38(1)**: 222 (1998)

Syn.: *Gymnadenia austriaca var. iberica* (TEPPNER & KLEIN) G. & W. FOELSCH – in: Journ. Eur. Orch. **31(4)**: 803 (1999)

Das von Breiner von Alpe d'Huez beschriebene Taxon „*gallica*“ weist einige Parallelen zum Taxon „*cenisia*“ auf. Beide Taxa unterscheiden sich von ihrer Stammsippe durch die besonders starke Farbveränderung während der Anthese. „*cenisia*“ fällt durch die größeren Blütenstände auf, „*gallica*“ durch die besonders breiten, relativ großen Lippen.

Meine Frau und ich haben 1997 und 1999 (zweimal im Abstand von 10 Tagen) die von BREINER, 1993, beschriebene Population bei Alpe d'Huez untersucht. Herr Breiner hatte uns freundlicherweise die Fundstellen besonders typischer Populationen beschrieben und Fotos von typischen Pflanzen geschickt. Wir fanden Pflanzengruppen, die eindeutig zur Verwandtschaft von „*austriaca*“ gehörten, sich aber von denen aus Südtirol, Österreich oder Bayern deutlich unterschieden. Die Blühfolge fanden wir, wie von Breiner beschrieben: „*gallica*“ war am 29.06.99 voll aufgeblüht, *corneliana* zur Hälfte bis zwei Drittel offen, Hybriden *corneliana* × *rhellicani* zu einem Drittel offen, *rhellicani* knospig bis aufblühend. Bei „*gallica*“ fiel uns sofort die eigentümliche Farbe der Blütenstände auf. Sie entsprachen gar nicht dem von Breiner beschriebenen rot, sondern besaßen ein schwer beschreibbares braunrot, das wir so bisher weder bei *rhellicani* noch bei *austriaca* schon einmal gesehen hatten. Auffällig waren außerdem die sehr breiten, relativ großen Lippen. Ca. 5 bis 6 km östlich am Col de Sarenne fanden wir auf einem länger beschatteten Hang einige wenige erst frisch aufgeblühte „*gallica*“. Diese Pflanzen zeigten noch die von Breiner beschriebene Rotfärbung. Nach ca. 10 Tagen haben wir die Populationen in Alpe d'Huez erneut aufgesucht. Bei „*gallica*“ begannen einige Pflanzen bereits abzublühen. In diesem Zustand hatten wir sie auch 1997 vorgefunden. Die Farbe der Blüten war der Farbe von *rhellicani* wesentlich ähnlicher geworden. Bei Pflanzen, die schon teilweise abblühten, waren die Lippen immer noch breit und lang ausgestreckt, während Sepalen und Petalen deutlich welkten. Pflanzengruppen, die mit diesen Merkmalen übereinstimmten, fanden wir auch an der Südseite des Galibier und, wie von Herrn Breiner vorher ausdrücklich betont, auch auf dem Col du Mt. Cenis am locus classicus von *cenisia*. Dort fanden wir „*gallica*“ abblühend, „*cenisia*“ etwa halb aufgeblüht und *rhellicani* knospig bis aufblühend. Wir betrachten analog zu „*cenisia*“ in Relation zu *rhellicani* das Taxon „*gallica*“ taxonomisch als lokale abweichende Varietät von *Nigritella nigra subsp. austriaca* und nehmen daher die entsprechende Umkombination vor.

***Nigritella nigra subsp. austriaca* var. *gallica* (E. & R. BREINER) D. WENKER & S. WENKER comb. et stat. nov**

Basionym: *Nigritella nigra subsp. gallica* E. & R. BREINER – in: Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **25(4)**: 471 (1993)

Syn.: *Nigritella rhellicani subsp. gallica* (E. & R. BREINER) KERGUELEN – in: Bull. Assoc. d'Informatique Appl. Bot. [Marseille], **1**: 183 (1994)

Syn.: *Gymnadenia austriaca* var. *gallica* (E. & R. BREINER) P. DELFORGE – in: Natural. Belges **79(4)**: 255 (1998)

Gymnigritella-Hybride mit *Nigritella buschmanniae*?

Hybriden mit apomiktischen Nigritellen sind naturgemäß wesentlich seltener als mit sexuellen. Es sind bisher einige Hybriden zwischen *Gymnadenia* (meistens *G. conopsea*) und apomiktischen Nigritellen gefunden und dokumentiert worden. Eine Übersicht findet sich bei GERBAUD & SCHMID, 1999, sowie FOELSCH, 1999.

Im Juli 2001 machten meine Frau und ich Urlaub in der Lombardei in der Gegend des Gavia Passes. Dort waren wir mit Uwe Lünsmann (Wuppertal) verabredet, um gemeinsam den locus classicus von *Nigritella buschmanniae* bei Madonna di Campiglio zu besuchen. Das Jahr 2001 war in dieser Region ein besonders schneereiches und daher die Vegetation im Bereich Stilfser Joch und Gavia Pass gegenüber anderen Jahren deutlich zurück. Am 25.07.2001 besuchten Uwe Lünsmann und ich den Fundort von *Nigritella buschmanniae*, der etwa 2300 bis 2400 m hoch liegt. Wir fanden *Nigritella buschmanniae* in Hochblüte, *Nigritella rhellicani* und *Gymnadenia conopsea* meist noch knospig, teilweise aufblühend. Am Rande der *buschmanniae*-Population, auf einem Hangstück mit aufgeblühten *buschmanniae*, knospigen *rhellicani* und aufblühenden *Gymnadenia conopsea* fanden wir zwei gerade aufblühende *Gymnigritellen*, die wir auf keinen Fall der Hybride *Gymnadenia conopsea* × *Nigritella rhellicani* zuordnen konnten. *Nigritella buschmanniae* ist pentaploid mit 100 Chromosomen. Eine Hybride mit *Gymnadenia* müsste demnach 120 Chromosomen besitzen. Farbe, Aufblühzustand und Blütenform der abgebildeten Hybride sprechen für *Nigritella buschmanniae* als Elternart. Um den Beweis zu führen, müsste die Chromosomenzahl untersucht werden. Es kann nicht gänzlich ausgeschlossen werden, dass es sich um eine ungewöhnliche Farbausprägung der Hybride *Gymnadenia conopsea* × *Nigritella rhellicani* handelt. Dass diese Hybride in ihrer Ausprägung und Farbe z.B. auf der Seiser Alm sehr vielgestaltig ist, liegt daran, dass dort als potentieller Nigritella-Elternteil die vielen verschiedenen Farbformen von *rhellicani* vorkommen. In anderen Regionen, wie z.B. dort an der Brenta, wo die Farbausprägung von *Nigritella rhellicani* einheitlich dunkel ist, ist die Farbe der abgebildeten Hybride für den Elternteil *rhellicani* als sehr unwahrscheinlich einzustufen.

Als Fazit und Wichtung der verschiedenen Möglichkeiten nehmen wir an, dass die abgebildete Hybride *Gymnadenia conopsea* × *Nigritella buschmanniae* darstellt.

Schlussbetrachtung

Die Gattung *Nigritella* ist von *Gymnadenia* gut abgegrenzt und klar als eine eigenständige Gattung einzustufen. Das gleiche gilt für die Gattungen *Pseudorchis* und *Neottianthe*. *Coeloglossum* ist auf keinen Fall mit *Dactylorhiza* zu vereinigen. Innerhalb der Gattung *Nigritella* gibt es elf Arten, zwei Unterarten und vier Varietäten – dazu kommt die hybridogene skandinavische Art *Gymnigritella runei*.



Foto 1: *Nigritella rhellicani* var. *cenisia* – Testa dell Assietta (Piemont, Italien) ; 30.06.1999 ; ganze Pflanze, gerade aufblühend



Foto 2: *Nigritella rhellicani* var. *cenisia* – locus classicus am Col Mt. Cenis (Savoyen, Frankreich) ; 04.07.1999 ; 2 Blütenstände



Foto 3: *Nigritella rhellicani* var. *cenisia* – locus classicus am Col Mt. Cenis (Savoyen, Frankreich) ; 04.07.1999 ; Blütenstand

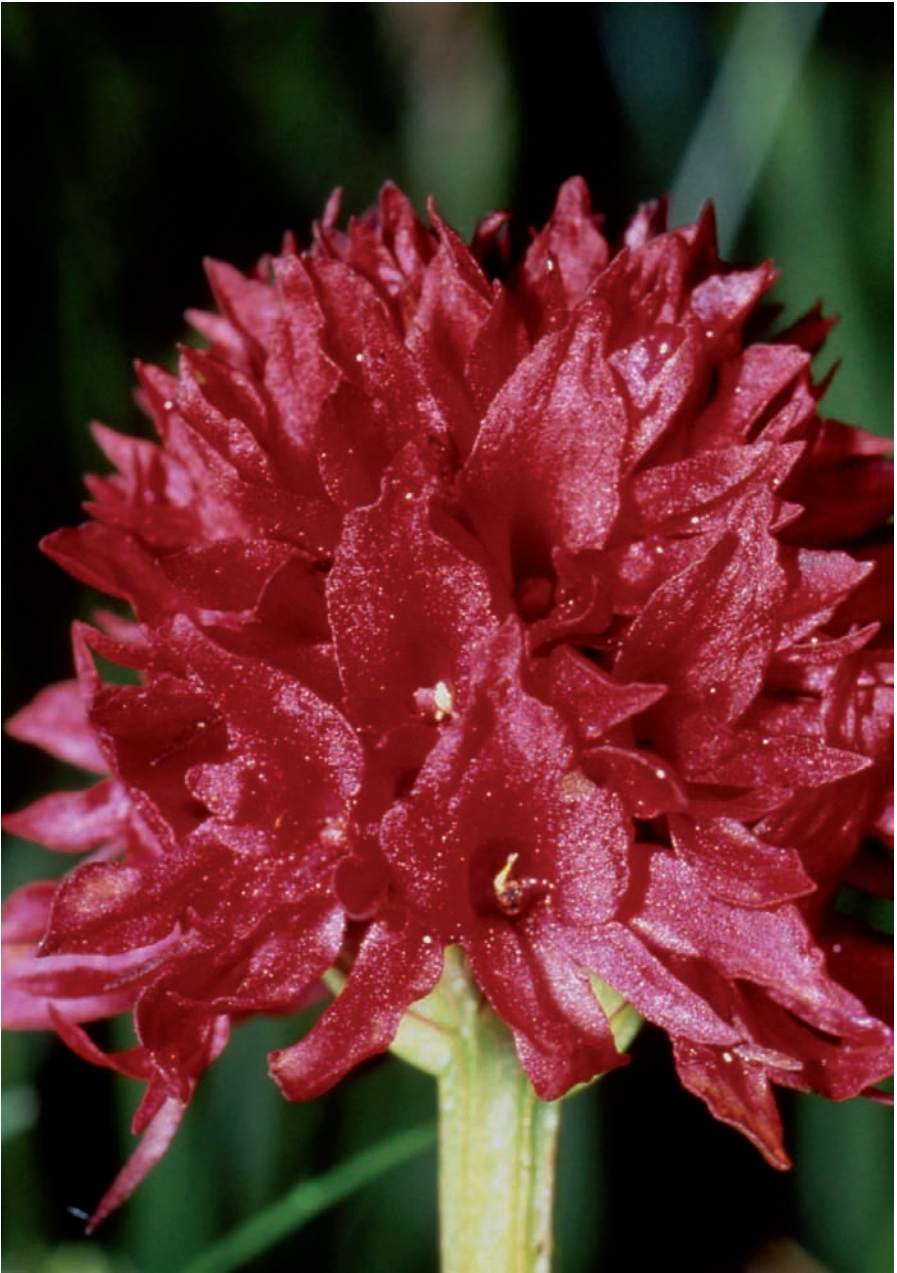


Foto 4: (Foto: R. Breiner) *Nigritella nigra* subsp. *austriaca* var. *gallica* – locus classicus bei Alpe d'Huez (Isere, Frankreich); ohne Datum ; Blütenstand mit dem von Breiner beschriebenen Rot



Foto 5: *Nigritella nigra* subsp. *austriaca* var. *gallica* – Col de Sarenne östl. Alpe d'Huez (Isere, Frankreich) ; 29.06.1999 ; zu 2/3 aufgeblühte Pflanze ; Blütenstand mit dem von Breiner beschriebenen Rot



Foto 6: *Nigritella nigra* subsp. *austriaca* var. *gallica* – locus classicus bei Alpe d'Huez (Isere, Frankreich) ; 10.07.1997 ; Blütenstand beginnt abzublühen ; Farbe viel bräunlicher



Foto 7: *Nigritella nigra* subsp. *austriaca* var. *gallica* – locus classicus bei Alpe d'Huez (Isere, Frankreich) ; 12.07.1997 ; Blütenstand deutlich abblühend ; breite Lippen noch vorhanden



Foto 8: *Nigritella nigra* subsp. *austriaca* – Seiser Alm (Südtirol, Italien) ; 15.07.1995 ; Blütenstand, aufblühende Pflanze zum Farbvergleich



Foto 9: *Nigritella buschmanniae* – Le Crosset oberhalb Madonna di Campiglio (Trentino, Italien) ; 25.07.2001 ; ganze Pflanze



Foto 10: *Nigritella buschmanniae* – Le Crosset oberhalb Madonna di Campiglio (Trentino, Italien) ; 25.07.2001 ; Blütenstand



Foto 11: *Nigritella buschmanniae* – Le Crosset oberhalb Madonna di Campiglio (Trentino, Italien) ; 25.07.2001 ; Blütenstand



Foto 12: 2 *Gymnigritellen* und *Nigritella rhellicani* – Le Crosset oberhalb Madonna di Campiglio (Trentino, Italien) ; 25.07.2001



Foto 13: *Gymnigritella* – Le Crosset oberhalb Madonna di Campiglio (Trentino, Italien) ; 25.07.2001 ; *Gymnadenia conopsea* × *Nigritella buschmanniae* (?) ; Blütenstand Pflanze 1



Foto 14: *Gymnadenia conopsea* × *Nigritella buschmanniae* (?); Blütenstand Pflanze 2

Literatur

- AHO-NRW [Hrsg.] (2001): Die Orchideen Nordrhein-Westfalens – Düsseldorf (335 S.)
- ALMERS, L. & NEWGER, K. & WENKER, D. (1996): Die Gattung *Nigritella* - ein allgemeiner Überblick - sowie einige Funde in den Süd- und Ost-Alpen – Ber. Arbeitskrs. Heim. Orch. 13(1): 41-60
- ARBEITSKREISE HEIMISCHE ORCHIDEEN [Hrsg.] (2005): Die Orchideen Deutschlands – Uhlstadt-Kirchhasel
- BATEMAN, R.M. (2001): Evolution and classification of European orchids: insights from molecular and morphological characters – Journ. Eur. Orch. 33(1): 33-119
- BATEMAN, R.M. & PRIDGEON, A.M. & CHASE, M.W. (1997): Phylogenetics of subtribe *orchidinae* (*Orchidoideae*, *Orchidaceae*) based on nuclear ITS sequences. 2. Infrageneric relationships and reclassification to achieve monophyly of *Orchis* sensu stricto – Lindleyana 12(3): 113-141
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. & LORENZ, R. (1989): Die nomenklatorischen Typen der von LINNAEUS veröffentlichten Namen europäischer Orchideen – Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 21(3): 355-700 ; S. 624-625
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. & LORENZ, R. (2006): Die Orchideen Europas – Stuttgart (333 S.) 130-138
- BAUMANN, H. & LORENZ, R. (2005): Beiträge zur Taxonomie europäischer und mediterraner Orchideenarten – Journ. Eur. Orch. 37(3): 705-743
- BENTHAM, G. (1881): Notes on Orchideae – J. Linn. Soc. 18: 281-360; Subtribus Habenariaeae 352-357
- BENTHAM, G. & HOOKER, J.D. (1883): Genera Plantarum ad exemplaria imprimis in herbariis Kewensibus servata definita auctoribus G. Bentham & J.D. Hooker, – Vol. 3, (Orchideen S. 460-636) Subtribus Habenariaeae S. 622-629
- BOURNERIAS, M. & PRAT, D. et al. (Collectif SFO) (2005): Les Orchidees de France, Belgique et Luxembourg – Meze ; 2.ed. (504 S.) S. 183-191
- BREINER, E. & R. (1993): Beiträge zur Gattung *Nigritella* in den Westalpen – Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 25(4): 467-487
- BROWN, R. (1813): in W.T. AITON: Hortus Kewensis or a Catalogue of the Plants cultivated in the Royal Botanic Garden at Kew Vol. 5 – London: Orchidaceae S. 188-220
- DELFORGE, P. (1998): Contribution taxonomique et nomenclaturale au genre *Gymnadenia* (*Orchidaceae*) – Natural. Belges 79(4): 251-256
- DELFORGE, P. (2003): La Nigritelle robuste du Mont Cenis (Savoie, France) – Natural. Belges 84 (Orchid. 16): 117-132
- DELFORGE, P. (2005): Guide des Orchidees d'Europe d'Afrique du Nord et du Proche-Orient – Lausanne, Paris 3. Aufl.
- DELFORGE, P. & DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. (1991): Contributions taxonomiques et nomenclaturales aux orchidees d'Europe (Orchidaceae) – Natural. Belges 72(3): 99-101
- FOELSCH, G. & W. (1999): “Une fleur pour la Chanousia” – Die intragenerischen Hybriden der Gattung *Gymnadenia* R. Br. – Journ. Eur. Orch. 31(4): 795-836
- FOELSCH, G. & W. & GERBAUD, M. & O. (1998): *Nigritella cenisia* FOELSCH & GERBAUD species nova, Nouvelle espece de France et d'Italie (communication provisoire) – l'Orchidophile 29(134): 248
- FOELSCH, G. & W. & GERBAUD, M. & O. (1999): *Nigritella cenisia* FOELSCH & GERBAUD – Journ. Eur. Orch. 31(2): 441-494
- GERBAUD, O. (1999): Considerations sur les Nigritelles et les hybrides qu'elles forment entre elles – Natural. Belges 80(3) (Orchid. 12): 372-386

- GERBAUD, O. & SCHMID, W. (1999): Die Hybriden der Gattungen *Nigritella* und/oder *Pseudorchis* – Cahiers SFO 5: 132 S.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. (1986): Statistische Untersuchungen an alpinen und skandinavischen Orchideen – J.ber. Nat.wiss. Ver. Wup. 39: 36-47
- GOVAERTS, R. [Compiler] (2007): World Checklist of Monocotyledons ; Royal Botanic Gardens, Kew – www.kew.org/wcsp/home.do
- HARTMAN, C.J. (1820): Handbok i Skandinaviens Flora innefattande Sveriges och Norrignes Vexter, till och med Mossorna – Stockholm: (489 S.) Orchidaceae S. 322-333
- HARTMAN, C.J. ; [ed.] HARTMAN, C. FIL. (1879): Handbok i Skandinaviens Flora innefattande Sveriges och Norrignes Vexter, till och med Mossorna – 11. Auflage, Stockholm: (626 S.) Orchidaceae S. 385-399
- HEDREN, M. & KLEIN, E. & TEPPNER, H. (2000): Evolution of Polyploids in the European Orchid Genus *Nigritella*: Evidence from Allozyme Data – Phytion (Austria) 40(2): 239-275
- JACQUET, P. (1995): Une Répartition des Orchidées Sauvages de France – SFO; 3.ed. (100 S.) S. 60-61
- JACQUIN, N.J. (1774): Florae austriacae sive Plantarum selectarum in Austriae archiducatu sponte crescentium, icones, ad vivum coloratae, et descriptionibus, ac synonymis illustratae – Wien Tom. 2: (60S.) S. 23
- KERGUELEN, M. (1994): Compléments et corrections à l'index synonymique de la flore de France – Bull. Assoc. d'Informatique Appl. Bot. [Marseille], 1 : [129]-189
- KLEIN, E. (1996): Die Blütenfärbung in der Gattung *Nigritella* (*Orchidaceae-Orchideae*) und ihre taxonomische Relevanz, inkl. einer Neukombination – Phytion (Austria) 36(1): 53-62
- KLEIN, E. & DRESCHER, A. (1996): *Nigritella nigra* (*Orchidaceae – Orchideae*) im Massif Central (Frankreich) – Phytion (Austria) 36(2): 231-250
- KREUTZ, C.A.J. (2004): Kompendium der Europäischen Orchideen / Catalogue of European Orchids – Landgraaf: 79
- KREUTZ, C.A.J. (2005): Korrekturen und Ergänzungen zum Kompendium der Europäischen Orchideen (Catalogue of European orchids) – Eurorchis 17: 97-128
- LINDLEY, J. (1829): Synopsis of the British Flora, arranged according to the natural orders, containing vasculares, or flowering plants – London: Orchidaceae S. 256-263
- LINDLEY, J. (1835): Synopsis of the British Flora, arranged according to the natural orders, containing vasculares, or flowering plants – 2nd ed. London: 261
- LINDLEY, J. (1830-1940): Genera & Species of Orchidaceous Plants: 275, 281, 299 – [Reprint: Dehra Dun, 1983]
- LINNÉ, C. (1753): Species Plantarum Tom. 2: 942-944 – [Reprint: London, 1959]
- LORENZ, R. & PERAZZA, G. (2004): Studio sulla sistematica delle *Nigritelle* rosse nelle Dolomiti – GIROS Notizie 27: 1-10
- LÖVE, A. & D. in LÖVE, A. (1969): IOPB Chromosome number reports –Taxon 18: 310-315 ;
- MEYER, E.H.F. (1839): Preussens Pflanzengattungen – nach Familien geordnet – Königsberg: (278 S.) S. 50
- MEYER, E.H.F. (1848): in C.A. PATZE, E.H.F. MEYER & L. ELKAN: Flora der Provinz Preussen – Königsberg: (599 S.) S. 91
- PRIDGEON, A.M. & BATEMAN, R.M. & COX, A.V. & HAPEMAN, J.R. & CHASE, M.W. (1997): Phylogenetics of the subtribe *orchidinae* (*Orchidoideae*, *Orchidaceae*) based on nuclear ITS sequences. 1. Intergeneric relationships and polyphyly of *Orchis* sensu lato – Lindleyana 12(2): 89-109

- RAVNIK, V. (1978): Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Nigritella* IV. *Nigritella lithopolitana* – Acta Bot. Croatica 37: 225-228
- REICHENBACH, H.G.L. PAT. (1830): Flora Germanica excursoria ex affinate regni vegetabilis naturali disposita, sive principia synopsis plantarum in Germania terrisque in Europa media adjacentibus sponte nascentium culturamque frequentius – Leipzig (Orchidaceae Bd.1: S. 118-135 + 140[17]-140[20])
- REICHENBACH, H.G. FIL. (1851): Die Orchideen der deutschen Flora nebst denen des übrigen Europas, des ganzen russischen Reiches und Algiers, also ein Versuch einer Orchideographie Europas – Leipzig deutsche Ausgabe (240 S. und 170 Tafeln)
- REICHENBACH, H.G. FIL. (1856): Über *Nigritella* Rich. – Bonplandia 4: 320-321
- RICHARD, L.C.M. (1817): De Orchideis Europaeis Annotationes – Paris (39 + 7 S.)
- RICHTER, K. (1890): Plantae Europaeae – Enumeratio systematica et synonymica Plantarum phanerogamicarum in Europa sponte crescentium vel mere inquilinarum – Leipzig, Vol. 1: 278
- SAEZ, L. (2004): The genus *Nigritella* (Orchidaceae) in the Iberian Peninsula – Anal. Jard. Bot. Madrid 61(1): 81-90
- SAEZ, L. (2005): *Nigritella* Rich. S. 88-92 – In: Castroviejo, S. & Lainz, M. et al. [eds.]: Flora Iberica Vol. 21 *Iridaceae – Orchidaceae*: (263 S. + 100 Farbatfeln)
- SCHLECHTER, R. (1919a): Mitteilungen über europäische und mediterrane Orchideen II – Die Gattung *Gymnadenia* R. Br. Und ihre näheren Verwandten – Feddes Repert. 16: 257-292
- SCHLECHTER, R. (1919b): Orchideologiae Sino-Japonicae Prodrromus. Eine kritische Besprechung der Orchideen Ost-Asiens – Feddes Repert. Beiheft 4: 319 S.
- SCOPOLI, J.A. (1772): Flora Carniolica exhibens Plantas Carnioliae Indigenas et Distributas in Classes, Genera, Species, Varietates ordine Linnaeano – Wien: Tom. 2: 199-201 – [Reprint: Graz, 1972]
- SEGUIER, J.F. (1754): Plantarum quae in agro Veronensi reperiuntur Suppl. Tom. 3: 254
- SWARTZ, O. (1800): Orchidernes slaegter och arter upstaellde – Kongl.Vetenskaps Academiens nya Handlingar, Vol. 21: 202-254, t.3
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. (1985a): Karyologie und Fortpflanzungsmodus von *Nigritella* inkl. *Nigritella archiducis-joannis* – Phytion (Austria) 25(1): 147-176
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. (1985b): *Nigritella widderi* spec. nov. – Phytion (Austria) 25(2): 317-326
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. (1989): *Gymnigritella runei* spec. nova aus Schweden – Phytion (Austria) 29(2): 161-173
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. (1990): *Nigritella rhellicana* spec. nova und *N. nigra* s. str. – Phytion (Austria) 31(1): 5-26 [1991; Vorausabdruck 09.11.1990]
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. (1993): *Nigritella gabasiana* spec. nova, *Nigritella nigra* ssp. *iberica* ssp. nova und deren Embryologie – Phytion (Austria) 33(2): 179-209 [2004; Vorausabdruck 27.07.1993]
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. (1998): Etiam atque etiam - *Nigritella* versus *Gymnadenia*: Neukombinationen und *Gymnadenia dolomitensis* spec. nova (Orchidaceae – Orchideae) – Phytion (Austria) 38(1): 220-224
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. & DRESCHER, A. & ZAGULSKII, M. (1994): *Nigritella carpatica* – ein Reliktendemit der Ost-Karpaten – Phytion (Austria) 34(2): 169-187
- TEPPNER, H. & STER, T. (1996): *Nigritella buschmanniae* spec. nova (Orchidaceae – Orchideae) und eine Biographie für Frau Adolfine Buschmann – Phytion (Austria) 36(2): 277-294
- TIMPE, W. & MRKVICKA, A.C. (1991): Zur Unterscheidung von *Nigritella nigra* ssp. *austriaca* und *Nigritella rhellicani* anhand makroskopischer Merkmale – Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 23(3): 449-466

VERMEULEN, P. (1976): Die Säulchenstruktur von *Gymnadenia*, *Platanthera*, *Habenaria* und verwandten Genera – J.ber. Nat.wiss Ver. Wup. 29: 144-152

WETTSTEIN, R.V. (1889): Untersuchungen über *Nigritella angustifolia* Rich. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 7: 306-317

WILLDENOW, C.L.V. (1805): Species Plantarum exhibentes plantas rite cognitatas ad genera relatas cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis naturalibus secundum systema sexuale digestas – Berlin: Ed.4 Vol. 4

WUCHERPFENNIG, W. (2002): *Nigritella*: Gattung oder Untergattung? – J.ber. Nat.wiss Ver. Wup. 55: 46-61

Anschrift des Verfassers:

Dr. Dieter Wenker
Schulstr. 32 · D-44289 Dortmund
E-Mail: D.Wenker@aho-nrw.de

Bildnachweis:

Foto 1-3, 5-14 D. Wenker
Foto 4 R. Breiner

Epipactis-Arten des südöstlichen Mitteleuropas

WOLFGANG WUCHERPFENNIG

Zusammenfassung

Es werden 14 *Epipactis*-Arten vorgestellt, die im südöstlichen Mitteleuropa zwischen dem Ostrand der Alpen und dem Schwarzen Meer endemisch sind oder zumindest dort ihren Verbreitungsschwerpunkt haben.

Summary

14 endemic or subendemic *Epipactis* species from southeastern Middle-Europe, the region between the eastern border of the Alps and the shores of the Black Sea, are presented.

Aus dem südöstlichen Mitteleuropa zwischen dem Ostrand der Alpen und dem Schwarzen Meer sind in den letzten 30 Jahren eine ganze Reihe von endemischen oder subendemischen *Epipactis*-Arten beschrieben worden. Da dieses Gebiet im Gegensatz zum Mittelmeergebiet oder der Türkei nicht gerade im Fokus des Interesses steht, sind diese Arten wenig bekannt, was sich auch deutlich an einigen Missverständnissen und Fehlern in der Literatur und den Bestimmungsbüchern zeigt. Im einzelnen handelt es sich dabei um folgende 14 Arten, die auf der Grundlage zahlreicher zwischen 1993 und 2006 durchgeführter eigener Reisen in dieses Gebiet im folgenden vorgestellt werden:

<i>Epipactis</i>	Bestäubung	Bisher nachgewiesen in					
<i>albensis</i>	auto	Au	Cz	Sk	Hu		
<i>bugacensis</i>	auto				Hu		
<i>danubialis</i>	auto						Rm
<i>futakii</i>	kleisto			Sk			
<i>guegelii</i>	allo						Rm
<i>komoricensis</i>	auto			Sk			
<i>lapidocampi</i>	auto	Au					
<i>mecsekensis</i>	auto				Hu		
<i>moravica</i>	auto		Cz	Sk	Hu		
<i>nordeniorum</i>	auto	Au	Cz		Hu		
<i>pontica</i>	auto	Au	Cz	Sk	Hu		Rm?
<i>pseudopurpurata</i>	auto		Cz	Sk			
<i>tallosii</i>	auto		Cz	Sk	Hu		
<i>voethii</i>	auto	Au	Cz	Sk	Hu		

allo = allogam (1) auto = autogam (12) kleisto = obligat kleistogam (1)

Um für den Leser eine erste formale Ordnung in die Vielfalt zu bringen, sind in der folgenden Darstellung die 14 Arten nach ihrer Blütezeit und dem Typus der Säule geordnet:

Blütezeit Säulentyp	Juni	Juli	August
„helleborine“		<i>guegelii</i>	
„pontica“	<i>bugacensis</i> <i>danubialis</i>	<i>futakii</i> <i>voethii</i>	<i>mecsekensis</i> <i>nordeniorum</i> <i>moravica</i> <i>pontica</i> <i>tallosii</i>
„leptochila“			<i>albensis</i>
„muelleri“		<i>komoricensis</i> <i>lapidocampi</i>	<i>pseudopurpurata</i>

Allogame *Epipactis*-Arten haben einen „helleborine“-Säulentyp; bei autogamen Arten findet zur Realisierung der Autogamie eine vom „pontica“- zum „muelleri“-Typ zunehmende Reduktion des Viscidiums und Klinandriums statt:

Säulentyp	Viscidium	Klinandrium	Narbe zu Säulenachse	oberer Narbenrand
„helleborine“	vorhanden, funktionsfähig	lang	fast parallel	gerade
„pontica“	vorhanden, funktionslos	lang oder wenig verkürzt	etwas schräg	± abgeschrägt
„leptochila“	verkümmert oder fehlend	meist deutlich verkürzt	schräg	± abgeschrägt
„muelleri“	fehlend	stark verkürzt oder fehlend	senkrecht	gerade

Bei autogamen *Epipactis*-Arten können die morphologischen Details der Säule (z.B. Länge des Antherenstiels, Form der Narbe, Ausbildung des Viscidiums...) mehr oder weniger variieren bis hin zur Ausbildung eines anderen Säulentyps (vgl. z.B. REINHARDT & RICHTER 2003, 2005; MEREDA 1996a, b). So können z.B. bei Arten des „pontica“-Typs einzelne Blüten ein funktionsfähiges Viscidium besitzen, bei *Epipactis leptochila* können Blüten mit „muelleri“-Säule auftreten, bei *Epipactis muelleri* kann man gelegentlich Blüten mit längerem Klinandrium beobachten ... und so weiter. Andere Merkmale wie z.B. die dreidimensionale Form der Narbe oder die Blütenfarbe können zeitlich veränderlich sein, abhängig vom Alter der Blüte bzw. dem Fortschritt der Selbstbestäubung. Diese Erkenntnis hat dazu geführt, dass heutzutage dem Feinbau der Säule nicht mehr ein so entscheidendes taxonomisches Gewicht zugestanden wird wie noch vor 10 oder 20 Jahren. Bei der Beurteilung eines Fundes ist es daher notwendig, die Säulen von mehreren Pflanzen zu untersuchen, bei der Beurteilung (oder Beschreibung!) einer Art möglichst auch aus mehreren Populationen.

Ebenso wie der Säulentyp ist auch die Blütezeit kein einfaches Kriterium. Bei den meisten autogamen Arten sind die Einzelblüten nur kurze Zeit geöffnet, dementsprechend schnell ist eine Pflanze verblüht, so dass die Blütezeit insgesamt nur kurz ist. Wachsen allerdings Populationen einer Art unter unterschiedlichen Standortbedingungen (Feuchtigkeit, Wärme, Licht...), dann können auch ihre Blütezeiten differieren. Dazu kommt, dass bei einigen Arten wie z.B. *Epipactis albensis* und *E. tallosii* in manchen (!) Populationen nach der Hauptblütezeit immer wieder neue, oft relativ kleine Pflanzen erscheinen, so dass sich die gesamte Blütezeit über mehr als einen Monat in Richtung Herbst erstrecken kann.

Die Arten

Vorbemerkungen

Bei autogamen *Epipactis*-Arten findet man keine oder nur höchst selten sterile Exemplare; bei einigen Arten, besonders auffallend bei den groß werdenden wie *Epipactis bugacensis*, *E. mecsekensis* und *E. tallosii*, können schon fingerlange Pflanzen mit 1 oder 2 Blüten blühen, während die größten Pflanzen 5 mal so groß werden. Es ist daher wenig sinnvoll eine Durchschnittsgröße anzugeben, statt dessen wird die normalerweise erreichte Maximalgröße als „klein“ (25-30 cm), „mittelgroß“ (35-45 cm) und „groß“ (über 45 cm) klassifiziert. Als Beispiel: *Epipactis helleborine* wäre „groß“, *Epipactis helleborine* var. *minor* „mittelgroß“. Die vegetativen Merkmale (Habitus) sind erst bei ausgewachsenen Pflanzen arttypisch ausgeprägt und sollten nur bei solchen bewertet werden.

Zu beachten ist ferner, dass bei den Blüten eine Rosafärbung (falls vorhanden) im Abblühen wesentlich intensiver wird.

Die Angaben unter **Typusfundort** sind den Originalbeschreibungen entnommen, die **Merkmale** beruhen auf eigenen Beobachtungen (und sind daher bei *Epipactis danubialis* unvollständig), sie weichen dadurch in einigen Fällen von der Originalbeschreibung ab. Begriffe wie „schmal“, „dünn“, „groß“ und dergleichen beziehen sich auf typische *Epipactis helleborine* als Vergleich. Da fast alle Arten grüne Sepalen haben, wird deren Farbe nur bei Abweichungen erwähnt; die Angabe der Hypochilfarbe bezieht sich auf die Innenseite des Hypochils, der Begriff „Durchgang“ bezeichnet den Durchgang zwischen Hypo- und Epichil.

Im Folgenden werden die einzelnen Arten des Gebiets in der Reihenfolge zunehmenden Feuchtigkeitsbedarfs behandelt, von den trockensten bis zu den feuchtesten Wuchsorten.

Epipactis lapidocampi E. KLEIN & M. LAMINGER (2004)

Vorkommen: Bis jetzt ist nur eine kleine Population bei Wiener Neustadt (Österreich) bekannt.

Typusfundort: Niederösterreich, südwestlich von Wiener Neustadt, zwischen St. Egyden und Weikersdorf im Steinfeld, ca. 340 m.

Standorte: Die Sippe wächst im Regenschatten der Alpen in einer trockenen, lichten, aber überraschend krautreichen Kiefern-Pflanzung auf durchlässigem Kalkschotter („Steinfeld“) zusammen mit individuenreichen Populationen von 5 weiteren *Epipactis*-Arten: *E. atrorubens*, *E. microphylla*, *E. helleborine*, *E. distans* und *E. muelleri*.

Blütezeit: Ende Juni bis Mitte Juli.

Merkmale: Groß; Stängel dick, sehr steif; Blätter fest mit etwas welligem Rand, schräg aufwärts gerichtet und ziemlich kurz, dadurch sehr schmale Silhouette; Blütenstiele kurz, grün, Blüten ziemlich klein und nicht weit geöffnet, dadurch wirkt der Blütenstand sehr schmal; Petalen hellrosa, Hypochil dunkelbraun, Epichil und Hypochil-Vorderrand intensiv rosa; Durchgang sehr weit; Kallus flach, schmal dreieckig längsorientiert und bis fast in die Epichilspitze reichend; Säule muelleri-Typ.

Eigene Beobachtungen: Weikersdorf/Au 13.07.2006.

Bemerkungen: Nach KLEIN & LAMINGER (2004) „gehört *Epipactis lapidocampi* zum Umfeld der xero-/thermophilen *Epipactis helleborine*-Verwandten“ (d.h. in die Verwandtschaft von *E. distans*, *E. tremolsii*, *E. turcica*). Diese Einstufung dürfte falsch sein, die Blüten belegen die nahe Verwandtschaft zu *E. muelleri*.

Alle Unterschiede zwischen *Epipactis lapidocampi* und der am Fundort reichlich vertretenen *E. muelleri* lassen sich kurz zusammenfassen: Stängel und Blätter von *E. lapidocampi* sind dicker und fester, alle von der Achse ausgehenden Organe - Laub- und Tragblätter, Blütenstiel, Fruchtknoten, alle Blütenblätter einschließlich der Lippe – sind bei unveränderter Breite deutlich verkürzt. Auch die Angabe der Autoren „Klinandrium gut entwickelt, ...Rostellum gut entwickelt mit einer mittelgroßen, effizienten Drüse“ widerspricht eigenen Beobachtungen. Von fünf untersuchten Pflanzen besaßen die Blüten von vieren überhaupt kein Klinandrium, die Pollinien saßen mit ihrer Basis auf der Narbe, wie bei *E. muelleri* üblich. Das fünfte Exemplar hatte ein sehr kurzes Klinandrium, so dass die Pollinien mit ihrer Basis am oberen Narbenrand hängengeblieben und nach vorn auf die Narbe gekippt waren; ein Viscidium („Drüse“) war in keiner Blüte zu finden. Obwohl *Epipactis lapidocampi* durch die vegetativen Merkmale leicht von der syntopen *E. muelleri* unterschieden werden kann, ist die Ähnlichkeit beider Arten im Blütenbereich frappierend. Vermutlich ist *Epipactis lapidocampi* aus *E. muelleri* durch eine Mutation entstanden, die die Steuerung der ontogenetischen Wachstumsvorgänge verändert hat.

Epipactis pontica G. TAUBENHEIM (1975)

Vorkommen: Vom Südostrand der Alpen (Steiermark, Burgenland) bis in die Nord-Türkei.

Typusfundort: Türkei, Prov. Bolu, Pass Dorukhan geçidi, an der Straße von Mengen nach Devrek, 800-900 m.

Standorte: Warme, meist unterwuchsarme, relativ trockene Laubwälder (Weißbuche, seltener Rotbuche) auf sandig-lehmigen Böden, gern in Hanglagen (Frostschutz?).

Blütezeit: Erste Hälfte August.

Merkmale: Klein; Blätter lang und schmal (lanzettlich), waagrecht und etwas überhängend, dadurch sehr breite Silhouette; Brakteen kurz, Blüten klein, einseitwendig hängend, wenig geöffnet; Petalen weißlichgrün, Hypochil braun, Epichil weiß, Durchgang mäßig breit, U-förmig, Kallus bräunlich oder grünlich überlaufen; Säule *pontica*-Typ.

Eigene Beobachtungen: Stift Rein/Au 03.08.1993; Frohnleiten/Au 03.08.1993; Kirchfidisch/Au 04.08.2004; Hradčovice/Cz 07.08.2005.

Bemerkungen: *Epipactis pontica* ist wenig variabel und durch die Blatt- und Blütenmerkmale leicht zu erkennen. Eine der wenigen *Epipactis*-Arten ohne Rosa-Rottöne in der Blüte.

Epipactis voethii K. ROBATSCH (1993)

Vorkommen: Österreich (Burgenland, Niederösterreich), Tschechien (Mähren), Slowakei, Ungarn.

Typusfundort: Österreich, Niederösterreich, Bisamberg, 300m.

Standorte: Weißbuchen- und Eichenwälder auf schwachsauren, sandig-lehmigen Böden.

Blütezeit: je nach Wuchsort (Ende Juni) Anfang - Ende Juli (Anfang August).

Merkmale: Mittelgroß; Stängel dünn, oft etwas zickzack-gebogen; Blätter lanzettlich, auffallend lang, etwas überhängend, dadurch sehr breite Silhouette; Blütenstand locker, Blütenstiel auffallend lang, grün, Fruchtknoten schlank, Blüten ± stark hängend; Petalen weißlich, Hypochil hell- bis dunkelbraun, Epichil weiß bis blassrosa, Durchgang normal (weder schmal noch breit), U-förmig; Kallus sehr groß, aber kaum strukturiert, nicht oder nur wenig intensiver als das Epichil gefärbt; Säule pontica-Typ.

Eigene Beobachtungen: Bisamberg/Au 24.07.1993, 26.07.1998, 10.07.2002; Rechnitz/Au 10.07.2002; Kloboučky/Cz 30.07.2004 (2 Populationen); Kunkovice/Cz 31.07.2004; Koryčany/Cz 31.07.2004.

Bemerkungen: Eine wenig bekannte, aber gut charakterisierte Art, leicht kenntlich durch die langen, schmalen Blätter, die langen Blütenstiele und den großen, „aufgeblasenen“ Kallus.

Epipactis komoricensis P. MEREĎA (1996b)

Vorkommen: Bisher nur aus der Slowakei bekannt.

Typusfundort: Slowakei, Strážovské vrchy, NW-Hang des Hügels Harvanie, 0,5 km SO von Ilava, 340 m.

Standorte: Rotbuchenwälder auf Kalk.

Blütezeit: Erste Julihälfte.

Merkmale: Groß; Blätter spitz eiförmig, steif, ± waagrecht abstehend; unterste Brakteen wenig länger als die Blüten, waagrecht; Petalen grünlichweiß, am Rand meist ± rosa überlaufen; Hypochil braun, Epichil spitz - zugespitzt, so lang wie breit oder etwas länger, Spitze verdreht zurückgebogen, weiß bis hell gelblichgrün, im Kallusbereich ± intensiv rosa; Durchgang eng, schmal V- oder !-förmig; Säule meist muelleri-, seltener leptochila-Typ.

Eigene Beobachtungen: Ilava/Sk 25.07.1998, 17.07.1999; Omšenie/Sk 17.07.1999.

Bemerkungen: Kritische Sippe, die in Deutschland wohl in den Variationsbereich von *Epipactis neglecta* bzw. *E. leptochila* s.l. gestellt würde. Die wesentlichen Unterschiede sind die bei *E. komoricensis* kürzere und nicht hängende unterste

Braktee und das stark verkürzte oder völlig fehlende Klinandrium. Andererseits ist die Struktur der Säule bei *Ep. leptochila* s.l. sehr variabel (REINHARDT, J. & R. RICHTER 2003, 2005), speziell bei *Ep. leptochila* s.str. sind auch ganze Populationen mit einer Säule vom muelleri-Typ gefunden worden (CLAESSENS et al. 2000, eigene unveröffentl. Beobachtungen 1997).

Epipactis futakii P. MEREĎA & O. POTŮČEK (1998)

Vorkommen: Bisher nur aus der Slowakei bekannt.

Typusfundort: Slowakei, Strážovske vrchy, Ostrý vrch, S von Trenčianska Teplá, 400-450 m.

Standorte: Rotbuchenwälder, seltener Eichen-Weißbuchenwälder, meist auf Kalk.

Blütezeit: Juli.

Merkmale: Mittelgroß - groß; Stängel in der unteren Hälfte violett, Blätter eilanzettlich, relativ lang, waagrecht abstehend; Blütenstand einseitwendig, unterste Brakteen deutlich länger als die Blüten, schräg abwärts gerichtet; Blütenstiel violett, Blüten leicht hängend, obligat kleistogam, die basale Hälfte bauchig aufgeblasen, violett gefärbt, die vordere Hälfte scharf abgesetzt grün; Petalen hellviolett, Epichil länger als breit, Durchgang schmal; Säule pontica-Typ.

Eigene Beobachtungen: Trenčianske Teplice/Sk 17.07.1999.

Bemerkungen: Eine sehr eigenständige und unverwechselbare Sippe ohne nähere Verwandtschaft.

Epipactis pseudopurpurata P. MEREĎA (1996a)

Vorkommen: Tschechien (Mähren) und Slowakei.

Typusfundort: Slowakei, Strážovské vrchy, SW-Hang des Berges Klepač, 400 m.

Standorte: Rot- und Weißbuchenwälder, kalkliebend.

Blütezeit: Ende Juli - Mitte August.

Merkmale: Klein (- Mittelgroß); Stängel fast immer einzeln, violett; Laubblätter 1-3, klein, unterseits violett, meist etwas zerknittert; Blütenstand locker, relativ wenigblütig; Blütenstiel violett, Petalen weiß - grünlichweiß; Hypochil hell ockerfarben bis blassgrün; Epichil breiter als Hypochil, sehr hell rosa, Kallus groß, aber wenig strukturiert; Durchgang mäßig breit; Säule muelleri- oder leptochila-Typ. Blüten oft kleistogam.

Eigene Beobachtungen: Trenčianske Teplice/Sk 25.07.1998, 17.07.1999 (3 Populationen); Strání/Cz 07.08.2005.

Bemerkungen: Wirkt auf den ersten Blick wie eine schwache Kümmerform von *Epipactis purpurata*, ist aber durch die zerknitterten Blätter, die weniger weit

geöffneten Blüten ohne Seidenglanz und vor allem die Säulenstruktur (kein *Viscidium!*) gut kenntlich. Bevorzugt im Gegensatz zu *E. purpurata* flachgründigere Böden auf Kalk.

Epipactis nordeniorum K. ROBATSCH (1991)

Vorkommen: Österreich (Steiermark, Burgenland), Tschechien (Mähren), Ungarn.

Typusfundort: Österreich, südliche Steiermark, Lichendorf, 250 m.

Standorte: Bodenfeuchte Laubwälder.

Blütezeit: Ende Juli - Mitte August.

Merkmale: Klein (- Mittelgroß); Blätter relativ breit, steif, ± waagrecht abstehend; Blüten klein, nur glockenförmig geöffnet; Blütenstiel violett, Sepalen (!) und Petalen außen rot überlaufen, Sepalen innen grün bis bräunlich, Petalen rosa; Hypochil braun, Epichil weiß bis hellrosa; Durchgang eng; Säule pontica-Typ.

Eigene Beobachtungen: Lichendorf/Au 02.08.1993; Pinkafeld/Au 03.08.1996; Rumpersdorf/Au 03.08.1996; Rechnitz/Au 04.08.1996; Bakonykoppány/Hu 05.08.2002; Nyírád/Hu 06.08.2002, 01.08.2004; Pécsvárad/Hu 29.07.2003, 03.08.2004, 17.08.2004 (2 Populationen).

Bemerkungen: Durch steife, waagrechte Blätter, violette Blütenstiele und kleine Blüten mit außen deutlicher Rot-Braunfärbung und engem Hypochildurchgang gut kenntliche Art. Die vielen Orchideenfreunden bekannte Population vom Schloßpark in Pinkafeld (Burgenland) weicht in einigen Merkmalen deutlich ab: die Pflanzen sind robuster, die Blüten sind größer und intensiver gefärbt, der Kallus ist größer und stärker strukturiert. Vermutlich ist diese Population hybridogenen Ursprungs.

Epipactis bugacensis subsp. *bugacensis* K. ROBATSCH (1990)

Vorkommen: Ungarn (Kiskun, zwischen Donau und Theiß).

Typusfundort: Ungarn, Bugacpußta, 50 m.

Standorte: Bodenfeuchte, grundwassernahe Pappel-(selten Eichen-)wälder.

Blütezeit: Mitte - Ende Juni.

Merkmale: Groß; Blätter kurz, leicht rinnig, steif und schräg aufwärts gerichtet, dadurch sehr schmale Silhouette; Blütenstiel relativ lang, grün oder leicht violett; Petalen grünlichweiß, Hypochil braun; Epichil weiß - hellrosa, im Zentrum kontrastierend tiefrosa; Durchgang sehr eng; Säule pontica-Typ.

Eigene Beobachtungen: Fülöpháza/Hu 08.06.2002, 26.06.2004; Bugacpuszta/Hu 12.06.2004; Soltvadkert/Hu 15.06.2004, 26.06.2004 (3 Populationen); Dabas/Hu 25.06.2004.

Bemerkungen: Die Epichilfärbung hat sich als sehr konstantes Merkmal erwiesen. Die subsp. *rhodanensis* (A. GÉVAUDAN & K. ROBATSCH) W. WUCHERPFENNIG (2003a) aus Frankreich, der Schweiz, Tirol und Südbayern unterscheidet sich im wesentlichen durch einen breiteren Durchgang und die ökologische Bindung an Flußufer, oft im Überschwemmungsbereich.

Epipactis albensis H. NOVÁKOVÁ & J. RYDLO (1978)

Vorkommen: Österreich (Niederösterreich, Burgenland), Tschechien, Slowakei, Ungarn; außerdem in Ostdeutschland (Sachsen, Brandenburg) und Polen.

Typusfundort: Čechoslovakia, Bohemia: planities demissa „Střední Polabí“ dicta, distr. Nymburk: in luco „Libický luh“ nuncupato ca. 1,75 km situ boreo-boreo-orientale a statione viae ferreae Libice nad Cidlinou, alt. ca. 190 m.

Standorte: Feuchte Wälder, Auwälder, an Wasserläufen, oft unter Pappeln. Die Wuchsorte sind nährstoffreich, meist mit reicher Krautschicht.

Blütezeit: August.

Merkmale: Klein (-Mittelgroß); Blätter ± waagrecht abstehend, unterste Braktee breit (laubblattartig); Blüten klein, nicht weit geöffnet; Petalen grünlichweiß, selten hellrosa, Hypochil braun; Epichil etwas länger als breit, lang zugespitzt und gerade vorgestreckt mit aufgebogenen Rändern (konkav), weißlichgrün, im Kallusbereich oft leicht rosa; Durchgang V-förmig; Säule leptochila-Typ. Blüten auch kleistogam.

Eigene Beobachtungen: Marchegg/Au 14.08.1993; Rumpersdorf/Au 03.08.1996; Břeclav/Cz 15.08.1993; Mikulčice/Cz 15.08.1993; Suchá Loz/Cz 06.+08.08.2005; Králov/Cz 06.+07.08.2005; Hradčovice/Cz 07.08.2005; Bozsok/Hu 03.08.1996.

Bemerkungen: Durch das große unterste Tragblatt und die Epichilform gut kenntliche Art. Die auffallende Form des Epichils ist ein fixiertes Jugendstadium, sie entspricht der Epichilform aller Arten im Augenblick des Öffnens der Knospe.

Eine morphologisch kaum unterscheidbare Parallelart, *Epipactis fibri* SCAPPATICCI & ROBATSCH, wächst in den Uferwäldern der mittleren Rhône in Frankreich.

Epipactis tallosii A. MOLNÁR & K. ROBATSCH (1996)

Vorkommen: Tschechien (Mähren), Slowakei, Ungarn.

Typusfundort: Ungarn, Nyírad, 100 m.

Standorte: Wechselfeuchte bis nasse Laubwälder, auch an Bächen im Wald.

Blütezeit: (Ende Juni) Mitte Juli - Mitte August.

Merkmale: Groß; Blätter schräg aufrecht oder waagrecht und leicht überhängend; Blütenstandsachse nur schwach behaart, Blütenstiel grün oder leicht violett, zumindest ein Teil der Blüten weit geöffnet; Petalen grünlichweiß (selten blass

rosa), Hypochil braun bis grün, Epichil weiß (sehr selten blass rosa) mit zurückgeschlagener Spitze, Durchgang eng U-förmig, Kallus kräftig, grün oder weiß; Anthere von oben gesehen sitzend; Säule pontica-Typ.

Eigene Beobachtungen: Mikulčice/Cz 15.08.1993; Lipov/Cz 31.07.2004; Kunovice/Cz 06.08.2005; Králov/Cz 06.+07.08.2005; Nyírád/Hu 06.08.2002, 01.08.2004; Tiszaderzs/Hu 07.08.2002, 15.07.2003, 27.06.2004, 01.08.2004; Pécsvárad/Hu 29.07.2003, 17.08.2004 (2 Populationen); Óbánya/Hu 29.07.2003, 02.08.2004, 17.08.2004 (2 Populationen); Mecseknádasd/Hu 29.07.2003, 02.08.2004 (2 Populationen).

Bemerkungen: Eine vor allem in Pflanzen- und Blattgröße sowie Blattform und -haltung sehr variable Art, die auch an recht unterschiedlichen Standorten wachsen kann. Schwach rosa getönte Blüten treten nur selten bei einzelnen Exemplaren und dann meist erst gegen Ende der Blütezeit auf.

Die Abbildungen in der Originalbeschreibung (MOLNÁR & ROBATSCH 1996b: 793, 794) zeigen nicht *Epipactis tallosii*, sondern *E. bugacensis*!

Epipactis mecsekensis A. MOLNÁR & K. ROBATSCH (1996)

Vorkommen: Ungarn (bisher nur im Mecsek-Gebirge).

Typusfundort: Ungarn, Mecsek-Gebirge, 400 m.

Standorte: Feuchte-nasse Laubwälder (Eiche, Weißbuche, Rotbuche), Bachläufe.

Blütezeit: Ende Juli - Mitte August.

Merkmale: Groß; schlanke Pflanze, Blätter ± waagrecht abstehend; Blüten weit geöffnet, Petalen grünlichweiß bis blassrosa, Hypochil braun, Epichil flach mit nur leicht zurückgebogener Spitze, rosa, Durchgang eng U-förmig, Kallus oft mit grünem Mittelkiel; Säule pontica-Typ.

Eigene Beobachtungen: Pécsvárad/Hu 29.07.2003, 03.08.2004, 17.08.2004 (3 Populationen).

Bemerkungen: Von der im gleichen Gebiet vorkommenden *Epipactis tallosii* im wesentlichen nur durch das nicht zurückgeschlagene rosa Epichil mit grünem Mittelkiel unterschieden. Die an 3 Fundorten (darunter dem vermutlichen locus typicus) beobachteten Pflanzen entsprechen in einigen Punkten nicht der Originalbeschreibung; so konnten z.B. schmal lanzettliche, hängende Laubblätter und kleine Blüten (8 mm Sepalenlänge) weder einzeln noch in Kombination beobachtet werden. Molekularbiologische Untersuchungen müssten klären, ob *Epipactis mecsekensis* eine eigenständige Art oder nur eine Varietät von *Epipactis tallosii* ist.

Epipactis moravica P. BATOUŠEK (2004)

Vorkommen: Tschechien (Mähren), Slowakei, Ungarn.

Typusfundort: Tschechien, Südöstliches Mähren: Hügelnd Hlucká pahorkatina; Gemeinde Nivnice (Bezirk Uherské Hradiště), Uferbestand des Baches Topolovský potok, 1,8 km westlich der Gemeinde, 270 m.

Standorte: Nasse Laubwälder (Pappeln, Eichen, Weißbuchen), an Waldbächen.

Blütezeit: August.

Merkmale: Mittelgroß; Blätter waagrecht; unterste Braktee groß (laubblattartig), Blütenstiel grün, selten bronzefarben, Blüten nur halb geöffnet; Petalen grünlichweiß, Hypochil braun bis bräunlichgrün, Epichil weiß bis grünlichweiß mit grünlichem Kallus, wenig bis stark zurückgeschlagen, Durchgang eng mit breiten „Kragen“ beiderseits; Anthere von oben gesehen gestielt; Säule pontica-Typ.

Eigene Beobachtungen: Suchá Loz/Cz 06.+08.08.2005; Králov/Cz 06. + 07.08.2005; Suchov/Cz 06.08.2005.

Bemerkungen: Im Habitus *Epipactis albensis* sehr ähnlich, aber durch die Blüten gut unterscheidbar. Schwieriger ist die Trennung von *Epipactis tallosii*; nach eigener Erfahrung brauchbare Kennzeichen von *E. moravica* sind die große, laubblattartige unterste Braktee, die scheinbar kleineren, weil nur glockig geöffneten Blüten (gelegentlich auch bei *E. tallosii*!), die insgesamt stärker grün getönten Blüten und die (von oben gesehen!) deutlich gestielte Anthere.

Epipactis danubialis K. ROBATSCH & J. RYDLO (1989)

Vorkommen: Rumänien (Donaudelta).

Typusfundort: Rumänien, Donaudelta: Nördl. von Sulina, 5 m.

Standorte: Im Inneren von feuchten bis nassen Eichen-Eschen-Wäldern.

Blütezeit: Ende Juni.

Merkmale: Klein (-Mittelgroß); Blätter kurz (etwa so lang wie das Internodium), steif, schräg aufwärts gerichtet; Blütenstandsachse und Fruchtknoten kahl.

Eigene Beobachtungen: Letea/Rm 10.07.2006.

Bemerkungen: Die Art wurde erstmals von J. RYDLO 1986/87 beobachtet und ursprünglich als *Epipactis persica* s.l. identifiziert (RYDLO 1989), bevor sie ROBATSCH 1989 als neue Art beschrieb, wobei seine Beschreibung in mehreren Punkten (Stängelbehaarung, Blütenfarbe, Kallusbeschaffenheit) von RYDLOS Beobachtungen abweicht. Selbst wurde die Sippe 2006 nur fruchtend mit einer letzten, abblühenden Blüte gefunden; nach diesen eigenen, naturgemäß unvollständigen Beobachtungen könnte *Epipactis danubialis* tatsächlich mit *E. persica* identisch sein, sicher nicht mit *Epipactis exilis* (syn. *E. gracilis*).

Die kürzlich erfolgte Umkombination zu *Epipactis atrorubens* (HOFFM.) BESSER

subsp. *danubialis* (ROBATSCH & RYDLO) CIOCÂRLAN & RÖSL. (CIOCÂRLAN & RÖSLER 2004) ist eine groteske Fehlinterpretation, offenbar verursacht durch den Versuch, ROBATSCHS Diagnose in einen alten Bestimmungsschlüssel einzupassen.

***Epipactis guegelii* K. ROBATSCH (1996)**

Vorkommen: Rumänien (Donaudelta).

Typusfundort: Rumänien, Donaudelta, Letea, 5 m.

Standorte: Im Inneren von feuchten Eichen-Eschen-Wäldern.

Blütezeit: Erste Hälfte Juli.

Merkmale: Mittelgroß; Stängel sehr dünn, oft etwas zickzack-gebogen; Blätter schmal (lanzettlich), waagrecht, hell (bläulich)grün, Rand etwas wellig; Blütenstiel meist grün, seltener violett; Sepalen grün, Petalen weißlichgrün bis rosa, Hypochil braun, auch rotbraun oder bräunlichgrün, Epichil meist mit gezähntem Rand, weiß bis blassrosa, Kallus meist kräftig, oft mit Mittelkiel, ± intensiv rosa, seltener weiß; Durchgang normal bis mäßig breit; Säule helleborine-Typ (allogam).

Eigene Beobachtungen: Letea/Rm 08.-10.07.2006 (mehrere Kleinpopulationen).

Bemerkungen: RYDLO (1989) beobachtete Anfang Juli 1986 im Donaudelta knospige bis aufblühende Pflanzen, die er als *Epipactis helleborine* bestimmte. ROBATSCH (1996) beschrieb „die *Epipactis helleborine* Sippe des Donaudeltas“ als neue Art *Epipactis guegelii*. Aus ROBATSCHS Ausführungen geht klar hervor, dass seiner Überzeugung nach im Donaudelta nur *Epipactis guegelii* wächst und erst in der Dobrudscha südlich des Deltas *Epipactis helleborine* vorkommt. Eigene Beobachtungen Anfang Juli 2006 im gleichen Gebiet wie RYDLO und ROBATSCH ergaben dagegen, dass *Epipactis helleborine* keineswegs selten ist, sowohl in einer „Lichtform“ mit dicht und schräg aufwärts stehenden Blättern im Waldsaum als auch in der normalen „Schattenform“ im Waldesinneren. Trotzdem ließen sich Pflanzen finden, die ROBATSCHS Beschreibung einigermaßen entsprechen. Sie sind gegenüber der im Waldesinneren z.T. in unmittelbarer Nachbarschaft wachsenden *E. helleborine* gekennzeichnet durch schmälere, waagrechte, auffallend hellgrüne und leicht gewellte Blätter. Der Stängel ist so schwächlich, dass die Pflanzen oft nur von der Begleitvegetation gehalten werden oder sogar liegen. Im Blütenbereich sind die Pflanzen als allogame Art recht variabel, abgesehen von dem (längst nicht immer!) gezähnten Epichil und dem oft ausgeprägten Mittelkiel des Kallus könnte man die Blüten für blasse *E. helleborine* halten.

Erstaunlich bleibt, wie es zwei allogamen, nah verwandten *Epipactis*-Arten gelingt, gleichzeitig am gleichen Ort zu blühen und trotzdem ihre Identität zu bewahren.

Im analogen Fall *Epipactis helleborine*/*E. purpurata* ist die Trennung in Blütezeit und Standort deutlich größer.

Danksagung

Für Fundortangaben danke ich sehr herzlich Alain Gévaudan (Villeurbanne/F), Dr. Erich Klein (Hart-Purgstall/A) und Dr. Jaroslav Rydlo (Prag-Roztoky/Cz), ihre Informationen waren sehr wertvoll. Petr Batoušek (Zlín/Cz), Pavol Mered'a jr. (damals Dubnica nad Vahom/Sk) und Dr. Attila Molnár (Debrecen/H) haben mir und meinen Begleitern ihre kostbare Zeit geopfert und uns zu zahlreichen Fundorten geführt, die wir allein nie gefunden hätten. Ihnen allen sei diese Arbeit in Dankbarkeit gewidmet.



Abb. 1: *Epipactis lapidocampi*, Au, Weikersdorf, 13.07.2006



Abb. 2: *Epipactis lapidocampi*, Au, Weikersdorf, 13.07.2006



Abb. 3: *Epipactis pontica*, Au, Kohfidisch, 04.08.2004



Abb. 4: *Epipactis pontica*, Au, Stift Rein, 03.08.1993



Abb. 5: *Epipactis voethii*, Cz, Koryčany,
31.07.2004



Abb. 6: *Epipactis voethii*, Cz, Kloboučky,
30.07.2004



Abb. 7: *Epipactis komoricensis*, Sk, Ilava,
17.07.1999



Abb. 8: *Epipactis komoricensis*, Sk, Ilava,
17.07.1999



Abb. 9: *Epipactis futakii*, Sk, Trenčianske Teplice, 17.07.1999



Abb. 10: *Epipactis futakii*, Sk, Trenčianske Teplice, 17.07.1999



Abb. 11: *Epipactis pseudopurpurata*, Sk, Trenčianske Teplice, 17.07.1999



Abb. 12: *Epipactis pseudopurpurata*, Sk, Trenčianske Teplice, 17.07.1999



Abb. 13: *Epipactis nordeniorum*, Au, Lichendorf, 02.08.1993



Abb. 14: *Epipactis nordeniorum*, Hu, Pécsvárad, 03.08.2004



Abb. 15: *Epipactis bugacensis*, Hu, Soltvadkert, 26.06.2004



Abb. 16: *Epipactis bugacensis*, Hu, Soltvadkert, 26.06.2004



Abb. 17: *Epipactis albensis*, Cz, Králov,
07.08.2005



Abb. 18: *Epipactis albensis*, Cz. Suchá Loz,
06.08.2005



Abb. 19: *Epipactis tallosii*, Hu, Tiszaderzs,
15.07.2003



Abb. 20: *Epipactis tallosii*, Hu, Tiszaderzs,
15.07.2003



Abb. 21: *Epipactis mecsekensis*, Hu, Pécsvárad, 17.08.2004



Abb. 22: *Epipactis mecsekensis*, Hu, Pécsvárad, 03.08.2004



Abb. 23: *Epipactis moravica*, Cz, Králov, 06.08.2005



Abb. 24: *Epipactis moravica*, Cz, Králov, 06.08.2005



Abb. 25: *Epipactis guegelii*, Rm, Letea,
10.07.2006



Abb. 26: *Epipactis guegelii*, Rm, Letea,
08.07.2006



Abb. 27: *Epipactis guegelii*, Rm, Letea,
09.07.2006



Abb. 28: *Epipactis guegelii*, Rm, Letea,
10.07.2006

Literatur

- BATOUŠEK, P. (2004): *Epipactis moravica* – eine neue autogame Stendelwurz aus Mitteleuropa. – Jour. Eur. Orch. 36(3): 673-689.
- BATOUŠEK, P. (2005): Klič k určování druhů rodu *Epipactis* ZINN rostoucích na území České republiky. – Roesliana 35: 1-66.
- CIOCĂRLAN, V. & R. RÖSLER (2004): Die Orchideen des Donaudeltas und seiner angrenzenden Gebiete (Rumänien). – Jour. Eur. Orch. 36(3): 803-826.
- CLAESSENS, J., J. KLEYNEN & J. REINHARDT (2000): Some notes on the genus *Epipactis*. – Eurorchis 12: 75-83.
- KLEIN, E. & M. LAMINGER (2004): *Epipactis lapidocampi* spec. nova (*Orchidaceae-Neottieae*). – Phytion (Horn) 44(2): 185-189.
- MEREĎA, P. (1996a): *Epipactis pseudopurpurata* Mered'a, spec. nova, (*Orchidaceae*) – eine neue autogame Sitter-Art aus der Slowakei. – Preslia (Praha) 68: 23-29.
- MEREĎA, P. (1996b): *Epipactis komoricensis*, spec. nova (*Orchidaceae*) – eine neue autogame Sitter-Art aus dem *E. leptochila*-Aggregat aus der Slowakei. – Preslia (Praha) 68: 125-134.
- MEREĎA, P. & O. POTŮČEK (1998): *Epipactis futakii*, spec. nova (*Orchidaceae*) – eine neue kleistogam blühende Sitter-Art aus der Slowakei. – Preslia (Praha) 70: 247-258.
- MOLNÁR, A., J. SULYOK & R. VIDÉKI (1995): Vadon Élő Orchideák. – Debrecen.
- MOLNÁR, A. & K. ROBATSCH (1996a): *Epipactis mecsekensis* A. Molnar et K. Robatsch spec. nov., eine neue *Epipactis*-Art aus Ungarn. – Jour. Eur. Orch. 28(4): 781-786.
- MOLNÁR, A. & K. ROBATSCH (1996b): *Epipactis tallosii* A. Molnar et K. Robatsch spec. nova, eine neue *Epipactis*-Art aus Ungarn. – Jour. Eur. Orch. 28(4): 787-794.
- NOVÁKOVÁ, H. & J. RYDLO (1978): *Epipactis albensis* – nový autogamický druh z okruhu *Epipactis helleborine* agg. (*Orchidaceae*). – Preslia (Praha) 50: 161-171.
- REINHARDT, J. & R. RICHTER (2003): Bemerkungen zur Variabilität der Übersehenen Stendelwurz – *Epipactis neglecta* (Kümpel) Kümpel – in Nordwest- und Nordthüringen (*Orchidaceae*). – Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. 20(2): 97-113 [publ. 2004].
- REINHARDT, J. & R. RICHTER (2005): Bemerkungen zur Variabilität der Schmallippigen Stendelwurz – *Epipactis leptochila* subsp. *leptochila* (Godfery) Godfery (*Orchidaceae*) – in Nordwest- und Nordthüringen. – Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. 22(2): 78-95 [publ. 2006].
- ROBATSCH, K. (1989): Beiträge zur Kenntnis der europäischen *Epipactis*-Arten (*Orchidaceae*) 1. *Epipactis danubialis* K. ROBATSCH et J. RYDLO, spec. nova – eine neue *Epipactis*-Art aus Rumänien. – Linzer biol. Beitr. 21/1: 295-302.
- ROBATSCH, K. (1990): *Epipactis bugacensis* K. ROBATSCH, spec. nova – eine neue *Epipactis*-Art aus Ungarn. – Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. 7(1): 12-15.
- ROBATSCH, K. (1991): *Epipactis nordeniorum* K. ROBATSCH, spec. nova, eine neue *Epipactis*-Art aus der Steiermark. – Mitt. Abt. Bot. Landesmus. Joanneum Graz 20: 31-35.
- ROBATSCH, K. (1993): *Epipactis voethii* K. ROBATSCH, spec. nova, eine neue *Epipactis*-Art aus Niederösterreich. – Mitt. Abt. Bot. Landesmus. Joanneum Graz 21/22: 21-26.
- ROBATSCH, K. (1996): *Epipactis guegelii* K. Robatsch spec. nov., eine neue *Epipactis*-Art aus Rumänien. – Jour. Eur. Orch. 28(4): 765-772.

RYDLO, J. (1989): Poznámky k rozšíření a ekologii některých druhů rodu *Epipactis* (Comments on the Distribution and Ecology of Some Species of the Genus *Epipactis*). – Muzeum a současnost, Roztoky, ser. natur. 3: 5-33.

TAUBENHEIM, G. (1975): *Epipactis pontica* Taubenheim spec. nov., eine neue Stendelwurz aus Kleinasien. – Die Orchidee 26(2): 68-74.

VLČKO J., D. DÍTĚ & M. KOLNÍK (2003): Vstavačovitě Slovenska – Orchids of Slovakia. – Zvolen.

WUCHERPFENNIG, W. (1993): Beobachtungen an vier weniger bekannten autogamen *Epipactis*-Arten Mitteleuropas. – Ber. Arbeitskrs. Heim. Orch. 10(2): 9-24.

WUCHERPFENNIG, W. (2003a): Über *Epipactis bugacensis* und *E. rhodanensis*. – Jour. Eur. Orch. 35(1): 37-55.

WUCHERPFENNIG, W. (2003b): Wie nützlich sind Merkmale des Habitus für die Bestimmung von *Epipactis*-Arten? – 1. *Epipactis helleborine* var. *minor* ENGEL und *Epipactis voethii* ROBATSCH. – Jour. Eur. Orch. 35(2): 343-360.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Wolfgang Wucherpfennig
Lerchenweg 1 · D-85386 Eching
E-Mail: guw.wucherpfennig@arcor.de

Bildnachweis:

Alle Fotos W. Wucherpfennig

Die Orchideen der Auvergne

JEAN KOENIG

Die Landschaft der Auvergne liegt genau im Zentrum Frankreichs. Sie besteht aus 4 Departements. Im Norden liegt das Dép. Allier. Das zentrale Département Puy-de-Dôme ist nach dem 1465 m hohen Vulkan benannt, der sich direkt über Clermont-Ferrand, der Hauptstadt der Auvergne, erhebt. Im Süden liegen Cantal und Haute Loire.

Die Mitglieder der Société Française d'Orchidophilie Auvergne (SFOA) kümmern sich um die Belange heimischer und exotischer Orchideen: Beobachtung, Schutz, Kartierung, Kultur.

Von den aktuellen Vorkommen von 51 Orchideenarten in der Auvergne sind allein 46 im Dép. Puy-de-Dôme zu finden. 5 Arten sind in den letzten 50 Jahren verschwunden.

Wir werden zuerst die verschiedenen Arten beschreiben, in diese Beschreibungen fließen einige besondere Beobachtungen unserer Mitglieder ein. Nach einer Darstellung der Kartierungsmethoden werden wir etwas über Schutzmaßnahmen erzählen.

Die Orchideen kommen sowohl auf Kalkboden in der Ebene oder auf kleinen Hügeln als auch auf saurem Boden auf Vulkan- bzw. Granitgestein vor. Eine Besonderheit liegt darin, dass die Seiten der Hügel aus Kalk und der Gipfel aus Vulkangestein bestehen. Wälder und Moore sind im montanen Bereich zu finden. Der Anzahl der Ophrysarten ist in der Auvergne nicht so hoch wie in Süd-Frankreich. Es sind aber ganz bemerkenswerte Arten, die jedoch kein Problem für den Taxonomen darstellen.

Zuerst erscheinen im April *Ophrys araneola* und *Ophrys aranifera* (Syn. *Ophrys sphegodes*) dann *Ophrys fuciflora* (syn. *Ophrys holoserica*) und *Ophrys scolopax*. Diese beiden Taxa findet man im Puy-de-Dôme, wobei *Ophrys fuciflora* auf den Norden und *Ophrys scolopax* auf den Süden beschränkt ist. Wo die beide zusammen wachsen, kommen mehrere intermediäre Formen (Hybriden der ersten, zweiten... Generation) vor. Seltener – oft in *Quercus pubescens*-Wäldern – findet man *Ophrys insectifera*. *Ophrys apifera* wächst sogar auf Rasen mit Stickstoffeintrag. Sie erscheint als letzte der aufgeführten Arten und ist zugleich die häufigste. Alle bis jetzt beschriebenen *Ophrys*-Arten wachsen auf Kalkboden. Eine

ziemlich seltene Art jedoch wächst auf vulkanischem Boden: *Ophrys sulcata* (aus dem *Ophrys fusca*-Komplex). Von dieser Art haben wir 2006 einen Fundort mit ca. tausend Pflanzen entdeckt.

Es folgen Angaben über die Gattung *Orchis*. Seit den Versuchen von PRIDGEON, BATEMAN et al. (1997, 2003) sowie von ACETO et al. (1999) erlebten die Arten der Gattungen *Orchis*, *Aceras*, *Anacamptis* und *Neotinea* einige systematische Änderungen.

Die Arten werden klassifiziert durch genetische Distanzen. Die neuen Gattungsmerkmale passen auch auf Kreuzungen zwischen Arten, die zu dieser Gruppe gehören, zum Beispiel Hybriden zwischen einigen *Orchis* und *Aceras anthropophorum* (jetzt umkombiniert zu *Orchis anthropophora*).

Diese Klassifikation wurde in die neue Auflage der „Orchidées de France, Belgique, Luxembourg“ übernommen. Von der erweiterten Gattung *Orchis* sind *Orchis anthropophora* (syn. *Aceras anthropophorum*) und *Orchis purpurea* die häufigsten; beide wachsen auf Kalkhängen. Viel seltener sind *Orchis militaris* und *Orchis simia*. Letztere kommt nur auf einem Standort im Puy-de-Dôme vor, wo sie erst vor 4 Jahren entdeckt wurde. Die Hybride zwischen *O. simia* und *O. purpurea* ist erst 2006 entdeckt worden.

Andere *Orchis*-Arten sind auf saurem Boden zu finden: die häufigste Art aus dieser Gruppe ist sicher *Orchis mascula*. Sie wächst überall am Rand der Landstrassen, auf Bergwiesen und in einem Fall in einem Robiniengehölz auf Kalk.

Im Dép. Cantal findet man einen einzigen Standort von ca. 500 Pflanzen von *Orchis pallens*. Auf welche Weise diese Art hier aufgetaucht ist, ist unbekannt, es ist der einzige Standort des Zentral-Massivs. Als die Landstrasse von Clermont-Ferrand nach Aurillac verbreitert wurde, haben wir ungefähr 200 Pflanzen umgesiedelt.

Seit einigen Jahren ist eine andere *Orchis*-Art im Dép. Haute-Loire erschienen: *Orchis provincialis*. Ein möglicher Grund für die Verbreitung nach Norden könnte die globale Erwärmung sein.

Aus der Gattung *Anacamptis* ist sicher *Anacamptis pyramidalis* die häufigste Art. Sie wächst auf allen trockenen Kalkwiesen. Man sieht oft Wiesen mit großen rosa Flecken.

Viel seltener sind die anderen *Anacamptis* Arten: Von *Anacamptis coriophora* gibt es jetzt weniger als 10 Standorte in der Auvergne. Das Wanzen-Knabenkraut steht

auf der Roten Liste der geschützten Arten. Die Standorte sind nicht so sehr bedroht (außer in einem Fall, wo ein Bauer den Standort wieder als Viehweide benutzt hat), aber vielleicht hat sich das Klima geändert.

Ebenfalls selten ist *Anacamptis laxiflora* auf Grund der Drainage von nassen Wiesen in den Ebenen. Diese Art ist auf vielen Standorten verschwunden. Wir versuchen mit anderen Naturschutzverbänden, die letzten Standorte zu retten. Aus demselben Grund ist *Anacamptis palustris* seit 50 Jahre in der Auvergne verschwunden.

Die Gattung *Neotinea* ist nur mit einer Art in der Auvergne vertreten: *Neotinea ustulata* wächst häufig auf trockenen Wiesen mit vulkanischem Untergrund.

Die Gattung *Serapias* zählt jetzt nur noch eine Art: *Serapias lingua* kommt immer noch in der Nähe von nassen Wiesen vor – aber jetzt seltener als früher. Eine andere Art des Südens, *Serapias vomeracea*, kam im Süden des Dép. Cantal vor, der Standort wurde jedoch zerstört.

Platanthera chlorantha und *Platanthera bifolia* wachsen nicht in denselben Biotopen: *Platanthera chlorantha* besiedelt trockene Wiesen in den Bergen, *Platanthera bifolia* jedoch kalkholde Wälder. Auf einigen Standorten findet man beide Arten und auch Hybridpopulationen.

Die Gattung *Cephalanthera* ist ziemlich häufig in Melico-Fageten zu finden. Während *Cephalanthera longifolia* und *Cephalanthera damasonium* mit mehreren Standorten vertreten sind, kommt *Cephalanthera rubra* seltener in der Auvergne vor, allerdings mit sich ausbreitender Tendenz.

Der Gattung *Dactylorhiza* gilt das besondere Interesse der SFO-Mitglieder in der Auvergne. Über die Besonderheiten wird im folgenden die Rede sein..

Dactylorhiza maculata ist wahrscheinlich die häufigste Art auf sauren Böden der Auvergne-Berge. Diese Art hat eine große Variationsbreite in mehreren morphologischen Eigenheiten wie Farbe, Form der Ähren usw. Auf Granitböden (Ph-Wert unter 6) ist sie oft die einzig mögliche vorkommende Art. Ziemlich ähnlich ist *Dactylorhiza fuchsii*.

Dactylorhiza fuchsii unterscheidet sich von *Dactylorhiza maculata* durch einige morphologische Eigenheiten (Blütenlippe deutlich dreilappig, rundere Blätter der Base) und hat 40 Chromosomen, im Gegensatz zu *D. maculata* mit 80 Chromosomen. Die Art ist eher auf Kalkböden zu finden. Wir beobachten in den Bergsümpfen einige Pflanzen, die die morphologischen Besonderheiten des Typus

fuchsii besitzen. Chromosomenzählungen haben ergeben, dass es sich wohl um *D. fuchsii* handelt, dafür spricht auch die Chromosomenzahl 40. Ziemlich häufig ist auch *Dactylorhiza majalis*. Die Art ist meistens in nassen Wiesen oder Mooren zu finden, die aber nicht zu sauer sein dürfen..

Viel seltener ist *Dactylorhiza incarnata*, die meistens in Bergmooren zu beobachten ist, allerdings nur mit wenigen Pflanzen. Es gibt auch die Unterart *pulchella*, die Form *ochrantha* (hellgelb) und eine andere weißblütige Form mit rosa Perigon. Die Formen *ochrantha* und weiß konnten nicht mehr seit der Trockenheit von 2003 beobachtet werden..

Auch in den Bergen – aber auf trockenen Wiesen – kann man sehr häufig *Dactylorhiza sambucina* sehen, öfters gelb, hin und wieder rot. Wir haben Zählungen durchgeführt und dabei die gelben von 40% bis beinahe 100% beobachtet.

Nahe verwandt mit der Gattung *Dactylorhiza* ist die Gattung *Coeloglossum* mit nur einer Art, die sich stets auf Bergwiesen befindet. *Coeloglossum viride* ist dort häufig.

Himantoglossum hircinum ist eine sehr häufige Art auf Kalkwiesen, aber auch am Rand von Landstraßen und Eisenbahnlinien. Offenbar verbreitet sie sich auf vulkanischen Böden weiter.

Die Gattung *Gymnadenia* hat sich seit den Untersuchungen von BATEMANN & AL. geändert, denn sie umfaßt jetzt auch die ehemalige Gattung *Nigritella*.

In der Auvergne findet man sehr häufig *Gymnadenia conopsea* auf Bergwiesen über 800 m. *Gymnadenia odoratissima* war schon immer sehr selten (ein oder zwei Standorte) und ist wahrscheinlich verschwunden.

Selten ist auch *Gymnadenia* (syn. *Nigritella*) *austriaca* auf Bergwiesen, aber möglicherweise haben wir nicht alle Standorte gefunden.

In den höchstgelegenen Bergwiesen der Auvergne (über 1200 m) findet man hier und da *Pseudorchis albida*, eine zerstreut auftretende Orchidee. Auf Bergwiesen über 1400 m und nur in den Bergen der Dép. Cantal und Haute-Loire findet man sehr selten *Traunsteinera globosa*, die in den Alpen ziemlich häufig ist.

Die häufigste Art der Gattung *Epipactis* ist *Epipactis helleborine*, die unter Gehölzen auf allen Böden – kalkhaltig und vulkanisch – wächst, von der Ebene bis 1200m. Sie ist sehr vielgestaltig, die Blütenfarbe variiert von gelb bis rosa. Andere *Epipactis*-Arten sind viel seltener: auf Kalk unter Flaumeichen findet man zerstreut *Epipactis microphylla*, eine Art, die sehr empfindlich gegenüber Trockenheit

und Konkurrenzdruck mit andere Pflanzen ist. Ebenfalls selten ist die in Buchenwäldern auftretende *Epipactis purpurata*. Diese Art blüht im August und ist damit eine der am spätesten blühenden Arten. Es gibt nur 2 oder 3 Standorte, aber jeder mit mehr als 100 Pflanzen. *Epipactis palustris* wächst auf anmoorigen Standorten und überschreitet die 800m-Höhenmarkierung. Bei der Suche nach dieser Art finden wir jedes Jahr neue Standorte. Neu entdeckt wurde *Epipactis rhodanensis*, die früh in Juli blüht. Der Blühzeitpunkt hängt vermutlich mit der Autogamie zusammen. Diese Art ist wahrscheinlich aus *Epipactis helleborine* hervorgegangen (vielleicht eine Folge des „globalen Wechsels“?)

Die folgenden Gattungen treten jeweils nur mit einer Art auf: Die chlorophyllfreie *Neottia nidus-avis* ist sehr häufig in allen Wäldern zu finden. Die Verbindungen zu den Mycorrhizen wurden von M.A. Selosse studiert (siehe auch den Beitrag in diesem Jahresbericht!).

Limodorum abortivum ist nur im Dép. Haute Loire mit einem einzigen Standort mit mehr als hundert Pflanzen nachgewiesen worden.

Die Gattung *Spiranthes* ist dagegen mit zwei Arten vertreten: *Spiranthes spiralis* blüht erst im September und kommt häufig auf vulkanischem Boden vor. *Spiranthes aestivalis* wächst auf nassen Wiesen. Diese seltene Art steht auf der Roten Liste der geschützten Pflanzen. Sie ist jetzt vom Puy de Dome verschwunden und es gibt aktuell nur 2 Standorte im Dép. Cantal. Die systematische Suche nach neuen Standorten brachte bisher keinen Erfolg.

Ebenfalls zwei Arten gehören zur Gattung *Listera*: sehr häufig auf Kalkböden *Listera ovata* und sehr selten auf nassen Zonen der Bergbuchenwälder *Listera cordata*.

Wir schliessen diese Beschreibungen mit 2 Arten, die wir mit Hilfe der Forstbehörden (Office National des Forêts) entdeckt haben. *Corallorhiza trifida* ist in Bergbuchenwäldern zu finden, jedoch sehr selten und empfindlich gegen Feuchtigkeitsschwankungen. Sie steht auch auf der Roten Liste der geschützten Pflanzen. Wir suchten nach den Standortfaktoren, die zu einer Vermehrung dieser Art führen konnten. *Epipogium aphyllum* ist ebenfalls eine seltene Art in Buchenwäldern der montanen Stufe. Im Puy de Dome besuchen wir jedes Jahr im August zwei Standorte. Der Standort La Barthe im Sancy-Massiv zählte mehr als 100 Pflanzen in 2002, 10 in 2003, 40 in 2005 und 20 in 2006. Wir denken, dass diese Art bei ungünstigen Bedingungen „unterirdisch“ blüht, wenn die Bedingungen nicht optimal sind. Wie bei *Neottia* wurden auch bei *Epipogium* die Mycorrhiza-Verhältnisse studiert.

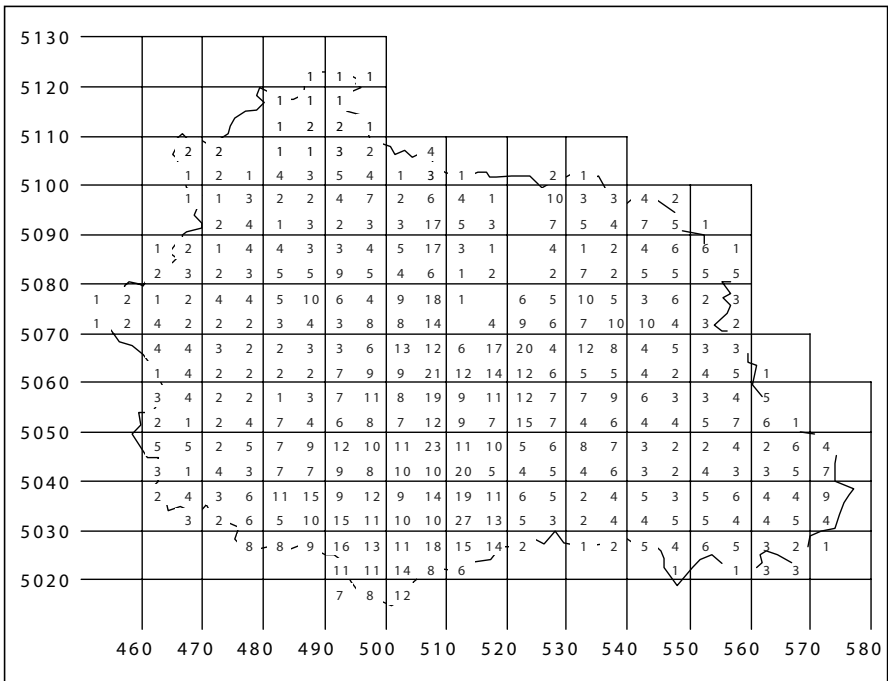
Die Kartierung der Orchideen Frankreichs

Dieses Programm begann 1974. 1983 wurde erstmalig über Anwesenheit oder Abwesenheit der Arten in einem „département“ Bilanz gezogen. In 1987 wurde diese Inventarliste offiziell vom Umweltministerium angefordert. Seit dieser Zeit wurden die Artenlisten für alle „départements“ angefordert.

Grundlage für die Kartierung ist die Einteilung des „départements“ in 5 x 5 km – Quadrat. Die Anwesenheit oder Abwesenheit jeder Art wird für jedes Quadrat festgehalten.

Alle Daten werden dem Sekretariat „faune-flore“ und dem „Conservatoire Botanique du Massif Central“ (CBNMC) übermittelt. Mit dem CBNMC haben wir einen Vertrag zum Austausch der Daten abgeschlossen.

Die folgende Abbildung stellt die Kartierung des Puy-de-Dôme dar, die im Jahr 2002 herausgegeben wurde. Das Diagramm zeigt der Anzahl der Arten pro Quadrat.



Der Anzahl der Quadraten pro Art reicht von einem Quadrat (*Epipogium aphyllum*, *Corallorhiza trifida*, *Epipactis muelleri*) bis zu mehr als 200 Quadraten (*Dactylorhiza maculata*, *Orchis mascula*); die Blütezeit erstreckt sich von Ende April (*Ophrys araneola*) bis Ende September (*Spiranthes spiralis*). Die meisten Arten blühen im Mai in der Ebene, im Juni bis Juli in den Bergen.

Eine Einteilung der Arten nach den Höhenstufen ergibt folgendes Bild: einige wachsen nur in die Ebene und auf den kleinen Kalkhügeln: *Orchis anthropophora*, *Epipactis rhodanensis*, die meisten *Ophrys* Arten außer *Ophrys sulcata*, *Orchis purpurea* und *militaris*. Andere Arten kommen in einer Höhe von 300m bis 1700m vor (*Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza majalis*, *Orchis mascula*). Wenige Orchideen wachsen ausschließlich über 1200 m (*Gymnadenia austriaca*, *Pseudorchis albida*, *Corallorhiza trifida*).

Orchideenschutz

Die Kartierung wird uns einige Daten geben, um bedrohte Biotope zu schützen. Grundlage für den Orchideenschutz ist in Frankreich eine Nationale Liste, die 18 Arten enthält. In jeder Region wird eine regionale Liste mit 14 Sorten geführt. Darüber hinaus müssen auch Biotope geschützt werden. Die SFO Auvergne hat Partnerschaften mit einige Naturschutzverbänden geschlossen: Der „Conservatoire botanique du Massif Central“ (CBNMC) und der „Conservatoire des Espaces et Paysages d'Auvergne“ (CEPA); Mit dem botanischen Konservatorium tauschen wir Daten über Beobachtungen von geschützten Arten. Mit dem CEPA versuchen wir artenreiche Biotope zu schützen. Dies geschieht über ein Abkommen zur Übernahme von Landstücken als Pacht oder Kauf mit Gemeinden oder regionalen Verwaltungen. Mit einigen Naturschutzverbänden werden auch Entbuschungsaktionen organisiert.

Abschließend hoffe ich, dass Sie eine bessere Vorstellung von den Orchideen der Auvergne bekommen haben. Besuchen Sie uns doch einmal, es lohnt sich!



Abb. 1: In der Mitte Frankreichs: die Auvergne



Abb. 2: Im Cantal

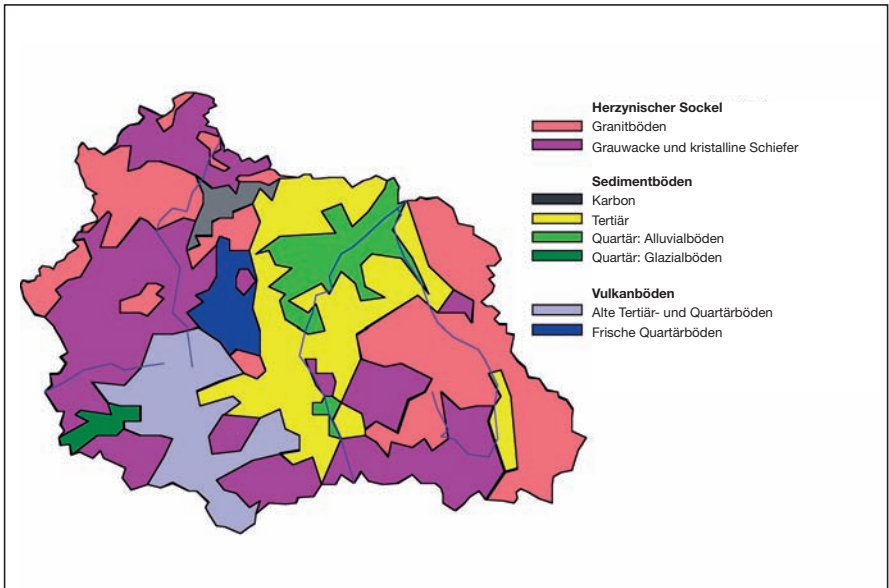


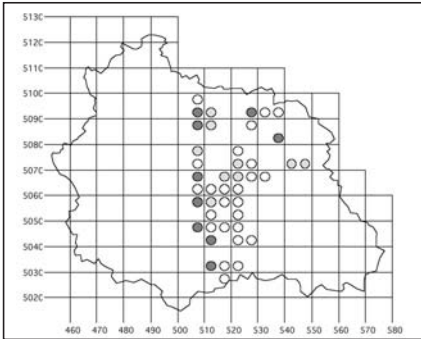
Abb. 3: Geologische Karte des Puy-de-Dôme



Abb. 4: Trockenrasen in der Hügellandschaft von Limagnes



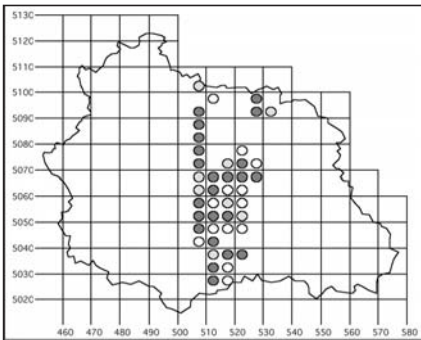
Abb. 5: *Ophrys araneola* – Spinnenragwurz



Anzahl der Biotope: 63 in 43 Quadraten



Abb. 6: *Ophrys apifera* – Bienenragwurz



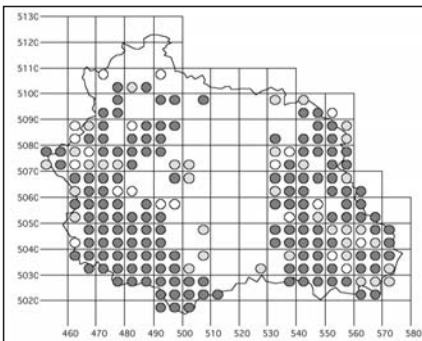
Anzahl der Biotope: 86 in 44 Quadraten



Abb. 7: *Orchis anthropophora* –
Puppenorchis, Ohnsporn



Abb. 8: *Orchis simia* – Affenknabenkraut



Anzahl der Biotope: 464 in 207 Quadraten



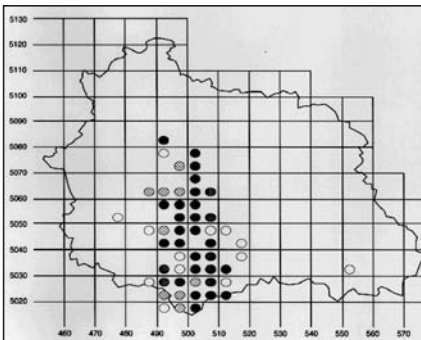
Abb. 9: *Dactylorhiza maculata* –
Gefleckte Fingerwurz



Abb. 10: *Dactylorhiza incarnata* –
Fleischfarbene Fingerwurz



Abb. 11: *Dactylorhiza incarnata* f. *ochrantha* –
Weißblütige Form mit rosa Perigon



Anzahl der Biotope: 125 in 52 Quadraten



Abb. 12: *Dactylorhiza sambucina* –
Holunder-Fingerwurz



Abb. 13: *Traunsteinera globosa* - Kugelorchis



Abb. 14: *Epipogium aphyllum* –
Blattloser Widerbart

Literatur

ACETO, S., CAPUTO, P., COZZOLINO, S., GAUDIO, L. & MORETTI, A. (1999): Phylogeny and evolution of *Orchis* and allied genera based on ITS DNA variation: morphological gaps and molecular continuity. *Mol. Phyl. Evol.* 13, 67-760.

BATEMAN, R. M., HOLLIGSWORTH, P. M., PRESTON, J., YL-BO, L., PRIDGEON, A. M. & CHASE, M. W. (2003): Molecular phylogenetics and evolution of Orchidinae and selected Habeariinae. *Bot. J. Linn. Soc.* 142, 1-40

BOURNERIAS M., PRAT D. (2005): Les orchidées de France, Belgique, Luxembourg 2. Auflage

DAUGE J. (1985): Cartographie des Orchidées du Cantal SFO Ed.

GATIEN J. L., GUILLAUMIN J. J., KOENIG J. (2002): Cartographie des Orchidées du Puy-de-Dôme SFO Ed.

PRIDGEON, A. M., BATEMAN, R.M., COX, A. V., HAPEMAN, J. R. & CHASE, M. W. (1997): Phylogenics of subtribe Orchidinae (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 1. Intergeneric relationship and polyphyly of Orchids sensu lato. *Lindleyana* 12, 89-109.

Anschrift des Verfassers:

Jean Koenig
20, rue des Jacobins; F-63000 Clermont-Ferrand
E-mail: jean.koenig@wanadoo.fr
Société Française d'Orchidophili

Bildnachweis:

Alle Abb. Jean Koenig

Vom Keimstadium zur adulten Pflanze: Die symbiotischen Pilze der Orchideen

PROF. MARC-ANDRÉ SELOSSE & J.-C. GUILLAUMIN

Gefäßpflanzen und Pilze, zwei große Gruppen, die geophytisch leben, betreiben miteinander eine komplexe Beziehung: beginnend mit Parasitismus bis zu einer Vergesellschaftung zum Zweck des gegenseitigen Nutzens. Die beständigste Vergesellschaftung ist hierbei ohne Zweifel die der Mykorrhiza: die Orchideen forcieren diese Gesellschaft viel weiter noch als die meisten anderen Pflanzen. Wie wir sehen werden, spielt diese Vergesellschaftung mit Pilzen eine zentrale Rolle bei den Orchideen, manchmal durchaus unterschiedlich, abhängig vom Alter, Ernährungszustand oder der Samenbildung.

Mykorrhiza: Symbiose in den Wurzeln

Wie die Mehrheit der Pflanzen bilden Orchideenwurzeln eine Vergesellschaftung mit Bodenpilzen in verschiedenen Organen, bestehend aus Zellen der zwei Partner: die Mykorrhiza (Kasten 1). Betrachten wir nun die von Orchideen gebildeten Formen. Die Orchideenwurzeln sind wenig verzweigt und verdickt, denn sie haben eine Speicherfunktion (Fig. 1a).

Kasten 1 – Was ist eine Mykorrhiza?

Mykorrhizen sind Vergesellschaftungen von Bodenpilzen (myko-) und Pflanzenwurzeln (-rhiza) zum im allgemeinen wechselseitigen Nutzen. Nach der Entdeckung der Mykorrhiza im 19. Jhd. hat man die Bedeutung dieser Entdeckung erst im 20. Jhd. verstanden: mehr als 90 % der Pflanzen haben Mykorrhizen ausgebildet, wodurch ihre Versorgung mit Nährstoffen und ihr ökologischer Erfolg sichergestellt wird. Man weiß es einfach zu wenig: viele Pflanzen sind nicht in der Lage, sich ohne verborgene Partner zu ernähren. Der Pilz, dessen vegetative Hyphen den Boden in der Umgebung durchziehen, übernimmt die Rolle der Stoffaufnahme, die normalerweise den aufnehmenden Wurzelhaaren zukommt. Im Austausch für Wasser und Mineralsalze, die der Pilz bereit stellt, erhält er von der Pflanze in einem größeren Zeitanteil Kohlenhydrate: die Vergesellschaftung dient daher dem gegenseitigen Vorteil (das nennt man Symbiose, Bild 8a). Hervorgegangen aus zwei Partnern, wodurch die Versorgung mit Nährstoffen ermöglicht wird, ist die Mykorrhiza also ein gemischtes Ernährungsorgan.

Man kennt verschiedene Mykorrhiza-Typen, unterschieden einerseits durch die beteiligte Pilzart und andererseits durch die gebildeten Strukturen. Bei bestimmten Pflanzen bleibt der Pilz außerhalb der Wurzel und besiedelt reichlich die Wurzelepidermis, so als ob er eine „Hülle“ um die Wurzel bildet: dieses Phänomen findet man bei unseren einheimischen Waldbäumen. Man nennt dies deshalb Ektomykorrhiza (Ekto-: außerhalb). In anderen Fällen dringt der Pilz direkt in die Wurzelzellen ohne Hüllenbildung ein: dies nennt man Endomykorrhiza (Endo: innen). Man kennt verschiedene Formen von Endomykorrhizen, so auch bei den Orchideen. Letztlich ist die Mehrzahl der Mykorrhiza-Gesellschaften nicht spezifisch: derselbe Pilz kann sich mit verschiedenen Pflanzenarten vergesellschaften, andererseits kann sich eine Pflanze mit verschiedenen Pilzen assoziieren (bis zu mehreren hundert Spezies im Fall der Bäume mit Ektomykorrhizen). Durch die Vergesellschaftung ist mithin ein Myzel-Netz entstanden, das die Pflanzen miteinander verbindet. Wir werden sehen, dass bestimmte Orchideen das Netz nutzen, um Kohlenstoff von den Nachbarpflanzen zu erhalten (Kasten 3).

Sie entstehen auf unterirdischen Stängeln und auf Rhizomen. Die Pilzhyphen besiedeln die Wurzeln vom Boden aus und breiten sich von Zelle zu Zelle aus (Fig. 2). Sie richten sich im Rindenparenchym der Wurzeln ein – jedoch nicht im Zentralzylinder – mitten in der Endodermis, in der die Säfte zirkulieren. Die besiedelten Abschnitte zeigen häufig eine bräunliche Färbung. Die Wurzelspitzen sind heller: dort befinden sich die Endmeristeme, vom Pilz unversehrt, in denen die Zellteilung zur Generierung der Wurzeln stattfindet. In den Wurzelzellen formen die Pilzfäden Anhäufungen, wegen ihrer Form auch Knäuel genannt, weil sie an ein Nest aus Tagliatelle erinnern (Fig. 3). Die Knäuel sind schon seit Beginn des 19. Jhdts. bekannt, es war jedoch REISSEK, der im Jahre 1847 für *Neottia nidus-avis* vorschlug, es könne sich um einen Pilz handeln. Diese Knäuel befinden sich in engem Kontakt mit der Zellmembran (Fig. 4 b), von der sie sich nicht unterscheiden außer durch eine schmale Schicht, die Kohlenhydrate (Zellulose, Pektine etc.) enthält, hervorgegangen aus den beiden Partnern.

Die Besiedlung betrifft manchmal periphere Zellen anderer unterirdischer Organe wie die Tubera oder die Rhizome: z. B. sind die Tubera von *Spiranthes* dicht befallen. Besonders zeigt sich dies bei den Spezies mit unbedeckten Wurzeln, z. B. bei *Corallorhiza* (Fig. 1b). Andererseits ist der Pilz meistens von diesen Organen ausgeschlossen, z. B. in den Tubera der Arten *Orchis*, *Ophrys* und *Platanthera*. Dies läßt sich durch die Gegenwart von fungiciden Substanzen wie das Orchinol (bei *Anacamptis*, früher *Orchis*) und das Hircinol (bei *Himantoglossum hircinum*) erklären. Einige dieser Moleküle sind vielleicht schon vor der Infektion durch den Pilz vorhanden; doch könnte ihre Produktion durch die Anwesenheit des Pilzes gesteigert werden. Dies trifft auf das Orchinol bei *Anacamptis*, früher *Orchis morio* und *A. militaris* zu. Man vermutet, dass ihre Produktion die Entwicklung des Pilzes kontrolliert, aber man weiß nicht, ob es sich um einen allgemeinen Prozeß handelt. Bei *Gastrodia elata* tragen Proteine, die gewöhnlich als Reaktion auf Pathogene gebildet werden (PR-Proteine, von denen Lectine, Chitinasen und 1-3-Glucanasen die Seitenwände der Pilze angreifen können), zu dieser Kontrolle bei. Außerdem gibt es Arten, wie einige *Cephalanthera*-Spezies, deren Wurzeln keine Mykorrhizen bilden: sie sind nämlich Speicherorgane oder nutzen die Nährstoffe des Bodens, während die anderen Wurzeln, lateral und kurz, Mykorrhizen bilden. Die oberirdischen Pflanzenteile, insbesondere Samen vor der Verbreitung, werden niemals besiedelt. Während des Keimungsvorgangs erfolgt die Begegnung mit einem angepassten Partner unterirdisch, wo es wenig Treffer gibt, und ist völlig dem Zufall vorbehalten.

Die Myzel-Knäuel werden allmählich zerstört, manchmal nur wenige Tage, nachdem sie an Ort und Stelle gebracht wurden. Sie verändern sich zu einem braungefärbten Gemenge, das den Zellkern umgibt: die Wurzeln zeigen häufig eine

Aneinanderreihung von beherbergenden, von phagocytierenden und von nicht-besiedelten Zellen (Fig. 4a). Das Phänomen der Phagocytose könnte auf folgende zwei Arten erfolgen:

- Durch Tolypophagie (Knäuelverzehr, gr. Tolýpe = Knäuel) wird die Myzel-Agglomeration Stück für Stück in eine amorphe Masse umgewandelt.
- Durch Ptyophagie (Spuckverzehr, gr. ptyein = spucken), die sehr selten vorkommt: bei einigen Zellen, die weniger dicht besiedelt sind, werden die Hyphen von einer kohlenhydrathaltigen Hülle umgeben, danach aufgelöst und in kleinen Quantitäten resorbiert (man spricht auch von Pinocytose).

Man kennt allerdings nicht den biologischen Sinn dieses Phänomens der Phagocytose, die ja mit der Wiedergewinnung von vorherigen Strukturen verknüpft sein könnte oder mit einer Reaktion, die die Pilzinvasion limitiert. Es ist außerdem auch denkbar, dass sich die Orchidee in diesem Stadium alle oder einige Nährstoffe nutzbar macht, die sie vom Pilz erhält. Die Knäuel tragen also ohne Zweifel zum Stoffaustausch bei; andererseits weiß man nicht, ob sie sich so im Spätstadium bzw. im Juvenilstadium verhalten. Vor ihrem Untergang bieten die Knäuel durch einen sehr engen Kontakt mit der Gastzelle eine sehr große Oberfläche zum Stoffaustausch (Fig. 3+4): genaue cytochemische Studien zeigen, daß die Zellmembranen in diesem Stadium über die notwendigen Proteine verfügen, um Nährstoffe zu resorbieren.

Zum Auskeimen des Samens wird ein Pilz gebraucht

Es ist nicht die Symbiose in einer Mykorrhiza, die die Originalität der Orchideen ausmacht, sondern eine frühzeitige und notwendige Vergesellschaftung mit Pilzen schon beim Auskeimen. Die große Familie der Orchideen ist in dieser Hinsicht von einer bemerkenswerten Homogenität. Die Samenkörner sind tatsächlich sehr klein (das schwarze Pulver, das man aus Vanilleschoten gewinnt, mag dafür ein Beispiel sein: die Länge variiert zwischen 0.05 und 6 mm; am häufigsten findet man Samen im Zehntelmillimeter-Bereich), und mit Gewichten zwischen 0.31 bis 24 Mikrogramm. Obschon diese Eigenschaften die Erzeugung in großer Zahl (bis zu 4 Millionen pro Frucht) begünstigt und ihre Verbreitung durch Wind ermöglicht, gibt es doch ein Problem: der Samen hat fast keine Nährstoffe. Darüber hinaus enthält der Samen auch keinen Embryo (im Gegensatz zu anderen Pflanzen), nur eine einfache Anhäufung von nicht differenzierten Zellen (Fig. 5). Nur die Besiedlung mit einem Pilz ermöglicht das Auskeimen, weil dadurch die notwendigen Nährstoffe bereit gestellt werden. Diese Besonderheit wurde durch den französischen Forscher NOËL BERNARD, der zwischen 1874 und 1911 (Kasten 2) die Anwesenheit eines Myzels in einem auskeimenden Orchideensamen bewiesen hat,

entdeckt: er konnte den Pilz isolieren, ihn wieder einimpfen und anatomische Studien durchführen, die dazu Daten lieferten (Fig. 6). Obschon es möglich ist, bestimmte Orchideenarten ohne Pilz in-vitro in einem stark zuckerhaltigen Milieu zum Keimen zu bringen, so wird in der Natur stets ein Pilz zum Auskeimen benötigt.

Kasten 2 – Notiz von Noël Bernard „Über das Auskeimen von *Neottia nidus-avis*“, veröffentlicht in: Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, Paris 128, 1253-1255 (1899) in Auszügen

»Ich hatte die Gelegenheit gehabt, das Auskeimen von Samen der *Neottia nidus-avis* unter folgenden Umständen zu beobachten: ein Lufttrieb dieser Pflanze, deren Samenkapseln voll mit Samenkörnern waren, befand sich – zweifellos im Herbst letzten Jahres – zufällig, bedeckt mit Erde, unter einer Schicht von abgestorbenen Blättern. Im Frühling keimten die Samen, noch innerhalb der Samenkapseln, in großer Zahl (...). Diese Keimlinge hatten die Form einer Keule¹⁾, an deren äußersten Ende noch das Tegument klebte, das durch das Auskeimen zerrissen worden war (...). Im mikroskopischen Schnitt beobachtet man drei Zellarten:

- (1) in der Mitte Zellen mit dünnen Wänden, die ein Parenchym mit reichlich Stärke bilden;
- (2) einige Zellschichten, fast völlig mit einem dichten Knäuel unterteilter Myzelfäden ausgefüllt
- (3) am äußersten Rand eine Zellschicht ohne Stärke und Myzelfäden.

Ich bin daher zu dem Schluß gekommen, daß Mykorrhizen für die Pflanzen im Stadium des Auskeimens unverzichtbar sind.«

¹⁾ Der entstehende Protocormus, s. Bild 6.

Man kann die Wechselwirkung zwischen Samen und Pilz mittels eines synthetischen Milieus unter Laborbedingungen studieren, indem der Pilz, von dem man annimmt, daß er zur Keimung beiträgt, zur Entwicklung gebracht wird. Für in-situ-Studien vergräbt man den Samen in Nylon-Säckchen, die der Pilz durchwachsen kann, in der Erde: gräbt man die Säckchen nach Verlauf unterschiedlicher Zeiten wieder aus, erhält man die aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien. In unseren Breiten erfolgt die Besiedlung im Frühling bzw. im Sommer. Die Pilzausscheidungen lösen fraglos den Keimungsvorgang aus. Der Pilz dringt im allgemeinen durch den Suspensor nahe bei der Samenschale in den Samen ein und erreicht die undifferenzierten embryonalen Zellen. Drei Szenarien sind nun denkbar:

- Der Pilz kann sich wie ein Parasit verhalten, eindringen und den Samen abtöten.
- Er kann durch den Samen abgewehrt werden.
- In den anderen Fällen vollbringt der Pilz eine eher ausgewogene Besiedlung und löst Wachstum und Zellteilung aus.

Der Embryo wächst und nimmt seine Entwicklung auf. Er formt sich nun zu einem sehr großen Zellverband und wird von einzelligen Haaren bedeckt: der Protocormus (Fig. 7).

Wie in den Wurzeln bildet der Pilz auch in den Zellen des Protokormus Knäuel. In der Folge degeneriert er zu einem undifferenzierten Gebilde. Alle Zellen werden nicht befallen (Fig. 6) und es etabliert sich eine Einteilung in Zonen zwischen den zentralen Regionen, die das Myzel beherbergen, und den peripheren, nicht besiedelten Zonen. Gegenüber dem Suspensor entwickeln die nicht befallenen Zellen ein erstes Meristem, das zum Startpunkt des Stängels (oder des Rhizoms) wird.

Diese Phänomene weisen auf ein Problem hin, das der Frage ähnelt: Wer war zuerst da: Das Huhn oder das Ei? Sind also die Orchideensamen genötigt, eine Symbiose mit Pilzen einzugehen, weil sie so wenig entwickelt sind? Oder bedeutet erst die Symbiose mit dem Pilz die Möglichkeit, den Orchideensamen derart zu reduzieren, weil er ja mit dem Pilz Reservenährstoffe austauschen kann? Ohne Zweifel hat eine lange, gemeinsame Evolution von vielen Orchideengenerationen mit Pilzen schrittweise eine frühe Vergesellschaftung Pilz/Orchidee hervorgebracht und hat dadurch eine Reduktion des Orchideensamens begünstigt: wir sehen also das Ergebnis einer Co-Evolution.

Die Vergesellschaftung im Lauf der Zeit

Der Protokormus entwickelt sich langsam, oft erst in mehreren Jahren, zu einem Keim: die jungen Wurzeln, die sich häufig gleich zu Beginn differenzieren, entwickeln sich aus befallenen Zellen. Also befinden sich der oder die Pilze, die das Auskeimen sicherstellen, in den Mykorrhizen der adulten Pflanzen. In der Tat lösen andererseits die Pilze, die man aus adulten Pflanzen isolieren kann, häufig den Keimvorgang aus. Manchmal allerdings unterscheidet sich der Mykorrhizapilz in der adulten Pflanze von dem Pilz im Protokormus: *Gastrodia elata* (s. u.) keimt in Gegenwart eines Pilzes der Gattung *Mycena* (Helmling), benötigt jedoch *Armillaria* (Hallimasch), um seine Entwicklung weiter fortzusetzen. Desgleichen tauscht *Tipularia discolor* den Partner im Lauf seiner Entwicklung aus: möglicherweise kommen dadurch unterschiedliche Bedürfnisse zum Ausdruck. Es bleibt unklar, ob eine solche Substitution häufig oder ob ein derartiges Persistenzverhalten desselben Pilzes die Normalität darstellt. Mit der Aufnahme der Photosynthesetätigkeit geben bestimmte Orchideenarten sogar ihren Pilz auf: Geophyten wie *Listera ovata* entwickeln ihre Mykorrhiza zurück und Epiphyten (die sich von Staub und Aerosolen ernähren) haben gar keinen Pilz mehr. (Oder: haben sie fast gar nicht).

Bei den Orchideen-Spezies mit Mykorrhiza setzt sich die Pilzbesiedlung im Jahreslauf fort, z. B. bei *Goodyera repens* oder *Neottia nidus-avis* oder erreichen

wechselnd ein Maximum entweder während des vegetativen Wachstums und/oder in der Blühzeit wie bei einigen *Epipactis*- oder *Cephalanthera*-Arten unserer Breiten. Diese Phase des Pilzbefalls wird von einem Abbau der Knäuel gefolgt, während dessen reichlich Reservestärke angehäuft wird. Bei *Galeola septentrionalis* befällt der Pilz (hier: *Armillaria*) in der warmen Jahreszeit die Wurzelzellen, während die Phagozytose ihr Maximum erreicht, wenn die Tagestemperatur unter 15° C fällt, zwischen Herbst und Frühling.

Dagegen lassen andere Pilze, die sich im Inneren von unter- oder oberirdischen Pflanzenteilen (Stängel oder Blätter) der Orchideen befinden, diese Orchideen austreiben, ohne dass sich ein Knäuel bildet oder Zellen befallen werden. Man nennt dies Pilz-Endophyten. Dieses Phänomen findet man häufig bei Pflanzen, auch wenn es wenig bekannt ist; es kommt jedoch sehr unregelmässig vor (außer bei Gramineen, bei denen die Zellgewebe der Blätter häufig von Endophyten, z. B. *Neotyphodium* besiedelt werden, ohne irgendein pathologisches Symptom hervorzurufen).

Bei den Orchideen gehören die beteiligten Pilze zur Klasse der Ascomyceten (Gattung *Xylaria* und *Leptodontidium*...): auch wenn sie sich ihrerseits von den Orchideen ernähren, bleibt ihr Nutzen für die Orchideen unbekannt (Vitaminsynthese, möglicherweise wegen ihrer Toxizität Schutz vor Herbivoren oder ganz einfach Parasitismus ohne besonderes Anzeichen).

Austauschvorgänge mit dem Pilz

Wenden wir uns nun den Austauschvorgängen zu, die in der Mykorrhiza stattfinden. Es gibt paradoxerweise weniger Studien über die adulte Pflanze als über den Protokormus. Wie schon weiter oben ausgeführt, weiß man immer noch nicht, wie die Austauschvorgänge in den Knäueln stattfinden oder wie während der Auflösung der Knäuel der Austausch mit der Pflanze stattfindet.

Ganz am Anfang ist der Pilz ein Lieferant von Wasser und Mineralsalzen, wie in allen Mykorrhizen (Fig. 8a, b). Mit Hilfe des radioaktiven Phosphorisotops ³²P kann man den Transfer dieses Elements über den Pilz in den Protokormus von *Dactylorhiza purpurella* zeigen. Man nutzt dazu ein Kompartiment-System (Fig. 9). Bei adulten Pflanzen von *Goodyera repens* reduziert eine Behandlung mit einem Fungizid, das den Pilz abtötet, den tatsächlichen Gehalt an Phosphor und Stickstoff in der Pflanze: der Pilz stellt somit auch Stickstoff zur Verfügung. Mit diesem letzten Experiment wurde weiter bewiesen, daß der Pilz die Mineralsalze aus einer Entfernung von bis zu 9 cm von der Wurzel entnimmt. In diesen Zusammenhang gehört auch, daß *Platanthera bifolia* und *Epidendrum conopseum* mit Mykorrhiza

mehr Wasser enthalten als die Versuchspflanzen ohne Mykorrhiza, was die Annahme einer Wasserversorgung durch den Pilz nahe legt. Hier stößt man wieder auf die Rolle des Mykorrhiza-Pilzes, die Umgebungserde zu nutzen, was sehr viel wichtiger ist, da das Orchideenwurzelsystem häufig wenig entwickelt ist, wie bereits oben erwähnt wurde.

Bei klassischen Mykorrhizen erhält der Pilz als Gegenleistung die Endprodukte der Photosynthese (Fig. 8a). Eine solche Funktionsweise wird häufig für die vergrünenden, adulten Orchideen angenommen, obwohl der experimentelle Beweis bisher noch nicht erbracht worden ist. Umgekehrt haben die Versuche, nach Markierung der Produkte der Photosynthese mit dem radioaktiven Kohlenstoff-Isotop ^{14}C (bei *Dactylorhiza purpurella* und *Goodyera repens*) es nicht ermöglicht, diesen Kohlenstoff bei den vergesellschafteten Pilzen wieder zu finden. Auch wenn es Fälle gegeben haben mag, bei denen der Pilz Kohlenstoff erhalten hat, so könnte es sein, daß die Mykorrhizen der Orchideen grundsätzlich keinen Zucker an die Pilze liefern (Schema Fig. 8c). Dagegen kennt man aber zwei entgegengesetzte Fälle, bei denen der Pilz Kohlenstoff an die Pflanze liefert: Protokormen und mykoheterotrophe Spezies (Fig. 8c).

Die Protokormen, die noch kein Chlorophyll enthalten, empfangen also den Kohlenstoff vom Pilz. Kompartiment-Systeme, ähnlich denen zur Beweisführung für die Mineralversorgung (Fig. 9), liefern Hinweise auf solche Transporte: die Entwicklung der Pflanze hört auf, wenn man die Einheit des Myzels unterbricht. Die Zuckerarten, die man in synthetischen Medien zum Auskeimen von Orchideen verwendet, sind im Erdboden, in dem sie verhältnismäßig rasch von Bakterien aufgezehrt werden, ziemlich selten. Eine Zuckerart, die sehr häufig in Pilzen vorkommt, die Trehalose (Disaccharid aus zwei Molekülen Glukose), ermöglicht unter in-vitro-Bedingungen das Auskeimen von Orchideen und könnte somit eine der von der Pflanze gebrauchten Verbindungen sein. Ferner nimmt man an, daß der Pilz, ähnlich wie Protokormen, die ohne Pilze kultiviert werden und die die Zufuhr von Wachstumsfaktoren (Vitamine, Hormone) selbst herbeiführen, sich diese Faktoren aus der Umwelt verschafft. (Fig. 8).

Bestimmte adulte Orchideen bleiben ohne Chlorophyll und nehmen den Kohlenstoff vom symbiotischen Pilz auf: Dieses Verhalten bezeichnet man als mykoheterotroph (Kasten 3, Fig. 1). Die Herkunft des Kohlenstoffs vom Pilz wird durch den Gehalt an stabilen Kohlenstoff-Isotopen bewiesen: aus dem Verhältnis von ^{13}C zu ^{12}C lässt sich im Ergebnis die Kohlenstoffquelle bestimmen. Die mykoheterotrophen Pflanzen unterscheiden sich nämlich durch ihr Mengen-Verhältnis an C-Isotopen sehr deutlich von den photosynthese-aktiven Pflanzen, während dieses Mengenverhältnis bei den Pilzen und mykoheterotrophen Pflanzen gleich ist. Dies trifft

insbesondere auf die symbiotischen Pilze, die die Wurzeln besiedeln, zu. Jüngste Studien haben gezeigt, dass andere Orchideen, besonders chlorophyllhaltige und damit photosynthetisch aktive Pflanzen, überdies Kohlenstoff auch vom symbiotischen Pilz erhalten, z. B. *Limodorus abortivus* und einige Spezies von *Epipactis* und *Cephalanthera*. Darin wird berichtet, daß die Mengenverhältnisse zwischen ^{13}C und ^{12}C im Wert zwischen denen der photosynthetisch aktiven und den mykoheterotrophen Orchideen liegt; diese gemischte Versorgung mit Kohlenstoff oder Mixotrophie zeigt auch, dass das übliche Schema der Mykorrhizen sich wahrscheinlich nicht auf die Mykorrhizen der Orchideen anwenden läßt. Diese Mixotrophie erklärt auch, wie bleiche, chlorophylllose und damit photosynthetisch inaktive Orchideen (Fig. 10) in der Natur überleben können: nämlich dank ihres symbiotischen Pilzes. Das ist ohne Zweifel kein Zufall, wachsen doch alle mykoheterotrophen und mixotrophen Orchideen im Wald: der Standort unter Bäumen und wenig Sonnenlicht begünstigt die Pflanzen, die weniger auf die Photosynthese angewiesen sind.

Kasten 3 – Die mykoheterotrophen Orchideen

Es gibt verschiedene, chlorophylllose Pflanzen. Von der Photosynthese ausgeschlossen, müssen sie organisches Material aus der Umgebung beziehen, ganz wie die Tiere. Einige leben parasitisch auf anderen Pflanzen, mit deren Wurzeln sie direkt über die eigenen Saugwurzeln verbunden sind, z. B. *Orobanche*-Arten. Andere zeigen keinen direkten Parasitismus; man nannte sie früher Saprophyten. Da sie heterotroph leben (wegen der fehlenden Photosynthese), und tatsächlich durch ihre Pilze ernährt werden, bezeichnet man sie genauer als „mykoheterotrophe“ Pflanzen. Mykoheterotrophe Spezies gibt es bei verschiedenen Pflanzenfamilien (z.B. bei Monotropaceen und Ericaceen), die Orchideen tragen jedoch mit bis zu einem Drittel zu den 400 bis 600 mykoheterotrophen Spezies bei. Diese Orchideen behalten im adulten Stadium die Ernährungsform des Protocormus bei (Bild 8c). Die Mykoheterotrophie ist bei tropischen Orchideen viel häufiger, wo bestimmte Arten wie *Aphyllorchis*, *Didymoplexis*, *Gastrodia* und *Galeola* nur aus chlorophylllosen Pflanzen bestehen. Man kann noch anfügen, dass zu der Art *Cephalanthera*, in Europa durch chlorophyllhaltige Spezies repräsentiert, auch eine mykoheterotrophe amerikanische Art: *Cephalanthera austiniae* gehört.

Die unterirdische Wurzelanlage ist der wesentlichste Bestandteil der Pflanze, die nur noch aus der Erde hervorkommt, um zu blühen und zu fruktifizieren, dies an einer Stengelspitze ohne Blätter (Bild 1a). Dies erklärt auch die wechselhaften Erscheinungsformen dieser Pflanzen, die nur in den für die Fruktifikation günstigen Jahren blühen, jedoch lange unterirdisch überdauern können. Eine australische Art, *Rhizantella gardneri*, blüht sogar unterirdisch, wobei sie durch Ameisen bestäubt wird. Bei den mykoheterotrophen Pflanzen sind die Wurzeln verkürzt, z. B. bei *Neottia nidus-avis*, manchmal fehlen sie sogar völlig: bei *Corallorhiza trifida* oder *Epipogium aphyllum* sind die Wurzeln zu einem verzweigten Rhizom wie „Äste einer Koralle“ (Bild 1b) reduziert, das von Pilzen besiedelt ist (sog. Mykorrhizom). Für die mykoheterotrophen Pflanzen ist es charakteristisch, dass sie mit sehr spezifischen Partnerpilzen besiedelt sind (z. B. *Russula*-Arten bei *Corallorhiza trifida*), die wiederum sehr häufig mit den Wurzeln der Nachbarbäume vergesellschaftet sind. Letztere sind der Anfang der Kohlenstoffversorgung für die Orchideen (Bild 11).

Die Identität der symbiotischen Orchideenpilze

Die Identifizierung der Pilze ist eine schwierige Aufgabe, die neuerdings durch die Aufklärung der DNS-Struktur erleichtert wird (Kasten 4). Aus einer Orchideenwurzel isoliert man in einem Kulturmedium Myzelien von Pilzen, die zur Gruppe der Basidiomyceten gehören, jedoch häufig keine Sexualorgane zeigen (Fig. 12). Mykologen vergangener Jahrhunderte haben die Meiose, ein Stadium der sexuellen Fortpflanzung, zur Klassifizierung der Pilze benutzt, wodurch eine Differenzierung zwischen Ascomyceten und Basidiomyceten ermöglicht wird. Was nun die Pilze ohne ausgebildete bzw. erkennbare Sexualorgane betrifft, hat man sie künstlich in die Mitte der „fungi imperfecti“ oder Deuteromyceten eingereiht.

Kasten 4 – Wie bestimmt man die Mykorrhizapilze der Orchideen?

Es ist unmöglich, die Pilze allein durch Untersuchung der Hyphen zu bestimmen. Die klassische und immer noch häufig gebrauchte Methode beginnt mit dem Ansatz einer Reinkultur. Man isoliert die Pilze in einem künstlichen Nährmedium, indem man in das Medium ein Wurzelstück einbringt, dessen Oberfläche sterilisiert wurde (es ist übrigens NOËL BERNARD als erstem gelungen, ausgehend von Orchideen solche Isolate zu gewinnen). Die Identifikation gelingt durch Messung der Zeit, in der das Myzel und die Sporen gebildet werden. Unglücklicherweise kann man trotz Sterilisation der Oberfläche unfreiwillig Pilze als Kontaminanten (abhängig von der Bodenbeschaffenheit) züchten oder die Wurzelbildung anregen, ohne dass es zu einer richtigen Mykorrhiza (endophytisch) kommt. Dagegen entwickeln sich die Mykorrhizapilze nicht immer, weil z.B. das Kulturmedium nicht das Passende ist. Zahlreiche Pilze, die seit dem 19. Jhd. isoliert worden sind, werden mittlerweile als Kontaminanten oder Endophyten eingestuft.

In der letzten Zeit haben sich die Techniken der DNS-Analyse, sprich die Methoden der Molekularbiologie, zu einer geschätzten Untersuchungsmethode der Naturwissenschaftler entwickelt, weil sie die Bestimmung von Spezies erlauben, die früher unmöglich gewesen wäre. Man ermittelt die Basensequenz eines Pilz-Gens, also die Abfolge der Basen auf der DNS des betreffenden Gens. Diese Basensequenz vergleicht man mit den Daten, die auf einer Datenbank im Internet gespeichert sind und die die Sequenzen der Gene von verschiedenen, bekannten Pilz-Spezies enthalten. Dieser Abgleich dauert nur Sekunden und enthüllt die sehr nahe verwandten Sequenzen und somit verwandte Arten der unbekanntenen Pilz-Spezies, ja sogar die Pilzart selbst, wenn sie in einer der veröffentlichten Datenbanken präsent ist. Man bedient sich des sehr häufigen Bruchstücks I-ITS, eines Fragmentes der DNS, nicht von einem Gen stammend, und daher verschieden innerhalb der Arten; es ist in der RNS der Ribosomen enthalten (dies sind Organellen in der Zelle, die dort die Proteinsynthese bewerkstelligen). Diese Methode hat aber auch ihre Grenzen: man kann die Kontaminanten auch für die Mykorrhiza-Pilze halten!

Die Zuverlässigkeit der Isoliertechniken oder der Bestimmung über die DNS kann dadurch verbessert werden, dass man ausschließlich Knäuel der Mykorrhiza-Pilze verwendet, die man durch Mikrosektion unter dem Mikroskop isoliert hat: bedauerlicherweise scheitern die Typisierung oder die Kultur dennoch häufig, weil eine ausreichende Menge des Pilzes nicht zur Verfügung steht. Man geht daher das Risiko ein, eine vorhandene Spezies zu übersehen, trotz einer langen und sorgfältigen Arbeit. Dennoch ermöglichen die Methoden der Molekularbiologie eine genauere Bestimmung der Pilzarten; sie ermöglichen darüber hinaus, diese Pilze am Standort der Orchideen aufzuspüren.

Innerhalb dieser Deuteromyceten hat man Gattungen und Spezies geschaffen, die man mehr oder weniger mit denen zu verknüpfen wusste, die auf Grund ihrer Sexualorgane klassifiziert werden konnten. NOËL BERNARD hat ferner Pilze vorgestellt, die er auf *Rhizoctonia* isoliert hat, einer Gattung von Deuteromyceten, durch ihre in Wahrheit wenig zahlreichen morphologischen Kriterien definiert. Später wurde der Name *Rhizoctonia* manchmal automatisch auf symbiotische Pilze der Orchideen übertragen! Andererseits muß man sagen, daß es bei den Spezies große Unterschiede gibt und daß einige dieser Spezies im engeren Sinne für die Mykologen keine *Rhizoctonia* sind! Der Gattungsname *Orchidomyces*, der später von BURGEFF für die symbiotischen Pilzen der Orchideen vergeben wurde, war auch nicht viel informativer.

In den letzten 20 Jahren haben sich die Rhizoctonien etabliert: ihre Position in der Klassifikation der Arten mit Geschlechtsorganen wurde durch mikroskopische Arbeiten (Zahl der Zellkerne in der Zelle, Porenstruktur zur Sicherstellung der interzellulären Austauschs) und durch Studien zur DNS-Struktur (Kasten 4) aufgeklärt. Diese Arbeiten erlauben auf einmal, die Rhizoctonien zu unterteilen und ihre Verbindungen zu Gattungen mit geschlechtlichen Formen, die dieselben mikroskopischen oder genetischen Charakteristika aufweisen, darzustellen. Hier der aktuelle Stand der Dinge für die Rhizoctonien, die an der Symbiose mit Orchideen beteiligt sind:

**Unterabteilung
der Rhizoctonien**

(Gattungsname
der ungeschlechtlichen Form)

Epulorhiza
Ceratorhiza
Moniliopsis

**Geschlechtliche,
korrespondierende Gattungen**

(Gattungsname
der geschlechtlichen Form)

Sebacina und Tulasnella
Ceratobasidium
Thanatephorus

Diese geschlechtlichen Formen sind in der großen, wissenschaftlichen Öffentlichkeit wenig bekannte Basidiomyceten. Man konnte sie in-vitro bei einigen Mykologen erhalten, wie z. B. in den 70er Jahren bei dem australischen Forscher WARCUP; sie täuschen rudimentäre Formen vor, in Hüllen von wenig definierter Morphologie (Fig. 11b). Aus diesem Grund sind die Mykologen selbst oft wenig daran interessiert, obwohl es sich manchmal um weit verbreitete Spezies handelt.

Doch hat man überdies in einigen Orchideen (dank vor allem der DNS) andere, der wissenschaftlichen Öffentlichkeit besser bekannte Basidiomyceten gefunden; ihre Fruchtkörper (Karpophore) sind größer und besser definiert. Manchmal handelt es

sich sogar um Lamellenpilze. Diese werden vor allem bei mykoheterotrophen Spezies gefunden: *Corallorhiza trifida* und *Cephalanthera austini* sind vergesellschaftet mit der Gattung *Thelephora*; *Cephalanthera austini*, *Corallorhiza maculata* und *Corallorhiza mertensiana* sind mit *Russula*-Arten vergesellschaftet; *Armillaria*-Arten leben in Symbiose mit Orchideen der Arten *Gastrodia* und *Galeola*. Die mixotrophen Orchideen der Gattung *Epipactis* und *Cephalanthera* liefern überdies Gemeinschaften mit gut bekannten Arten wie *Russula*, *Cortinaria* und *Inocybe*, und unerwarteterweise verschiedenen Ascomyceten wie *Helotia*, *Peziza*, darunter wahrhaftig die Trüffel! Zahlreiche Ascomyceten waren aus Orchideen isoliert worden, jedoch blieb die Kenntnis über ihre wahrhaftige Beteiligung an Mykorrhizen bzw. ihr endophytische Lebensweise recht ungenau; es wurde bewiesen, daß Trüffel bei *Epipactis microphylla* tatsächlich intrazelluläre Knäuel bilden (Fig. 4).

Man spricht häufig von der Spezifität der Orchideen, will sagen, der Selektivität bei der Auswahl der symbiotischen Pilze. Insbesondere scheinen die mykoheterotrophen Spezies besonders spezifisch zu sein, indem sie nur eine (seltener zwei) Pilzgattungen aufnehmen. Die chlorophyllhaltigen Arten können sich auch spezifisch verhalten (alle Arten der Gattung *Caladenia* sind mit Spezies der Gattung *Sebacina* vergesellschaftet; innerhalb der amerikanischen Orchideen sind die Arten *Goodyera pubescens* und *Liparis liliiflora* mit wenig verbreiteten Unterarten der Gattung *Tulasnella* vergesellschaftet). Andererseits sind andere chlorophyllhaltige Orchideen weniger spezifisch: Bei *Dactylorhiza majalis* werden die Knäuel durch *Tulasnella* und durch eine mit *Laccaria* verwandte Pilzfamilie gebildet; *Cephalanthera*- und *Epipactis*-Arten nehmen anscheinend eine große Vielfalt an Pilzpartnern auf. Schließlich nimmt manchmal die Spezifität auch im Lauf der Entwicklung ab: *Tipularia discolor* nimmt keinen Pilzpartner in seinen Protokormus auf, zeigt in adultem Stadium aber eine größere Diversität bei der Auswahl der Pilzpartner.

Die Ökologie der symbiotischen Orchideen-Pilze

Obwohl sich einige der vergesellschafteten Pilze identifizieren ließen, blieb die tatsächliche Ökologie zahlreicher vergesellschafteter Orchideen-Pilze wenig bekannt. Die Spezies, die von klassischen Autoren den *Rhizoctoniae* zugeordnet werden, sind die häufigsten Saprophyten (sie leben auf toter, organischer Materie), oder sogar Parasiten auf anderen Pflanzen, wie z. B. vielfach *Thanatephorus*. Alle diese Spezies können dank diverser enzymatischer Aktivitäten (Hydrolasen und Oxidasen), entweder im Boden oder auf der befallenen Pflanze, komplexe Kohlenstoffverbindungen wie Cellulose, ja sogar Lignin aufnehmen. Ihr in-vitro-Wachstum auf Polysacchariden wie z. B. Stärke bestätigt dies. Eine solche Fähigkeit könnte auch die Ursache dafür sein, daß die Protokormen von einigen Spezies sich häufig auf totem Holz entwickeln, auf

dem die Rhizoctonien ihren Kohlenstoffbedarf decken können. Dreifachbeziehungen hat man für den Fall der epiphytischen Orchideen, die auf Polyporaceen parasitieren, vorgeschlagen. Die Polyporaceen ihrerseits parasitieren nämlich auf holzhaltigen Pflanzen; doch dafür fehlt noch jeder physiologische Beweis.

Bei den mykoheterotrophen und bei den mixotrophen Orchideen entsprechen die weiter oben beschriebenen unüblichen symbiotischen Pilze ohne Zweifel den symbiotischen Partnern, die zur Bereitstellung bedeutenderer Kohlenstoffmengen befähigt sind, wie es für den adulten Zustand erforderlich ist. Es handelt sich manchmal um Parasiten (*Armillaria*) oder um Saprophyten, doch in den meisten Fällen handelt es sich um Pilze, die mit den Bäumen der Umgebung Ektomykorrhizen (s. Kasten 1) bilden: im allgemeinen handelt es sich um *Russula*-, *Thelephora*- und *Cortinaria*-Arten und andere Trüffel, Ektomykorrhiza-Pilze der Waldbäume, unter denen die Orchideen austreiben. Sie bilden in den Orchideen Endomykorrhizen, auf den Bäumen Ektomykorrhizen. Man nimmt an, daß diese Bäume tatsächlich die letztendliche Kohlenstoffquelle sowohl für die Pilze als auch für die Orchideen sind, die man deswegen auch als indirekte Parasiten (Epiparasiten) ansehen könnte. Ohne Zweifel stellen diese Bäume eine konstantere und sicherere Kohlenstoffquelle als saprophytische oder parasitäre Pilze dar. Man hat ferner die Existenz von Brücken, durch Pilze zwischen benachbarten Bäumen errichtet, auf genetischem Wege bei *Neottia*, die mit einer bestimmten Art von *Sebacina* vergesellschaftet ist und die ihrerseits Ektomykorrhizen bildet (Fig 12b), nachgewiesen: Methoden zur Identifizierung von Individuen durch DNS-Analyse haben gezeigt, daß die gleichen Pilzindividuen sowohl die Orchideenwurzeln als auch die Wurzeln benachbarter Bäume besiedeln. Bei *Corallorhiza bifida* konnte der Übergang von Stoffen der Photosynthese der Bäume auf die Orchidee nach einer radioaktiven Markierung mit ¹⁴C der Säfte bei den untersuchten Bäumen (Weide und Birke) direkt gezeigt werden.

Orchidee und Pilz, eine Symbiose?

Die Vielfalt der Orchideenpartner und deren unterschiedliche Ökologie sind Faktoren der Anpassung an die Umgebung der verschiedenen Spezies, was ihnen erlaubt, eigene Überlebensstrategien wie die Mixo- oder die Heterotrophie zu entwickeln. Ohne Zweifel ist die in der Evolution entwickelte Formbarkeit bei der Entstehung der Mykorrhizengesellschaft einer der Faktoren, die bei den zahlreichen Erfolgen und der ökologischen Vielfalt in der Orchideenfamilie eine wesentliche Rolle gespielt haben. Die Gewinnung von Erkenntnissen über diese Symbiosen ist zur Zeit Ziel zahlreicher Forschungsarbeiten, obwohl die Tropenzone noch sehr wenig erforscht bleibt. Dieses Kenntnis ist Voraussetzung für alle Aktionen der Art-erhaltung, nicht nur ex-situ (Das Auskeimen des Samens benötigt den Pilz),

sondern auch in-situ, denn die Bewahrung einer Orchideenart folgt durch Bewahrung der Pilze und ihrer Lebensbedingungen.

Aus biologischer Sicht kann man sich fragen, ob die Mykorrhizengesellschaft wirklich für den Pilz von Nutzen ist, der niemals Kohlenstoff erhält (Fig. 8b, c). Oder dient die Vergesellschaftung dem beiderseitigen Vorteil? Tatsächlich wäre man versucht zu sagen, daß die Orchideen einen veritablen Parasitismus zu Lasten der Pilze betreiben, insbesondere im Fall der Mykoheterotrophie. LEWIS hat formuliert, die Vergesellschaftung sei ein wahres „Schlachtfeld“, wobei er sich zum einen auf die Aufzehrung des Pilzes durch die Orchidee und zum anderen auf das Eindringen des Pilzes in den Samen, dessen Parasitierung und Verzehr, stützt. Die Verfügbarkeit bei Nährstoffen für die zwei Partner scheint eine Rolle im Gleichgewicht der Mykorrhiza zu spielen: bei in vitro Kulturen von *Anacamptis morio* (= *Orchis morio*) führte ein Überangebot von Stickstoff zum Zurückdrängen des Pilzes, während ein Unterangebot von Kohlenstoff zu einem Parasitismus wie an den Pflanzenwurzeln führte.

In der Tat unterbindet der Pilz möglicherweise die Wechselwirkung der Wachstumsfaktoren, die für ihn äußerst notwendig und „wohl ein Opfer wert sind“. Überdies haben einige Autoren festgestellt, daß bei der Mykoheterotrophie, bei der Pilzkohlenstoff genutzt wird (Fig. 8 c), der Pilz reichlicher Ektomykorrhizen auf den Wurzeln der unmittelbar benachbarten Bäume bildet als es bei lokaler Reizung durch die Orchidee passiert. Man ist mithin noch weit vom Verständnis der Wirkungen auf den Pilz entfernt: einerseits hat man eine detaillierte Beschreibung der Funktionsweise und der Vielzahl der Vergesellschaftungen Orchidee – Pilz, andererseits bleibt die Frage nach dem Nutzen, den der Pilz daraus zieht, offen. Dies ist eine der größten Herausforderungen an Forscher der nächsten Jahre.



Abb. 1a

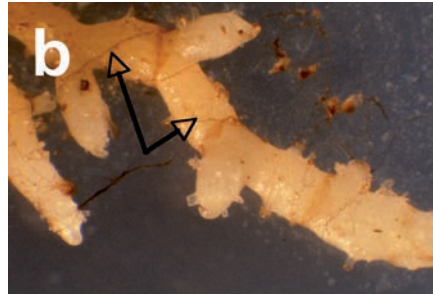


Abb. 1b

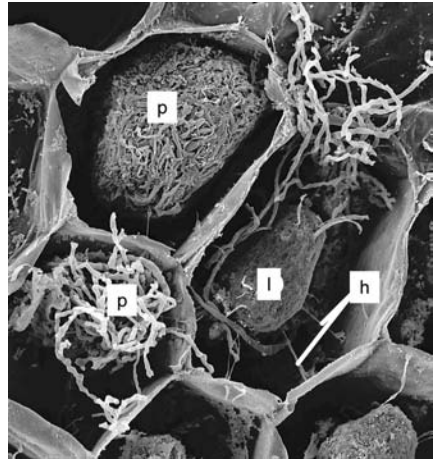


Abb. 2

Abb. 1: Mykoheterotrophe Orchideen

(a) *Neottia nidus-avis* (siehe Bild 11).

Foto: M.-A. Selosse

(b) Rhizom von *Corallorhiza trifida*, ohne Bewurzelung; auf der Oberfläche sind die feinen, schwarzen Fäden der Pilz-Mykorrhiza (Pfeil) gut zu sehen. Der Strich entspricht 0,5 cm.

Foto: H. N. Rasmussen

Abb. 2: Mykorrhiza von *Epipactis albensis*

mit Pilzknäueln (p), einige im Stadium der Auflösung (l) und mit zellverbindenden Fäden (h). Strich: 20 µm.

Foto: T. Malinova.

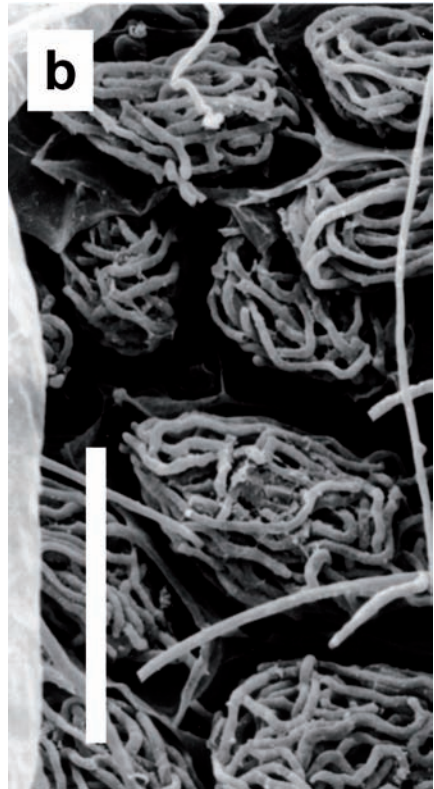


Abb. 3

Abb. 3: Orchideen-Mykorrhiza, die Knäuel

(a) Intrazelluläre Knäuel von zerstörten Wurzelzellen bei *Cephalanthera longifolia*.

Strich: 50 µm.

Foto: Ü. Püttsepp.

(b) Knäuel in einer Zelle von *Anacamptis (Orchis) morio* in elektronenmikroskopischer Aufnahme; Strich: 100 µm.

Foto: Beyrle u. Mitarb. (mit Genehmigung des Canadian. Journ. of Botany 73, S. 1128).

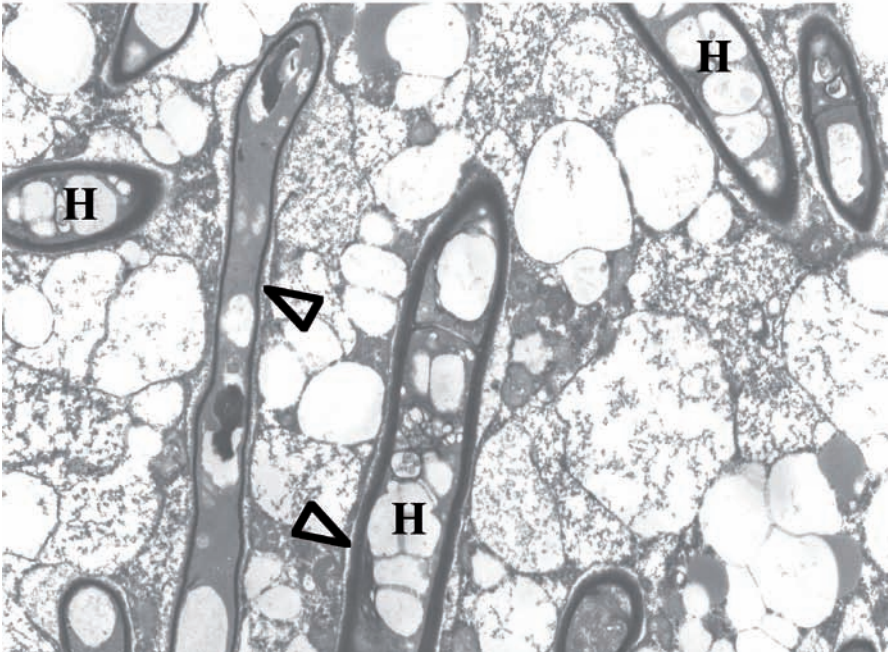
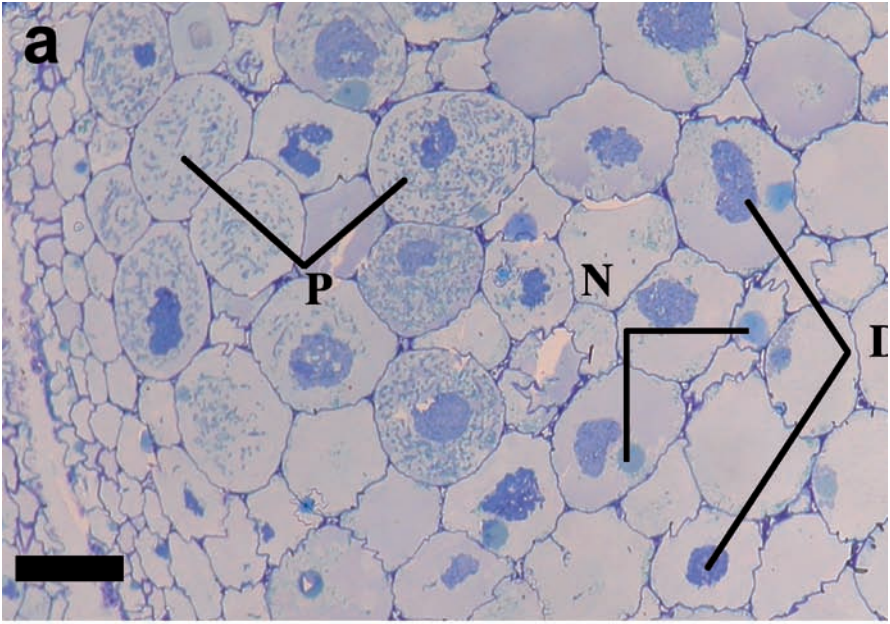


Abb. 4



Abb. 5



Abb. 6

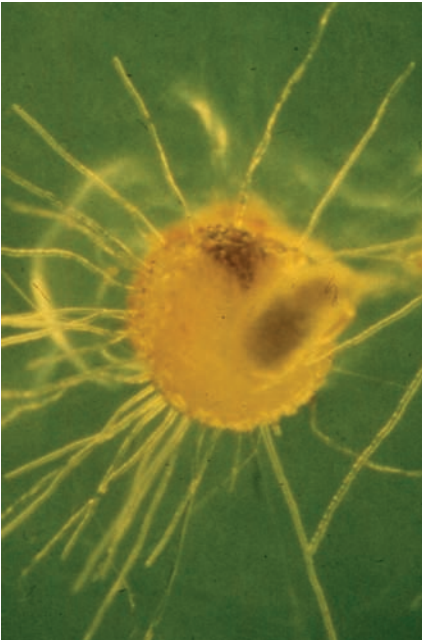


Abb. 7

Abb. 4: Orchideenmykorrhiza

Struktur und Auflösung der Knäuel bei *Epipactis microphylla* (in diesem Fall ist der die Zelle besiedelnde Pilz eine Trüffelart)

(a) Leere Zellen existieren neben anderen Zellen, die entweder ein lebendes Knäuel (P) oder ein verdautes Knäuel (D) enthalten; sie erscheinen mithin in Form eines Haufens. Bestimmte Zellen enthalten ein junges Knäuel und die Reste der Auflösung des Vorgängerknäuels (PD).

N: Zellkern der Orchideenzelle: Strich: 20 µm.

(b) Im Zustand des lebenden Knäuels sind die Pilzhypen (H) zunächst von einer schwarzen Wand, sodann von der Plasmamembran der Orchideenzelle umgeben (s. Pfeil). Größe: 2 µm (Elektronenmikroskop).

Foto: M.-A. Selosse, A. Faccio u. P. Bonfante.

Abb. 5. Orchideensamen

durch die abgestorbenen Tegumentzellen hindurch erkennt man die hellgelben und kugelförmigen Haufen von Embryonalzellen. Der Embryo ist noch nicht differenziert. Größe: 0,1 mm.

Foto: H. Legrange.

Abb. 6. Protocormus von *Epipactis albensis*

Alter: 2 Jahre. Eine Skala im mm-Maßstab wurde zu Grunde gelegt. Noch ohne Chlorophyll und ohne ein richtiges Sproßorgan wird der Keimling von einem Pilz, der ihn besiedelt hat, ernährt (die beigefarbenen Stellen).

Die weißen Partien sind Zellen, in denen durch Zellteilung die Vermehrung stattfindet.

Foto: T. Malinova.

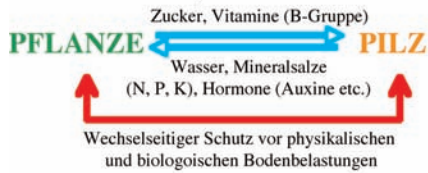
Abb. 7. Protocormus einer Orchidee

durch Auskeimen aus einem Samen entstanden. Der kugelförmige Organismus hat in diesem Stadium weder Sproßorgan noch Wurzel; die sichtbaren Fäden sind einzellige Haare.

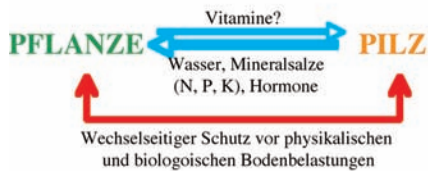
Größe: 1 mm.

Foto: H. Lagrange.

A - Klassische Mykorrhizza



B - Grüne Orchidee



C - Protocorm und mykoheterotrophe Arten

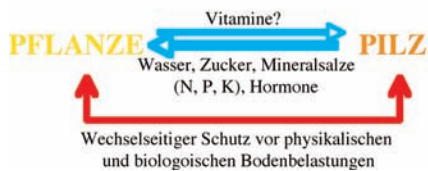


Abb. 8

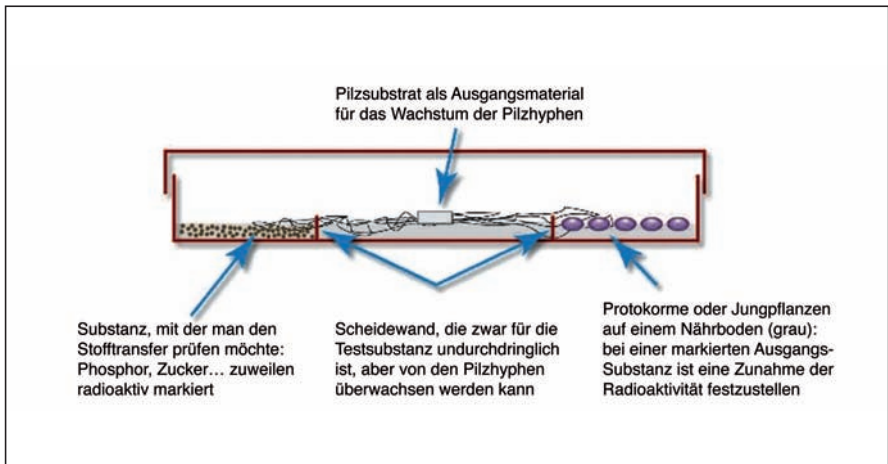


Abb. 9



Abb. 10

Abb.10: Cephalanthera damasonium

ist zwar eine chlorophyllhaltige Art, jedoch in einigen Populationen überleben weiße Individuen (ohne Chlorophyll und damit mykoheterotroph), z. B. hier in Boigneville (Essonne), dank der Kohlenstofflieferung durch den Wurzelpilz.

Foto: P. Pernot.

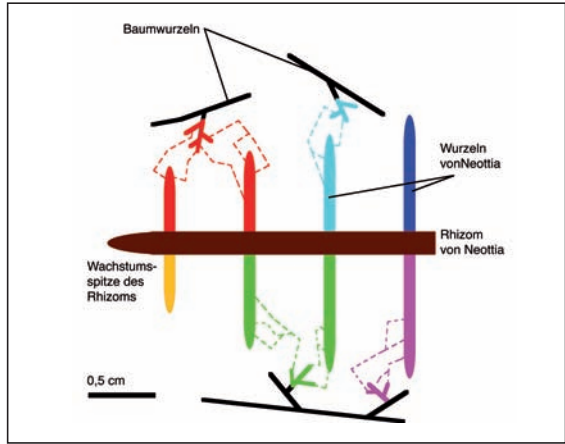


Abb. 11

Abb 11: Schema der Verbindungen zwischen Neottia nidus-avis und den Baumwurzeln.

Die verschiedenen Pilz-Arten, die alle zur Gattung *Sebacina* gehören, werden durch verschiedene Farben dargestellt. Unterschiedliche Wurzeln der *Neottia* beherbergen verschiedene Pilz-Individuen, die sie sich mit den Wurzeln der die *Neottia* umgebenden Bäume teilen. Die punktierten Linien weisen auf die Myzelfasern der Pilzart hin, die die Baumwurzeln mit den Wurzeln der *Neottia* verbinden: durch diesen Umweg leitet die Orchidee ihre Kohlenstoffversorgung von den Bäumen ab.

Schema: M.-A. Selosse.

Abb. 8: Stoffaustausch zwischen den Orchideen und ihren Partnerpilzen

- (a) Wechselseitiger Stoffaustausch bei einer klassischen Mykorrhiza.
- (b) Wahrscheinlicher Stoffaustausch innerhalb der Wurzeln chlorophyllhaltiger Orchideen.
- (c) Stoffaustausch zwischen Protocormen und bestimmten mykoheterotrophen und mixotrophen Orchideen, die den Pilz-Kohlenstoff nutzen.

Abb. 9: Laborausstattung zur Demonstration der Stoffübertragung vom Pilz auf die Orchidee.

Nährstoff und Pilzcormus befinden sich in zwei getrennten Bereichen, sie sind nur durch das Pilzmyzel miteinander verbunden.

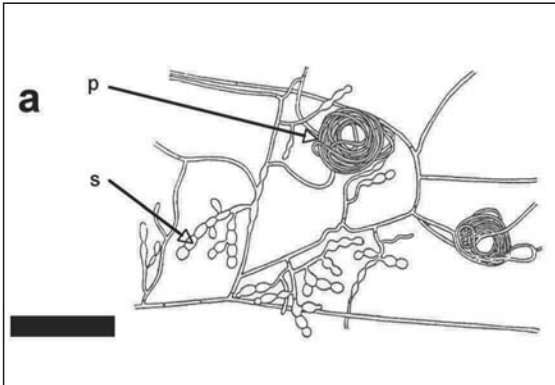


Abb. 12

Abb. 12: Mykorrhizapilze der Orchideen

(a) Sexuell nicht differenziertes Myzel von *Tulasnella sp.* in Zellkultur: P: Myzelknäuel (hier entstanden in Abwesenheit von jeglicher Wirtszelle); S: Kette von asexuellen Sporen. Strich 0,1 mm.

Darstellung von N. Bernard.

(b) Sporenapparat (geschlechtliches Stadium) bei einer *Sebacina*-Species: die meiotischen Sporen (geschlechtlich differenziert) werden unter einer blaß-gelben, 1 mm dicken Schicht gebildet, die die Bodenoberfläche und die ersten Triebe bedeckt. Strich: 0,5 cm.

Foto: M.-A. Selosse.

Die Autoren bedanken sich bei den Herstellern der Klischees und bei A. und C. SELOSSE für die sorgfältige Lekturierung dieses Artikels.

Der besondere Dank der Autoren und des Herausgebers gilt Herrn DR. FOLKER WILLERS für die Übertragung des französischen Textes ins Deutsche.

Frau ANNEGRET KOHLER (UMR INRA/Université Henri Poincaré 1136, Interactions Arbres/Micro-organismes, F-54280 Champenoux,) hat das Lektorat der deutschen Übersetzung besorgt, auch ihr gilt unser besonderer Dank.

Literatur:

BERNARD, N. (1899): Sur la germination du *Neottia nidus-avis*. Compte Rendu Hebdomadaire des Séances de l'Académie des Sciences, Paris 128, 1253-1255.

BOURNERIAS M. & D. PRAT (2005), Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg. 2ème ed., Ed. Parthénope.

BURGEFF, H. (1959): Mycorrhiza of orchids. In WITHNER, C.L. (ed.), The orchids: A scientific survey. New York, USA: Ronald Press. 301, 361-395.

WARCUP, J. H. (1988): Mycorrhizal associations of isolates of *Sebacina vermifera*. New Phytologist, 110, 227-231.

Anschriften der Verfasser:

Prof. Marc-André Selosse
CEFE-CNRS, UMR 5175, Equipe Interactions Biotiques
1919 Route de Mende, F-34293 Montpellier cedex 5

J.-C. Guillaumin
chemin Roussilles, Jussat, F- 63450 Chanonat

Thilo Irmisch (1816 – 1879) und sein Beitrag für die Erforschung der Gattung *Epipactis* ZINN in Deutschland

JÜRGEN REINHARDT

Zusammenfassung

Der nordthüringische Botaniker THILO IRMISCH (1816 – 1879) hat sehr intensiv die Gattung *Epipactis* RICH. auf dem Eichsfeld und der näheren Umgebung von Sondershausen erforscht. Unter Berücksichtigung der teilweise sehr variablen Taxa, ist es ihm auf der Basis morphologischer Kennzeichen gelungen (IRMISCH 1842, 1847, 1853), einen arbeitsfähigen Artenschlüssel zu erstellen, der für diese Zeit in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts bereits als fortschrittlich angesehen werden muss und vielfältige Grundzüge der modernen Artenschlüssel erkennen lässt.

Als Grundlage für die Beschreibung der *Epipactis latifolia* c. *viridiflora* IRMISCH dient die Diagnose von REICHENBACHS (1834) *Epipactis viridiflora* (*Serap.*) HOFFM.. Die zwischen den Diagnosen von REICHENBACH (l.c.) und HOFFMANN (1804) bestehenden Differenzen lassen uns schlussfolgern, dass es sich um zwei verschiedene Pflanzentypen handelt, so dass BAUMANN & KÜNKELE (1999) das Epitheton von HOFFMANN (l.c.) auf die rezente *Epipactis purpurata* SM. beziehen, weil KROCKER (1814), unter Berücksichtigung der Diagnose von HOFFMANN (l.c.), diese Pflanze in den Artstatus gehoben hat. *Epipactis latifolia* c. *viridiflora* IRMISCH ist ein Taxon, das heute die *E. leptochila* s. l. und fakultativ *allogame Epipactis* (TAUSCH 1992) umfasst.

Die *Epipactis atrorubens*, *E. microphylla* und *E. purpurata* im heutigen Sinn betrachtet IRMISCH auf der Grundlage morphologischer Untersuchungsergebnisse noch als Varietäten von der *E. helleborine* s. l. Die Botaniker aus der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts unterschieden nicht zwischen autogamen und allogamen Arten in dieser Gattung. Bestäubungsverhältnisse spielten für taxonomische Betrachtungen keine Rolle. Vermutlich hängt das mit der damals verbreiteten Auffassung zusammen, dass die Morphologie eines Typus nach vollkommener Merkmalsausprägung strebt. Die oftmals bei den Varietäten *latifolia/viridiflora* beobachteten monströsen Blüten gelten als unvollkommene Ausbildungen.

Die wissenschaftlichen Leistungen von IRMISCH (1842, 1847) werden von REICHENBACH f. (1851) in seinem Hauptwerk über die europäischen Orchideen bei der Erarbeitung des *Epipactis*- Artenschlüssels berücksichtigt. Da diese Arbeit für die nachfolgenden Florenwerke richtungswesend gewesen ist, werden damit auch die Leistungen von IRMISCH gewürdigt.

Summary

The North Thuringian botanist THILO IRMISCH (1816 - 1879) has investigated very intensively the genus *Epipactis* RICH. on the Eichsfeld and in the vicinity of the seat of power Sondershausen. He managed to create a fit for work determination key on the basis of morphological characters (IRMISCH 1842, 1847, 1853) considering of the very variable taxa partly, which have to be regarded as progressive at the time in the first half of 19th century, and it shows manifold features of a modern determination key.

As basis for the description of *Epipactis latifolia* c. *viridiflora* IRMISCH serves REICHENBACH's diagnosis (1834) of *Epipactis viridiflora* (*Serap.*) HOFFM. The consisting differences between the diagnoses in REICHENBACH (l.c.) and HOFFMANN (1804) let us conclude that it concerns two different type of plants. BAUMANN & KÜNKELE (1999) relate the epithet of HOFFMANN (l.c.) to the recent *Epipactis purpurata* SM., because KROCKER (1814) has risen the plant on the species level considering of the diagnosis of HOFFMANN (l.c.). *E. latifolia* c. *viridiflora* IRMISCH is a taxon presenting *E. leptochila* s. l. and/or *facultative allogamous Epipactis* (TAUSCH 1992) today.

IRMISCH considered still *Epipactis atrorubens*, *E. microphylla*, and *E. purpurata* in today's sense as varieties of *E. helleborine* s. l. on the basis of morphological results. The botanists in the first half of 19th century did not differ between autogamous and allogamous species in this genus. Pollination relationships did not play a role in taxonomic viewings. Probably, it has to do with the interpretation at the time that the morphology of a type strives for perfect character expression. The very often observed monstrosity (deformed flowers and gynostegiums) in the varieties *latifolia/viridiflora* are considered to be imperfect differentiation. REICHENBACH f. (1851) takes into account in his main work on the European orchids the scientific performances of IRMISCH (1842, 1847) in the establishment for his own *Epipactis* determination key. This main work has been a directive book for future floras, and he appreciated the performance of IRMISCH in order that.

1. Einige Daten zur Persönlichkeit von Thilo Irmisch (nach MAY & KÖHLER 2002)

Johann Friedrich Thilo Irmisch (Abb. 1) wurde am 4. Januar 1816 in Sondershausen geboren. Der Vater Johann Friedrich Irmisch (1783 – 1864) war ehemaliger Fürstlicher Jäger und zur Zeit der Geburt seines Sohnes als Förster der Herren von Hopffgarten in Schlotheim angestellt. Die Mutter Antoinette Marianna Dorothea (1794 – 1834) war Tochter des damaligen Sondershäuser Forstrates Johann Christoph Anton Freytag (1768 – 1827). Aus der Ehe gingen weitere vier Kinder hervor, darunter ein totgeborener Sohn. T. Irmisch verbrachte seine Kindheit in Schlotheim und ging auch dort zur Schule.

Ab Ostern 1829 lernte Thilo Irmisch im neu gegründeten Sondershäuser Gymnasium. Er war ein fleißiger Schüler und beschäftigte sich bereits damals mit der heimischen Flora. Am 29. März 1836 verließ er das Gymnasium mit dem Prädikat „unbedingte Reife“, um in Halle ein Studium aufzunehmen. Zunächst studierte er Philosophie und Theologie und wandte sich ab dem 7. Semester überwiegend den Naturwissenschaften zu. Seine Lehrer in den Naturwissenschaften waren der Botaniker Prof. Dietrich Franz Leonhard v. Schlechtendal (1794 – 1866), der Zoologe Hermann Burmeister (1807 – 1892) und der Mineraloge Ernst Friedrich Germer (1786 – 1853).

Nach dem Ablauf seiner Studienzeit nahm Thilo Irmisch 1839 eine Stellung als Hauslehrer bei der Familie Felber in Teistungenburg bei Duderstadt an. Das von großen Wäldern und herrlicher Natur umgebene Gut der Familie Felber förderte sein botanisches Interesse, und er berichtete von umfangreichen Exkursionen in die nähere und weitere Umgebung seines Wohnortes. Von der u. a. intensiven Beschäftigung mit der Gattung *Epipactis* ZINN (z. Z. IRMISCHS noch *Epipactis* RICH.) und anderen Orchideenarten zeugen die vorhandenen Herbarbelege im Herbarium Haussknecht (JE) an der Friedrich Schiller Universität Jena. Auf den Etiketten der Exsikkata sind Orts- und Flurnamen aus der Umgebung des Gutes

Teistungenburg aus dieser Zeit erhalten geblieben. Hier wurde vermutlich bereits die Grundlage für seine Systematik der Gattung *Epipactis* geschaffen.

Ende September 1844 zog Thilo Irmisch nach Sondershausen um, um als Hilfslehrer ohne Gehalt am dortigen Gymnasium tätig zu sein. Am 16. Mai 1845 wurde seine Weiterverwendung vom Geheimrats-Collegium „unter Inaussichtstellung einer Gratifikation“ genehmigt. Die feste Anstellung erhielt er als „Collaborator“ („Mitarbeiter“) am 8. September 1846. Er unterrichtete „Naturbeschreibung“ (unter Einschluss von Botanik und Zoologie), Latein, Griechisch, Deutsch und Religion.

Thilo Irmisch heiratete am 12. Juni 1851 die aus Arnstadt stammende Mathilde Christiane Charlotte Auleb (17.02.1827 – 07.06.1897). Aus dieser Ehe gingen zwei Töchter hervor.

Neben der Lehrtätigkeit erarbeitete und publizierte Thilo Irmisch sehr viele Artikel. 1846 erschien im Verlag von Friedrich August Eupel seine erste, das Kyffhäusergebirge einschließende Lokalfloora mit dem Titel: „Systematisches Verzeichnis der in dem unterherrschaftlichen Teile der schwarzburgischen Fürstentümer wild wachsenden phanerogamischen Pflanzen mit Angabe der wichtigsten Kulturgewächse“. Darin sind 1023 Arten in 436 Familien der heimischen Blütenpflanzen enthalten.

Am 19. Oktober 1852 ernannte der Fürst den Collaborator Irmisch zum Oberlehrer und am 30. Juli 1855 den Oberlehrer zum Professor. 1857 verlieh ihm die mecklenburgische Landesuniversität zu Rostock die Würde eines Doktors der Philosophie und Magisters der freien Künste. Der Rostocker Professor der Naturgeschichte Johann Roeper (1801 – 1885) würdigte durch diese Ehrenpromotion besonders den Morphologen Irmisch, denn in der Zwischenzeit wurden mehrere bedeutsame Publikationen von ihm zur Pflanzenmorphologie veröffentlicht. Einige dieser Veröffentlichungen sollen hier genannt werden, u. a. die in der Zeitschrift „Flora“ erschienenen Artikel, wie z. B.: Morphologie der monokotylen Knollen- und Zwiebelgewächse (1850), Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen (1853) (Abb. 2), Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen (1854), Beiträge zur Morphologie der monokotylen Gewächse (1860 – 1863).

Thilo Irmisch war ein sehr bescheidener und friedlicher Mann. Diese Bescheidenheit konnte die große Anerkennung seiner Leistungen nicht verhindern. Er wurde Ehrenmitglied des Landwirtschaftlichen Vereins Sondershausen, des Naturwissenschaftlichen Vereins der bayrischen Pfalz sowie der Philomatischen Societät zu Straßburg i. E.; Irmisch war wirkliches Mitglied des Vereins für

deutsche Geschichts- und Altertumskunde in Sondershausen, der Königlich Bayrischen Gesellschaft in Regensburg, des Naturwissenschaftlichen Vereins in Halle für Thüringen und Sachsen, Der Naturforschenden Gesellschaft in Halle/S., der Physikalisch-medicinischen Societät in Erlangen, des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg in Berlin, der Großherzoglich Sächsischen Gesellschaft für Mineralogie, Geologie und Petrefactologie in Jena, des Naturwissenschaftlichen Vereins in Bremen, der Kaiserlichen Societät für Naturwissenschaften in Cherbourg und der Botanical Society of Edinburgh.

Von Thilo Irmisch existierte eine Sammlung von ca. 420 Briefen, die aus einem Briefwechsel mit 44 Botanikern (u. a. Schlechtendal, Hofmeister, Kerner, Braun, Griesebach, Ilse, Hampe, Haussknecht, Treviranus, Wallroth) stammen. Leider ist diese Sammlung zur Zeit verschollen. (BARTHEL & PUSCH 2005). Hieraus wird ebenso ersichtlich, welchen Bekanntheitsgrad T. Irmisch schon zu Lebzeiten gehabt hat.

Der Entdecker des Generationswechsels bei den Moos-, Farn- und Samenpflanzen, Wilhelm Hofmeister (1824 – 1877), profitierte in diesem Zusammenhang ebenfalls aus der Zusammenarbeit mit T. Irmisch. LENK (1999) erwähnt dazu folgenden Sachverhalt: „THILO IRMISCH hat einen großen Anteil an der Entdeckung des Generationswechsels der Moose und Farnpflanzen. WILHELM HOFMEISTER – später als Entdecker des Generationswechsels der Moose und Farne und des „versteckten“ Generationswechsels der Samenpflanzen berühmt geworden – wurde bei einem Besuch seines Freundes THILO IRMISCH in Sondershausen auf die Vorkeime (Prothallien) von Farnpflanzen aufmerksam gemacht, die am östlichen Frauenberghang zu finden waren. Auf diese Weise wissenschaftlich angeregt, wurde HOFMEISTER nach umfangreichen Forschungen (und häufigem Briefwechsel mit IRMISCH) in die Lage versetzt, die Verwandtschaft der Moos-, Farn- und Samenpflanzen anhand der Generationswechsel eindeutig nachzuweisen.“

In den letzten Lebensjahren verschlechterte sich der Gesundheitszustand von Thilo Irmisch. Nach einer Exkursion am 24. April 1879 verstarb er in Sondershausen an einem Gehirnschlag im Alter von 63 Jahren. Der Direktor des Gymnasiums, Prof. Dr. Wilhelm Kieser (1811 – 1895), würdigte den Pädagogen und Forscher Thilo Irmisch mit einem Nekrolog im Jahr 1880.

Zu Ehren Irmischs erhielt der im Herbst 1880 durch den Prof. Dr. Gotthelf Leimbach in Sondershausen gegründete Botanische Verein für das nördliche Thüringen den Namen „Irmischia“ (BARTHEL & PUSCH 2005).

Thilo Irmisch ist aber nicht nur in der Botanik forschend gewesen, sondern wurde auch als Historiker, Archäologe und Heimatforscher bekannt. In Anerkennung dieser Tätigkeiten wurde ihm am 5. Januar 1874 der Titel Archivrat verliehen.

2. Die Systematik der Gattung *Epipactis* RICH. nach THILO IRMISCH

An dieser Stelle wird die vollständige Übersicht für die Gattung *Epipactis* angeführt (IRMISCH 1842, 1847). Die mit kursiver Schrift hervorgehobenen Teile sind Ergänzungen und stammen aus dem Nachtrag von 1847. Es wird auch die von IRMISCH (1842, 1847) verwendete Orthografie beibehalten.

Epipactis

2.1. Euepipactis

Lippe durch Eindrücke der beiden Seitenränder in zwei (eine hintere und vordere Hälfte geschieden, von denen die hintere (Hypochilium) concav und rings geschlossen ist. *Saftmal fast kreisrund beinahe die ganze Innenfläche des Hypochiliums einnehmend.*

E. latifolia All. durch sitzende Knospen weiter wachsend, Anthere herzförmig, oben stumpf. Epichilium herz- oder eiförmig, zugespitzt.

α. (a.) atrorubens. Rothblühend. Mittlere Blätter weit länger, als ihre Internodien (im Nachtrag von 1847 *meist weit länger*), eiförmig. *Hypochilium meist vorgestreckt, sehr vertieft, Ränder zugerundet, sich dem Gynostemium nähernd oder es berührend.* Auf der herzförmigen Lippe zwei deutliche, gekerbte Höcker. Stiel vom Fruchtknoten deutlich abgesetzt. *Serapias atrorubens* Hoffm. fl. germ. („*Serapias atrorubens* Hoffm.im Nachtrag von 1847 nicht mehr erwähnt).

β. (b.) microphylla. Stengel und Blätter rötlich; Blüten rötlich-grün gefärbt. Mittlere Stengelblätter kürzer, eben so lang oder ganz (*ein*) wenig länger, als die Internodien, lanzettlich oder eilanzettlich („lanzettlich oder eilanzettlich“ im Nachtrag 1847 nicht mehr enthalten). Bracteen kaum so lang als die Blüten. *Fruchtknoten deutlich gestielt. Hypochilium sackartig herabhängend, von vorn nach hinten zusammengedrückt, sehr vertieft, obere Ränder zugerundet, an das Gynostemium stossend.* Auf der herzförmigen Lippe zwei sehr deutliche, tief gelappte Höcker. *Serapias microphylla* Ehrh. Beiträge Bd. 4. („*Serapias microphylla* Ehrh...“im Nachtrag von 1847 nicht mehr erwähnt)

α. Obere Stengel und Fruchtknoten mit kleinen Härchen dicht besetzt, so dass die Pflanze ganz grau-rötlich aussieht (canscens).

β Die ganze Pflanze kahl, glänzend (nuda).

γ. (c.) viridiflora. Stengel und Blüten grün. Mittlere Blätter weit länger, als die Internodien, lanzettlich, oder eilanzettlich. *Blüthenstiel allmählig in den Fruchtknoten sich erweiternd. Hypochilium vorgestreckt, verflacht, ziemlich elliptisch, obere Ränder grade vom Gymnostemium abgebogen.* Höcker auf der eiförmigen Lippe undeutlich, meist glatt oder ganz seicht gefurcht, oft fehlend. *Serapias viridiflora* Hoffm. fl. germ. teste cl. Rchb. ap. Moessl. („*Serapias viridiflora* Hoffm.....“ im Nachtrag von 1847 nicht mehr erwähnt) (Abb. 3, 4, 5).

δ. (*d.*) *platyphylla (latifolia s. str.)*. Grün blühend. Mittlere Blätter länger, als die Internodien, breit eiförmig. Fruchtknoten wenig abgesetzt von dem Blütenstiel, *Hypochilium* ziemlich vorgestreckt, vertieft, im Umfang fast rund, Ränder grade, vom *Gymnostemium* abgebogen (Abb. 6, 7).

Höcker auf der breit herzförmigen Lippe niedrig, glatt oder ganz seicht gefurcht, zuweilen fehlend. *Serapias latifolia* Sw. teste cl. Rchb. 1. 1. („*Serapias latifolia* Hoffm.....“ im Nachtrag von 1847 nicht mehr erwähnt).

ε. (*e.*) *brevifolia*. Stengel und Blätter rötlich, Blüte rötlich-grün gefärbt. Mittlere Blätter kürzer, eben so lang oder etwas länger, als die Internodien, lanzettlich oder eilanzettlich. Bracteen länger, als die Blüthen. Höcker auf der herzförmigen Lippe niedrig, glatt oder seicht gefurcht (im Nachtrag von 1847 wird nur erwähnt „*Lippe herzförmig*. Das Uebrige wie bei *E. platyphylla*“.) (Abb. 8, 9).

2.2. *Arthrochilium*

Lippe durch tiefe Einschnitte in die Seitenränder in zwei (einen hintere, der Columna zunächst stehende, und eine vordere) Hälfte geteilt, die Ränder der hintern (*Hypochilium*) in zwei freie Ohrchen auslaufend. (*Saftmal*) Nectarabsonderung auf einen schmalen linienförmigen Streifen beschränkt, welcher den Grund der hintern Hälfte der Länge nach durchläuft.

E. palustris. Crantz. Durch Stocksprossen weiter wachsend. Anthere eiförmig, oben stumpf, *Epipchilium* kreisförmig, stumpf. *Serapias longifolia* L. („*Serapias longifolia* L.“ im Nachtrag von 1847 nicht mehr erwähnt).

Im August 1844

Die Einteilung der Gattung *Epipactis* RICH. in die Sektionen *Euepipactis* und *Arthrochilium* nach IRMISCH (1842) beruht hauptsächlich auf der Ausgestaltung des Labellums. Bei den Vertretern der *Euepipactis* sind Hypochil und Epichil fest miteinander verwachsen, und die Mitglieder der Sektion *Arthrochilium* haben ein bewegliches Zwischenstück (Mesochil) zwischen den beiden Lippenteilen. Diese Einteilung wird heute noch anerkannt und braucht an dieser Stelle nicht weiter diskutiert zu werden.

Vergleichen wir diese Übersicht mit den heute in Deutschland vorkommenden *Epipactis*-Taxa: *Epipactis albensis* NOVÁKOVÁ & RYDLO, *E. atrorubens* (HOFFM.) BESSER [*E. rubiginosa* (CRANTZ) W. D. J. KOCH], *E. greuteri* H. BAUMANN & KÜNKELE bzw. *E. greuteri* subsp. *flaminia* (SAVELLI & ALESSANDRINI) H. BAUMANN, KÜNKELE & R. LORENZ, *E. helleborine* (L.) CRANTZ, *E. helleborine* subsp. *neerlandica* (VERM.) BUTTLER, *E. helleborine* subsp. *orbicularis* (K. RICHT.) E. KLEIN, *E. leptochila* (GODFERY) GODFERY, *E. leptochila* subsp. *neglecta* KÜMPPEL bzw. *E. neglecta* (KÜMPPEL) KÜMPPEL, *E. microphylla* (EHRH.) SW., *E. muelleri*

GODFERY, *E. palustris* (L.) CRANTZ, *E. peitzii* H. NEUMANN & WUCHERPENNIG, *E. phyllanthes* G. E. SM., *E. purpurata* SM. bzw. *E. viridiflora* HOFFM. ex KROCKER (BAUMANN, BLATT & KRETZSCHMAR 2005, JÄGER & KLAUS 2005), so ist seit der Zeit von IRMISCH (1842) ein Artenzunahme für die deutsche Flora feststellbar. Von den hier genannten Taxa kommen aber nur *E. atrorubens*, *E. microphylla*, *E. helleborine* s. str., *E. leptochila* (incl. subsp. *neglecta*), *E. muelleri* und *E. purpurata* für einen Vergleich mit IRMISCHS Übersichten (1842, 1847) infrage, da die anderen Taxa in Nordwest- und Nordthüringen keine Wuchsplätze besitzen (ZÜNDORF, GÜNTHER, KORSCH & WESTHUS 2006).

Bei der Ausarbeitung des Aufsatzes 1842 verwendet IRMISCH folgende Hauptquellen: REICHENBACH 1834 („Fl. germ. excurs., Möslers Handb. der Gewächskunde, 3te Aufl., Icon IX.“), KOCH 1838 („Syn. fl. germ.“), BLUFF, ESENBECK und SCHAUER 1838 („Comp. Fl. germ. ed. 2.“) und andere Autoren [DE CANDOLLE 1805, 1815 („fl. franç.“)]. Für die Bezeichnung seiner Taxa lässt er sich im Sinne von REICHENBACH (1834) leiten, wobei dieser „*E. atrorubens*, *viridiflora* und *latifolia*“ als eigene Arten betrachtete (IRMISCH 1842: 417, 418). Diese Auswahl begründet IRMISCH (1842) auf der Basis von morphologischen Untersuchungen sehr ausführlich.

Die Ausbildung der Wurzeln und des in der Erde mehrjährigen Stängelteils (gemeint ist das Rhizom) dieser drei Formen betrachtet er als Modifikation, da sie in lockerer Erde verlängert und in festem und steinigem Boden mehr verkürzt und gebogen sein können. Der einjährige blütentragende Stängel ist bei *E. latifolia* (*E. helleborine* s. str. im heutigen Sinn) am höchsten 1 1/2 Fuß (ca. 45-50 cm), bei *E. viridiflora* schon nicht mehr so hoch und mehr dünner und bei *E. atrorubens* am niedrigsten 1 Fuß (ca. 30 cm) und dabei verhältnismäßig dicker und rigider. Die Färbung der Stängel – bei *E. atrorubens* mehr rot im unteren Bereich und bei *E. latifolia* sowie *E. viridiflora* unten bereits meist grün – wie auch die dichtere Behaarung bei *E. atrorubens*, sind für IRMISCH keine bestimmenden Merkmale, die „zur Begründung eigener Arten in Betracht gezogen werden können“ (IRMISCH 1842: 420, 421). Die Blätter sind bei *E. atrorubens* fester und rigider, die unteren oft rot gefärbt. Diese sind bei *E. latifolia* und besonders bei *E. viridiflora* meist dünner und schlaffer, bald mehr auf- oder abwärts gebogen, bald flach, bald mit welligen Rändern, fast durchgehend hellgrün gefärbt. Die Blätter der *E. atrorubens* sind meist von geringerem Umfang, die mittleren eiförmig. *E. viridiflora* hat mehr eilanzettliche und schlaffere Blätter mit größerem Umfang und *E. latifolia* hat die großflächigeren und meist breitereiförmigen Blätter. Die Blattform ist aber bei allen drei Formen variabel.

Die mittleren Blätter sind oft länger als die Internodien (bei *E. atrorubens* die oberen selten zwei- bis dreimal, bei *E. latifolia* und *E. viridiflora* die mittleren bis zu fünfmal). IRMISCH (1842: 424) schreibt: „Die oberen, den Bracteen sich

annähernden Blätter sind, weil sich ihre Internodien fast durchgehend strecken, selten mehr als zweimal länger, wie diese. Dieses als Regel Anzunehmende erleidet zahlreiche Ausnahmen, so wie auch der Umstand, dass die kleinen knorpeligen Erhabenheiten an den Blatträndern bei *Ep. atrorubens* meistens dichter an einander gerückt sind, als bei *Ep. viridiflora* und *latifolia*, so dass es zunächst feststeht, dass die Blätter so wenig, als die Bracteen für die genannten 3 Formen Merkmale darbieten, die eine Species sicher begründen können“.

Die Brakteen zeigen sich hinsichtlich der Form und der Beschaffenheit wie die oberen Blätter. Bei *E. latifolia* und *E. viridiflora* sind die unteren Brakteen im Vergleich zur Blüthengröße häufig dreimal und noch darüber hinaus verlängert, bei *E. atrorubens* fast gleich lang.

Zum Bau der Blüte stellt IRMISCH (1842: 432) fest, dass „wenn wir [zunächst] die Blüthentheile [der drei Formen] betrachten, dass die Farbe und die Behaarung des Stiels und des Fruchtknotens dieselben sind, wie die des oberen Stengels. Die erstere [*E. atrorubens*] hat einen meist röthlichen und dichten flaumigen, die beiden letzteren [*E. latifolia* und *E. viridiflora*] einen mehr oder weniger hellgrünen und locker flaumigen zuweilen kahlen Fruchtknoten. Sind die mittleren Stengelblätter mehr eiförmig (*Ep. atrorubens*) oder eilanzettlich (*Ep. viridiflora*), oder breiteiförmig (*Ep. latifolia*), so kehren auch diese Bestimmungen in den Blüthenblättern wieder *); haben jene stärker oder schwächer hervortretende Mittelnerven, so findet sich dies auch in den Blüthenblättern.

*) So heißt es in den Diagnosen *Ep. atrorubens* foliis ovato acuminatis – petala ovata etc. *Ep. latifolia* foliis late ovatis – petalis late ovatis. – *Ep. viridiflora* foliis elliptico-acuminatis (eine wohl nicht ganz richtige Zusammenstellung) – petala sepalaque lanceolata etc. Rchb. Moessl. 1644.“

Auf dem Epichil finden sich bei *E. atrorubens* kleine Höcker, bei *E. viridiflora* und bei *E. latifolia* fehlen diese häufig oder sind glatt, aber niemals so faltig gekerbt wie bei der Ersten. Dieses Verhalten deutete IRMISCH (1842) als eine Annäherung der Lippe an die Bildung der übrigen Petalen, als Stehenbleiben auf einer früheren Entwicklungsstufe.

Die Anthere und das Stigma bieten geringe Abweichungen bei den drei Formen. Das Säulchen verändert sich nur in der Länge etwas.

Gewöhnlich setzt sich der Stiel des Fruchtknotens bei *E. atrorubens* deutlich von diesem ab. Er ist so lang wie der Fruchtknoten. Bei den anderen beiden Formen ist er kürzer, aber auch dieses Merkmal variiert. Da die Blütenfarbe, besonders bei *E. latifolia* und *E. viridiflora* ebenfalls variabel ist, schlussfolgert IRMISCH (1842: 435): „Das Resultat ist: *Epipactis atrorubens*, *viridiflora* und *latifolia* gehören zu ein und der selben Art“.

Warum behandelt Irmisch (1842, 1847) die *Epipactis microphylla* auch als Form (Varietät) der *Epipactis latifolia* All.? Im Paragraf (§) 4. seines Aufsatzes begründete er das folgendermaßen.

Epipactis microphylla wurde von einigen Botanikern in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts zur *Epipactis latifolia* sensu lat. „als einer im trockenen Boden entstandenen Varietät“ gestellt [cf. DE CANDOLLE (fl. franç.); BLUFF, FINGERHUTH, N. ab ESENBECK & SCHAUER (comp. fl. germ. 1838); MUTEL (fl. franç. destiné aux herbborisation III, 256) in IRMISCH (1842: 435, 436)].

IRMISCH (1842) fand aber sehr blütenreiche Exemplare an feuchten und schattigen Stellen, so dass er an eine Verkümmerng durch Trockenheit bei dieser Pflanze nicht glaubt, stimmt aber aufgrund seiner morphologischen Untersuchungen den Autoren zu (beispielsweise sind die Blüten und Fruchtknoten etwas größer als bei *E. atrorubens*), dass diese *Epipactis* zur *E. latifolia* (sens. lat.) gehört. Die rötlich grüne Farbe des unteren Stängelteils und der Blüten sowie die graue, flaumige Behaarung sind für IRMISCH (l. c.) verbindende Merkmale zu den anderen Formen, vor allem zu *E. atrorubens*. Er sieht auch in der geringeren Blattanzahl und Form der Blätter keinen Grund, diese Pflanze als eigenständige Art zu betrachten. Das für einige von IRMISCHS Zeitgenossen (REICHENBACH 1834, KOCH 1838) und aus heutiger Sicht offensichtlichsste Unterscheidungsmerkmal - die Kurzblättrigkeit im Verhältnis zu den längeren Internodien - ist für den Autor kein trennendes Kennzeichen, da er bei seinen Untersuchungen von mehreren hundert Exemplaren auch Pflanzen fand, wo die Blätter ebenso lang oder nur ein wenig länger als ihre Internodien sind.

In seinem Nachtrag (IRMISCH 1847) verteidigt der Botaniker ausdrücklich die Zuordnung der *Epipactis microphylla* als Form von *E. latifolia* sens. lat.. Dieser Nachtrag wurde erforderlich, da IRMISCH von mehreren Forschern vermutlich aufgefordert worden ist, sich noch einmal über den Artstaus von *E. microphylla* zu äußern. Er vergleicht zunächst die Blütenmorphologie zwischen *E. microphylla* und *E. viridiflora*. Dabei hat er folgende Merkmale herausgehoben: das Hypochil von *E. microphylla* ist mit einer hinteren senkrecht abwärtssteigenden Fläche ausgestaltet, die oberen Ränder legen sich an das Gynostemium an, die Öffnung zwischen Epichil und Hypochil verengt sich allmählich; das Hypochil von *E. viridiflora* besitzt eine schräg absteigende hintere Fläche, die oberen Ränder verlaufen ziemlich gerade und sind vom Gynostemium abgebogen, die Öffnung zwischen Epichil und Hypochil verengt sich nach unten so sehr, dass die beiden Seiten fast aneinander stoßen.

Das Hypochil von *E. microphylla* erscheint abgerundet, bei *E. viridiflora* ist es nicht so tief, mehr wannen- oder löffelförmig, in einzelnen Fällen fast muschelartig (im Umfang also elliptisch oder rundlich) (IRMISCH 1847: 115).

Trotz dieser Unterschiede hat IRMISCH an seiner Meinung festgehalten. In Bezug

auf das im Aufsatz von 1842 Geschriebene, behauptet IRMISCH (1847: 117) weiterhin: „dass in den oben geschilderten Verhältnissen sich für *E. microphylla* constante und sichere Artenkennzeichen nicht herausstellen, und kann in diesen Verschiedenheiten, so gross sie auch scheinen mögen, für jetzt noch immer weiter nichts erkennen, als Abänderungen innerhalb ein und der selben Art“.

Ein weiterer Grund für die ablehnende Haltung, den Artstatus für *E. microphylla* nicht anzuerkennen, ist die Entdeckung von mehreren völlig unbehaarten Exemplaren gewesen, die IRMISCH (1847) als f. *nuda* bezeichnete. Diese Kahlheit soll das verbindende Merkmal zu der schwächer behaarten *E. viridiflora* und *E. latifolia* darstellen.

Mit der Diagnose der *Epipactis latifolia* e. *brevifolia* (Abb. 8, 9) wird durch IRMISCH (1842) zum zweiten Mal ein Taxon beschrieben, das in den rezenten Florenlisten als *Epipactis purpurata* SM. bzw. *E. viridiflora* HOFFM. ex KROCKER zu finden ist (BAUMANN & KÜNKELE 1999). Die Erstbeschreibung erfolgte durch CRANTZ (1769) unter der Bezeichnung *Epipactis Helleborine* c. *Epipactis varians* (FLEISCHMANN & RECHINGER 1905). Da das Taxon aber als Varietät von *E. helleborine* angegeben worden ist, kann aufgrund der nomenklatorischen Regeln der Artstatus nicht anerkannt werden. IRMISCH (1842) beschreibt diese Pflanze vermutlich ohne Kenntnis von CRANTZs Ausführungen gehabt zu haben, denn er gibt diesen Autor nicht als Literaturquelle an. Aus dem gleichen Grund wie bei CRANTZ kann IRMISCHS c. *brevifolia* nicht als Art geführt werden, obwohl seine Diagnose diese Pflanze treffend kennzeichnet, wie weiter oben zu sehen ist. Er führt sie auch deshalb als Varietät unter der *E. latifolia* sensu lato, weil sie im Habitus wie eine vergrößerte *E. microphylla* aussieht und durch breitblättrigere Übergangsformen zur *E. latifolia* (*platyphylla*) überleitet.

IRMISCH (1842) ist der Auffassung, dass die Pflanzen nach vollkommener morphologischer Ausprägung streben. In diesem Fall hat innerhalb der Hauptart *E. latifolia* sensu lato die Varietät *E. atrorubens* die vollkommenste Ausprägung erreicht (beispielsweise, durch zahlreiche Blätter von fester Substanz, reichblütige Infloreszenz, die Blüten sind am intensivsten gefärbt, die tief gefalteten Höcker des Epichils, die Fruchtblätter und Staubgefäße sind zu einem soliden Säulchen verwachsen, die fruchtbare Anthere ist fest verwachsen). In dieser Reihenfolge steht die *E. microphylla* der *E. atrorubens* am nächsten. Schlaffere Blätter, glatte oder kaum vorhandene Höcker auf dem Epichil und die Neigung zur Bildung monströser Blüten bei der *E. viridiflora* lassen diese Varietät unvollkommen ausgeprägt erscheinen. Wegen der schmalen Blätter der *E. brevifolia*, aber sonst ähnlichen Morphologie, wird diese zu *E. latifolia* gestellt wie die *E. microphylla* zu *E. atrorubens*.

3. Was ist unter der Varietät *Epipactis latifolia* c. *viridiflora* IRMISCH 1847 zu verstehen?

Das Artepitheton „*viridiflora*“ wurde von HOFFMANN (1804) für die Beschreibung der *Serapias viridiflora* erstmalig benutzt. Seit dieser Zeit wurde dieses Epitheton oftmals für die Bezeichnung von *Epipactis*-Pflanzen verwendet, so dass es mit der Zeit zu Verwechslungen gekommen ist und für große Verwirrungen und Diskussionen gesorgt hat. Da die Diagnose von HOFFMANN (1804: 182) sehr kurz gefasst ist und zu mehreren Pflanzentypen innerhalb der *Epipactis helleborine* sensu lato passt, hat schon Young (1970) darauf hingewiesen, dieses Epitheton als „*nomen dubium*“ zu verwerfen. Um nicht die ganze „Geschichte“ dieses Epithetons an dieser Stelle beschreiben zu müssen, soll an dieser Stelle auf die Arbeit von PEDERSEN & REINHARDT (2005) hingewiesen werden.

Bis heute ist kein Herbarbeleg oder eine Ikonographie von HOFMANN'S Pflanze nachweisbar. Aufgrund der großen Variabilität innerhalb der Sammelart *E. helleborine* sensu lato ist eine eindeutige Zuordnung schwierig und immer mit einer gewissen Unschärfe behaftet.

BAUMANN & KÜNKELE (1999) beziehen dieses Artepitheton auf die rezente *Epipactis purpurata* SM. und benutzen zur Neotypifizierung (BAUMANN & KÜNKELE 1999: 628) den „Neotypus (hoc loco selectus): Rchb. fil., Icon. fl. germ. helv. 13/14: tab. 134, Fig. II. 1851 (sub nomine *Epipactis latifolia brevifolia* Irmisch)“. Da HOFFMANN (1804: 182) die *Serapias viridiflora* scheinbar nicht als „echte“ Art anerkennt, diese aber später von KROCKER (1814: 41) in den Artstatus gehoben wird, hat (soll) *Epipactis viridiflora* HOFFM. ex KROCK. 1814 die Priorität gegenüber *Epipactis purpurata* SM. 1828 erhalten (BAUMANN & KÜNKELE 1999).

Aber schon zur Zeit von IRMISCH müssen die Botaniker die *Serapias viridiflora* HOFFM. nicht einheitlich betrachtet und des Epitheton auf verschiedene Pflanzen bezogen haben. Dazu einige Beispiele. In einer Fußnote bemerkt REICHENBACH (1834: 1643): „Durch die abschreibenden Floristen ist in dieser Gattung eine grosse Confusion eingerissen, so dass von ihren Citaten selten eins passt. Wir haben hier nichts ohne sorgfältige Vergleichung von Exemplaren und Abbildungen aufgenommen, auch werde ich noch von allen deutliche Abbildungen geben.“ RÖHLING (1812: 481) ordnet dieses Taxon noch unter *E. latifolia* als Varietät ein: „nach Hofmann sind zu unterscheiden a) *C. viridiflora* D. 811?... b) *C. atrorubens*.“

Der Nordhäuser Botaniker K. F. W. WALLROTH führt unter *Epipactis latifolia* L. zwei „stabilisierte“ Varietäten an. Es handelt sich um die α *viridiflora* W. und die β *atrorubens* W. Dabei verweist er auf die unterschiedlichen Standortansprüche, die diese Pflanzen haben. Die *S. viridiflora* Hoffm. germ II. 182. ist u. a. synonym mit seiner α *viridiflora* W (WALLROTH 1822: 487).

Ebenfalls fassen BLUFF, FINGERHUTH, N. ab. ESENBECK & SCHAUER (1838: 348) die „*S. viridiflora* Hoffm. II. 181“ als Varietät von *E. latifolia* auf, beziehen ihre Pflanze aber auf die Ikonographie „Rchb. pl. crit. IX. 1142. [REICHENBACH 1831] Dietr. Fl. 177. Ser. latifolia Fl. D. t. 811“.

KOCH (1838: 694) systematisiert in seiner Synopsis (1. Auflage) *Serapias latifolia* HOFFM. unter „ β *rubiginosa*“ [atorubens] mit dem Zusatz: „Auch diese kommt mit grünen Bth. vor, wozu die *Epipactis viridiflora* Rb. ic. 9. f. 1142. und *Serapias latifolia* Hoffm. zu zählen sind. Ob die Varietät β als eigene Art gelten soll, mögen spätere Beobachtungen darthun“. Er führt aber unter seiner „*E. latifolia* (All.) Breitblättrige S.“ noch eine weitere grünblühende Varietät an: „ α Bthstielchen nur 1/2 so lang, als der Fruchtk.; Kiele auf der obern Fläche der Honiglippe nicht faltig-gekerbt; Bth. grünlich; Platte der Honiglippe lila“. Diese Varietät hat von KOCH keine Bezeichnung erhalten, würde aber zur *Epipactis viridiflora* passen. In der zweiten Auflage (1. Teil) der Synopsis erwähnt KOCH (1846) die *Serapias (Epipactis) viridiflora* nicht mehr, worüber sich IRMISCH (1847) in seinem Aufsatz beschwert hat.

MEYER (1836, *Chloris hanoverana*) synonymisiert *Epipactis latifolia* und *E. viridiflora* REICHENB. *Fl. excurs. p. 133.134.* unter *E. latifolia* SWARTZ. *E. viridiflora* wird u. a. auf REICHENBACHS (1831) Ikonographie „*Iconogr. Cent. VIII. t. 850.* und *Serapias latifolia* auf *Fl. dan. t. 811.* sowie HOOK. *Fl. lond. t. 102. Engl. bot. t. 269. (desgl.)*“ bezogen. In der „Flora des Königreichs Hannover...“ erwähnt MEYER (1849) unter *E. latifolia* u. a. die *E. viridiflora* nur noch in Bezug auf die Ikonographie von REICHENBACH (1831): „REICHENB. *Pl. crit. IX. t. 850 (E. viridiflora)*“. Zum Artstatus der *E. latifolia* und *E. atrorubens* bemerkt er: „Ungeachtet der angegebenen Abweichungen in Bildung, Färbung und Blütezeit bleibt die spezifische Verschiedenheit der beiden vorstehenden Arten zweifelhaft, indem jene nicht unwahrscheinlich Folge des ganz verschiedenen Standortes sind“ (MEYER 1849: 550). Diese Auffassung hat IRMISCH (1842) teilweise ebenfalls vertreten.

SCHLECHTENDAL & SCHENCK (1846) betrachten *Epipactis viridiflora* HOFFM. und *E. atrorubens* HOFFM. als Arten. In der Flora von Deutschland ordnen SCHLECHTENDAL et al. (1880: 165,166; Abbildung Tafel 371. Tafel II) die *E. viridiflora* als Varietät zur *E. Latifolia* All.: „Formen: Die Pflanze ist sehr variabel [*E. latifolia*]. Ihre Formen sind vielleicht zum Theil Bastarde oder abzutrennende Arten. Man unterscheidet: α *viridans* Crtz.:... β *viridiflora*: Blume grün; Lippe eiförmig, mit undeutlichen, meist glatten Höckern; Blätter länglich lanzettlich, die mittleren weit länger als die Internodien. Syn. *Serapias latifolia viridiflora* Hoffm.“.

GARCKE (1849) erwähnt keine Varietäten. Zur Gattung *Epipactis* RCHB. werden folgende Arten gestellt: *Epipactis latifolia* ALL., *E. atrorubens* RCHB., *E. microphylla* EHRH. und *E. palustris* CRANTZ. In der Flora von Deutschland,

13. Auflage (GARCKE 1878), übernimmt er für *Epipactis latifolia* eine ähnliche Systematik wie REICHENBACH f. (1851) (*Serapias latifolia viridiflora* HOFFM. als Synonym von *E. latifolia varians*; *Serapias latifolia atrorubens* HOFFM. wird allerdings in den Artstatus erhoben und heißt *Epipactis rubiginosa* GAUD.). In der 19. Auflage (Illustrierte Flora von Deutschland) wird der systematische Status der *Epipactis*-Taxa nicht wesentlich verändert, nur REICHENBACHS f. (1851) *E. latifolia violacea* kommt als eigenständige Art, *E. violacea* DURAND DUQUESNY, dazu (GARCKE 1903).

Der sehr versierte Thüringer Botaniker F. C. H. Schönheit vertritt die Auffassung, dass „was ich als *E. viridiflora* Swartz, *Serap. latif. viridiflora* Hoffm., aus verschied. Gegenden Deutschlands und des Florengebietes gesehen habe, neigte sich bald mehr zu *E. latif.*, bald mehr zu *E. rubiginosa* hin und machte mir d. spezifische Verschiedenheit beider genannter Arten noch zweifelhafter“ (SCHÖNHEIT 1850: 439).

Vergleichen wir die hier angegebenen Diagnosen von HOFFMANN (1804) mit jenen von REICHENBACH (1830, 1834), so lässt sich eine wesentliche Abweichung feststellen.

HOFFMANN (1804)

Serapias viridiflora: fol. elliptico-lanceolatis sessilibus inferne vaginantibus, floribus pendulis externe cum germine purpurascens, interne viridantibus, nectarii labio obcordato, pallide roseo, bracteis flore longioribus. Fl. dan. t. 811? Ad margines sylvarum; fl. Aug.

REICHENBACH (1830)

E. viridiflora (*Serap.*) Hoffm.: foliis elliptico-acuminatis amplexicaulibus, labio cordato-ovato acuto plano, petala sepalaque lanceolata ovario oblongo longiora aequante. *Serapias latifolia* b. *sylvestris* Pers. *Serap. latifolia* Fl. dan. 811. Pedalis, vaginae arctae praecedentis, folia omnesque reliquae partes magis elongatae tenuioresque ut ortum e locis umbrosis indicent; flores viridis, plus vel minus rubicundi. – in schattigen Laubwäldern der Ebene – Juli. Aug.

REICHENBACH (1834)

E. viridiflora (*Serap.*) Hoffm. : foliis elliptico-acuminatis amplexicaulibus, labio cordato-ovato acuto plano petala sepalaque lanceolata germine longiora aequante. RCHB. pl. crit. IX. ic. 1142. *Serapias latifolia* β *sylvestris* PERS. *Serap. latifolia* Fl. dan. 811.

Grünblüthige S. 7. Schlanker von Wuchs als *E. latifolia*, alle Theile mehr gestreckt, sowohl die Blätter als die Theile der Blüthe. Diese grün, ihre Lippe weit länger als an voriger, weiss, mit rötlichem Mittelfeld. Im Wuchs verbindet sie nun durch ihre längeren Blüthen die Form der vorigen mit der folgenden [gemeint ist *E. palustris*], bei welcher dieselben am längsten sind. Die Traube ist oft sehr lang

und schlank, gewöhnlich alles kleiner als bei *E. latifolia*, welche die allergrösste Art der Gattung ausmacht. In schattigen Laubwäldern.

Bei REICHENBACH fehlt HOFFMANNS „floribus pendulis externe cum germine purpurascens, interne viridantibus“ vollständig, d. h., wir haben es mit einer anderen Pflanze zu tun. Auch in der deutschsprachigen Diagnose (REICHENBACH 1834) wird von einer grünblütigen Pflanze gesprochen, die nur ein etwas rötlich gefärbtes Epichil besitzt. Die Pflanze auf der Tafel 850 (1142) in REICHENBACHS Ikonographie (1831) präsentiert einen Typus aus der Artengruppe *Epipactis latifolia* sensu lato.

An dieser Stelle sollen noch einmal wegen der Übersichtlichkeit die Diagnosen von IRMISCH (1842, 1847) angeführt werden.

IRMISCH (1842)

E. latifolia All. γ . *viridiflora*. Stengel und Blüten grün. Mittlere Blätter weit länger, als die Internodien, lanzettlich, oder eilanzettlich. Höcker auf der eiförmigen Lippe undeutlich, meist glatt oder ganz seicht gefurcht, oft fehlend. *Serapias viridiflora* Hoffm. fl. germ. teste cl. Rchb. ap. Moessl.

IRMISCH (1847)

E. latifolia All. *c. viridiflora*. Stengel und Blüten grün. Mittlere Blätter weit länger, als die Internodien, lanzettlich oder eilanzettlich. Blütenstiel allmählig in den Fruchtknoten sich erweiternd. Hypochilium vorgestreckt, verflacht, ziemlich elliptisch, obere Ränder grade vom Gynostemium abgebogen. Höcker auf der eiförmigen Lippe undeutlich, meist glatt oder ganz wenig gefurcht, oft fehlend.

Diese Beschreibungen sind mit den Diagnosen von REICHENBACH (1830, 1834) übereinstimmender als mit der von HOFFMANN (1804). Den letzten Bezugspunkt: „*Serapias viridiflora* Hoffm. fl. germ. teste cl. Rchb. ap. Moessl.“, zur HOFFMANNschen Pflanze erwähnt IRMISCH in der Diagnose von 1847 nicht mehr.

Mithilfe der von IRMISCH (1842) aufgestellten Merkmale für die *E. viridiflora* und den noch präzisierteren Kennzeichen zum Blütenbau im Nachtrag von 1847 können wir feststellen, dass es sich bei diesem Taxon zum Teil um die *Epipactis leptochila* (GODF.) GODF. (incl. der *subsp. neglecta* KÜMPEL 1982) im heutigen taxonomischen Sinn handelt (Abb. 10, 11). Nach IRMISCH (1847 : 115) ist „das Hypochil nicht so tief, mehr wannen- oder löffelförmig, in einzelnen Fällen fast muschelartig (im Umfang also elliptisch oder rundlich)“ (Abb. 12), die Öffnung zwischen Epichil und Hypochil „verengt sich nach unten so sehr, dass die beiden Seiten fast an einander treten“. Die letzten Kennzeichen sind typisch für die *E. leptochila* *subsp. neglecta* KÜMPEL (KÜMPEL 1982: 31 „Hypochilium minus concavum, catinum non profundum formas,...“; Hypochil flach-pfannenförmig,...“, KÜMPEL 1996: 67 „Spalt zwischen Hypo- und Epichil sehr eng, „!“-förmig“) (Abb. 11). Auch treten bei diesem Taxon häufiger monströse Blüten auf, ein Charakteristikum, das typisch für *E. leptochila* ist, und das IRMISCH (1842) bereits beobachtet hat.

Allerdings wird die Zuordnung erschwert, da die *Epipactis leptochila* sensu lato eine überwiegend selbstbestäubende (autogame) *Epipactis*-Art ist. Bestäubungsverhältnisse wurden aber von den Botanikern in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts nicht für taxonomische Betrachtungen verwendet. Weshalb das so gewesen ist, können wir z. Z. nicht eindeutig beantworten. Bereits 1793 beschreibt und skizziert der Botaniker SPRENGEL (1793) die Bestäubung von *Serapias longifolia* (*E. palustris*) und *Serapias latifolia* (*E. helleborine* s. str.) sehr ausführlich. So gibt es in dem Aufsatz von IRMISCH (1842) Aussagen über den Aufbau des Gynostemiums bei den Varietäten. Es werden aber niemals der Bestäubung dienende Einrichtungen (Rostellum, Schnäbelchen, Viscidium, Klebdrüse, Klebbeutelchen) sowie Bestäubungsvorgänge beschrieben. Dass diese Autogamie beobachtet worden ist, und bekannt war, lässt sich bei IRMISCH (1842) im Abschnitt (§ 4.: 439, 440) über die *E. microphylla* nachlesen. Er schreibt: „Hiervon überzeugt man sich am leichtesten, wenn man die Blüte kurz vor ihrem völligen Aufbrechen untersucht: häufig ist dann schon der Pollen auf die Narbe gelangt und die Blüthentheile erleiden kaum noch Veränderung.“

Obwohl sich die Begriffe „Rostellum“ und „Rostelldrüse, Viscidium“ in der Nomenklatur der Orchideenmorphologie weitläufig durchgesetzt hatten (RICHARD 1818), werden sie im Zusammenhang mit der Blütenmorphologie nicht erwähnt. Vergebens suchen wir in den Diagnosen nach dem Zustand der Pollinien, beispielsweise, ob in der Knospe bereits zerbröckelnd oder kompakt bleibend. Es ist zu vermuten, dass bei der Merkmalsausprägung das Streben nach deren Vollkommenheit bei den Botanikern in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts im Vordergrund steht, und dass die Selbstbestäubung als Unvollkommenheit angesehen wird. Dieser Bann wird erst von H. Müller (MÜLLER 1868) durchbrochen, indem dieser eine *Epipactis* als *Epipactis viridiflora* RCHB. beschreibt, die völlig zur Selbstbestäubung (Autogamie) übergegangen ist. Wegen des schon damals verwirrenden Artepithetons „*viridiflora*“ und festgestellten morphologischen Differenzen zu REICHENBACHS *E. viridiflora* hat GODFERY dieses Taxon später als *Epipactis muelleri* GODFERY bezeichnet (GODFERY 1921).

Bei der *E. viridiflora* von IRMISCH könnte es sich aber auch um die von TAUSCH (1992) beschriebene *fakultativ allogame Epipactis* handeln (Abb. 4, 5, 13), die in ihrer Merkmalsausprägung zwischen *E. leptochila* und *E. helleborine* s. str. vermittelt. In frisch geöffneten Blüten ist das Viscidium noch wirksam, obwohl mit fortschreitender Anthese die Pollenmasse immer mehr zerfällt und die Pflanze sich dann autogam verhält.

Das im Herbarium Haussknecht (JE) an der Friedrich Schiller Universität Jena deponierte Exsikkatum (Abb. 3) von IRMISCH (Etikettenbeschriftung: *Epipactis viridiflora*, Eichsfeld) weist eher auf die Zugehörigkeit zur *fakultativ allogamen Epipactis* hin, als auf eine typischen *E. leptochila*. Die Tafel 850 [(Rchb., Iconogr. bot. pl. crit. 9, fig. 1142, *Epipactis viridiflora* (HOFFM.))] in Reichenbach (1831)

präsentiert eine Blütenstudie, in der ein deutlich ausgebildetes *Viscidium* zu erkennen ist. Das Gleiche ist auf der Tafel 509, *Epipactis viridiflora* REICHENB., bei DIETRICH (1840) zu sehen.

Leider befindet sich die von IRMISCH gesammelte Pflanze in einem sehr schlechten Zustand, so dass weitere Untersuchungen nicht möglich sind. Dazu kommt noch, dass er diese Pflanze miserabel gepresst hat.

Es hat sich auch herausgestellt, dass die Populationen der *Epipactis leptochila* sensu lato äußerst variabel sind, was vor allem den Bau des Gynostemiums betrifft (REINHARDT & RICHTER 2003, publ. 2004; 2005, publ. 2006). In den ehemaligen Exkursionsgebieten von IRMISCH [nördliches Eichsfeld (Ohmgebirge mit Kloster Gerode), Südharz und weiten Teilen der Hain- und Windleite] siedeln heute noch ausreichend Pflanzen, die gut zur Beschreibung von IRMISCH (1842, 1847) passen. Dabei muss er bereits mit diesem Variationspektrum konfrontiert worden sein, denn er schreibt in einer Fußnote zu seiner Übersicht über die Varietäten (IRMISCH 1842: 450): „Leicht hätte ich den Schematismus erweitern können, hielt dies aber für unersprießlich. Die aufgeführten Varietäten lassen sich, wenn auch nicht immer, wie ich im Vorhergehenden nachgewiesen habe, doch in vielen Fällen wieder erkennen.“ Davon zeugt auch noch eine weitere Bemerkung (IRMISCH l.c.: 418: „Zahlreiche Excursionen machten mich mit einer sehr grossen Menge von Formen bekannt, durch wiederholte Untersuchungen...“).

4. Die Beschreibung monströser Blüten im Paragraf § 2 (IRMISCH 1842)

IRMISCH (1842) hat mehrmals monströse Blüten von *Epipactis latifolia* und *viridiflora*-ähnlichen Pflanzen beschrieben und skizziert (IRMISCH l. c., Taf. XVII), und dabei manche Erscheinungen der normalen Blüten auf eine einfache Weise erklärt, die nicht ohne allgemeines Interesse für die Morphologie der Orchideenblüte sind. Solche monströsen Blüten zeichneten sich vor allem dadurch aus, dass das Labellum nicht in Epichil und Hypochil gegliedert war, sondern die Struktur eines normalen Kronenblattes hatte. An dieser Stelle soll ein Beispiel zitiert werden, um Fehldeutungen zu vermeiden (Abb. 14). Irmisch schreibt (1842: 426): „[Es] befand sich nur *ein Staubfaden* *) [Fig. 4. a. Fig. 5. a. Fig. 6.] dem mittleren Kelchblatt opponiert, von den seitlichen (Staminodien) auch nicht einmal ein Rudiment. Jener war bis zu seiner Basis, wo er auf dem Blütenstiele steht, ganz frei, auch nicht auf die kleine Strecke mit dem Griffel verwachsen. Mit seiner Anthere war er nicht gegliedert, sondern hing mit ihr zusammen, wie der Nagel eines Blütenbatts gewöhnlich mit seiner Platte. Die Anthere war oval, zeigte nach der Blütenachse zu zwei durch eine Längsfurche getrennte Anschwellungen, die Pollenfächer andeutend, sich nicht öffnend, der Pollen war nicht ausgebildet. Die Griffelblätter, welche keine Spur von einer Narbe zeigten, sondern gänzlich

kleinen Blütenblättern glichen, waren zu dreien vorhanden. Das mittlere, vor dem Staubblatt stehende*) [*] Fig. 4. b. Fig. 5. b.] war nur ein wenig kürzer als das untere Kronenblatt. Es zeigte deutlich 3 – 5 – 7 – 9 an der Basis an einander gerückte Nerven. Vor diesem, zwischen ihm und dem Labellum, standen die beiden paarigen Griffelblätter **) [**] Fig. 5. c. Fig. 4. c.]; sie waren weit kleiner, als das unpaare, weisslich grün, hatten aber einen deutlichen Mittelnerven, oft auch seitliche. Die Blättchen näherten sich bald einander; in anderen Blüten waren sie wieder von einander abgebogen. Alle waren bis zur Basis ganz von einander getrennt. Zwischen ihnen an ihrem Grunde fand sich zuweilen eine ganz kurze und enge, röhrenförmige, nach oben offene Vertiefung, oft fehlte diese gänzlich, immer die Ovula. – Zwischen dieser Monströsen und der normalen Blüthe beobachtete ich mehrere beide verbindende Zwischenformen, ...“.

Ein weiteres interessantes monströses Säulchen beschreibt er Seite 429: „Der mittlere fruchtbare Staubfaden**) [**] Fig. 13 und 14.] war bei vorhandenen gewöhnlich gestalteten Staminodien oft $\frac{3}{4}$ seiner ganzen Länge frei, und hing nur mit dem übrigen Theil seitlich mit den Staminodien, und nach vorn mit der Narbe zusammen, so dass der solide Theil des Gynostemiums auf ein Minimum reducirt, und das Clinandrium (oder Androclinium), wenn überhaupt dieser Ausdruck noch Anwendung finden kann, sehr vertieft, und nach hinten durch zwei Spalten, welche der fruchtbare und die beiden unfruchtbaren Staubfäden zwischen sich liessen, offen war. Die Anthere öffnete sich, die Pollenmassen sah ich öfters an der gewöhnlichen gebildeten Narbe hängen“ (Abb. 14).

Bei der letzten Erscheinung (reduziertes Clinandrium) könnten wir vermuten, dass es sich um ein Gynostemium der *E. muelleri* handelt. Die Reduzierung des Pollenbettes setzt aber bereits bei der *E. leptochila* ein. Die Figuren 13 und 14 präsentieren eher ein solches Gynostemium, als ein Säulchen von der *E. muelleri* (Spalt zwischen Filament und Narbenteil).

Mithilfe dieser monströsen Blüten (Abb. 15, 16) hat IRMISCH (1842) den Grundaufbau der Orchideenblüte erläutern können. Die drei Kelch- und die drei Kronenblätter sowie die nicht verwachsenen Fruchtblätter und überzähligen Staubblätter zeigen, dass sich die Orchideenblüte vom Grundaufbau einer Lilienblüte ableiten lässt.

5. Würdigung des Beitrages von THILO IRMISCH zur Erforschung der Gattung *Epipactis*

Im Zusammenhang mit der von CRANTZ (1769) beschriebenen *Epipactis Helleborine* c. *Epipactis varians* und der von IRMISCH (1842) beschriebenen *E. latifolia* e. *brevifolia* wird IRMISCHS Arbeit von FLEISCHMANN & RECHINGER (1905) mit den Worten „als der eifrigste und hingebungsvollste Beobachter dieser Gattung“ gewürdigt.

REICHENBACH f. (1851) hat in seiner Monographie über die in Deutschland vorkommenden Orchideenarten die Einteilung von IRMISCH (1842) für die Gattung in zwei Sektionen, *Euepipactis* und *Arthrochilium*, übernommen, die bis heute größtenteils anerkannt wird. Die Ordnung der Arten bei REICHENBACH f. (l.c.) entspricht jener von IRMISCH (l.c.). Neben *Epipactis palustris* CRANTZ zählt er in seinem Artenschlüssel *Epipactis Helleborine* CRANTZ zu den *Epipactis*-Arten. Die 1. *microphylla* (α *canescens* IRMISCH und β *nuda* IRMISCH), 2. *rubiginosa* CRANTZ., 3. *varians* CRANTZ, 4. *viridans* CRANTZ und *violacea* betrachtet REICHENBACH f. (l.c.) auch als Varietäten von *Epipactis Helleborine* (*latifolia*). Unter der dritten Varietät *varians* sind u. a. die Bezeichnungen der Taxa *Serapias latifolia viridiflora Hoffm. Deutschl. fl.*, „*Epipactis viridiflora*(*Serap.*) Hoffm.“ *Rchb Exc. 134!* und *Epipactis latifolia viridiflora* IRMISCH l.c. angeführt. *Epipactis latifolia d. platyphylla* IRMISCH wird zu REICHENBACHS f. (l.c.) *viridans* und die *Epipactis latifolia e. brevifolia* IRMISCH unter *violacea* gestellt.

REICHENBACH f. (l.c.) übernimmt auch einige nordthüringische Fundortangaben von IRMISCH (1842) für die *microphylla*: Sonnenstein, Gerode, Ohmberg im Eichsfeld und die *brevifolia*: Gerode am Harz, wo sie heute noch existieren.

Es ist bekannt, dass REICHENBACH f. ein reiner Orchideenspezialist war. Seine Habilitationsschrift, mit dem Titel „De pollinis Orchidearum genesi ac structura et de Orchideis in artem ac systema redigendis“ ist vermutlich die erste deutsche Habilitationsschrift, die sich mit der Orchideensystematik beschäftigt (ECCARIUS 2005). Das dieser Forscher in seinem Hauptwerk „Orchideae in Flora Germanica Recensitae additis Orchideis Europae reliquae, reliqui Rossich Imperi, Algerii ergo Tentamen Orchidographiae Europaeae iconibus illustratum.- Icones Florae Germanicae et Helveticae. Band 13/14. Lipsiae. 1850-1852“ (in der deutschsprachigen Übersetzung „Die Orchideen der deutschen Flora nebst denen des übrigen Europa, des ganzen russischen Reiches und Algiers als ein Versuch einer Orchidographie Europas. Leipzig. 1851“) auch vielfältiges Datenmaterial von IRMISCH verwendet, zeugt von der Achtung und Wertschätzung, die er diesem Botaniker entgegen gebracht hat. Im Vorwort vom 28. Dezember 1851 steht eine halbseitige Namensliste von Botanikern „welche mir bedeutende Sammlungen von getrockneten Exemplaren, lebenden Pflanzen, in Alkohol gesetzten Blüten, oder vor Allen ihre Beobachtung mittheilten“. In dieser langen Liste ist auch IRMISCH aufgeführt.

REICHENBACH f. (1851) hat seinen *Epipactis*-Artenschlüssel auf der grundlegenden Arbeit von CRANTZ (1769) errichtet. Warum IRMISCH (1842) nicht auf diese Diagnosen zurückgegriffen hat, ist nicht genau bekannt. FLEISCHMANN & RECHINGER (1905) vermuten, dass für IRMISCH das Buch von CRANTZ (l.c.) nicht verfügbar war, denn es ist bereits damals ein schwer zu erhaltendes Werk gewesen. Die meisten Botaniker haben zu IRMISCHS Lebzeiten (siehe weiter oben) *Epipactis atrorubens* (*rubiginosa*) und vor allem *E. microphylla* als gute Arten aufgefasst,

das sich in der taxonomischen Betrachtungsweise in den folgenden Jahrzehnten weiter durchgesetzt hat. IRMISCH ist ein ausgezeichneter Morphologe zu seiner Zeit gewesen. Es würde aber an dieser Stelle zu weit führen, auf diesen Sachverhalt intensiver einzugehen. In seinem Buch „Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen“ (IRMISCH 1853) bleibt er aber bei seiner Auffassung, dass die „*Ep. latifolia* var. *rubiginosa*“ (1842, 1847 nennt er sie noch *atrorubens*) „(*Ep. Helleborine* 2. *rubiginosa* Reichenb. orchid. europ.)“ nach seiner Überzeugung, nicht als gute Art zu betrachten ist. Gleiches schreibt er über *E. microphylla*, die er als bloße Form von *E. latifolia* oder *E. helleborine* angesehen hat, weil er die Merkmale, die sie von den anderen Formen unterscheiden sollen, nicht für bedeutungsvoll und beständig gehalten hat.

Trotzdem müssen wir heute anerkennen, dass Thilo IRMISCH schon eine, für seine Zeit relativ moderne Systematik und einen übersichtlichen Artenschlüssel für die Gattung *Epipactis* geschaffen hat. Das ist besonders zu würdigen, weil er eine morphologisch sehr variable Artengruppe untersucht und beobachtet hat, und es noch keine eindeutige Wertung der taxonomisch trennenden Merkmale für diese Pflanzen gegeben hat. So beginnt er in dem Aufsatz (IRMISCH 1842: 417) mit den Worten: „Noch immer ist trotz anerkannter Bemühungen sie zu vermindern, die Zahl der Pflanzengattungen sehr gross, deren Arten von verschiedenen Schriftstellern auf das Verschiedenste behandelt werden, indem bald der eine mit der grössten Entschiedenheit trennt, wo der andere verbinden zu müssen glaubt, bald, wenn über die Differenz der Arten kein Zwiespalt herrscht, der eine dieses, der andere jenes Merkmal zur Begründung derselben hervorhebt, oft ganz unbesorgt darum, welchen Werth dasselbe für die Gattung und deren Species habe, oft das blosses Gefühl zum Richter machend, während doch die Natur, freilich auf nicht immer mühelosen Wege für uns, Material zu ganz objectiven Entscheidungsgründen darbietet.... Mit einem solchen Gefühl betrachtete ich seit längerer Zeit unter andern auch die Gattung *Epipactis* Rchb., und weil die Umgebung meines Aufenthaltsortes reichlich alle bis jetzt in deutschen Floren beschriebenen Formen darbot, so bestrebte ich mich, mit mir über dieselben einig zu werden; erfuhr...“

Danksagung

Für die Beschaffung und Bereitstellung der teilweise sehr umfangreichen historisch-botanischen Literatur, die vielen wertvollen Ratschläge und Hinweise, sowie die Möglichkeit einmaliges Herbariummaterial sichten zu dürfen, danke ich Herrn Dr. Hermann Manitz, Herbarium Haussknecht (JE) an der Friedrich Schiller Universität Jena, auf das herzlichste.

Ebenso ist Herrn Prof. Henrik Ærenlund Pedersen, Botanical Garden & Museum, Natural History Museum of Denmark, Copenhagen, für die Beschaffung historisch-botanischer Literatur vielmals zu danken.

Für die Unterstützung unserer Arbeit sind wir Frau Christa Hirschler und Frau Waltraut Bischoff vom Schlossmuseum Sondershausen, Kunstsammlung und Regionalgeschichte, sehr zu Dank verpflichtet. Für die Bereitstellung der Fotografie von T. Irmisch möchte sich der Verfasser bei Herrn Dr. Jürgen Pusch, Bad Frankenhausen, bedanken.

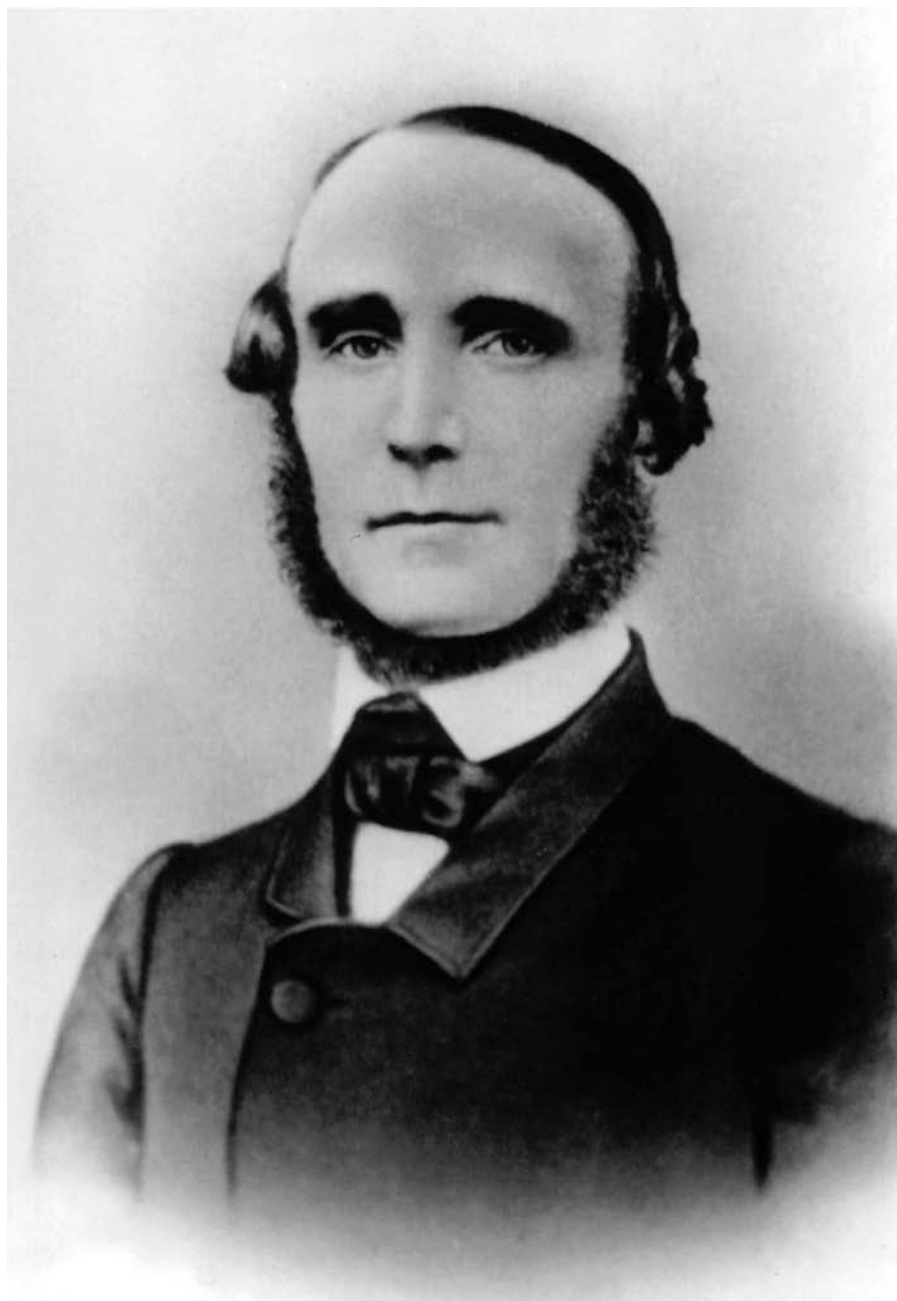


Abb. 1: Thilo Irmisch

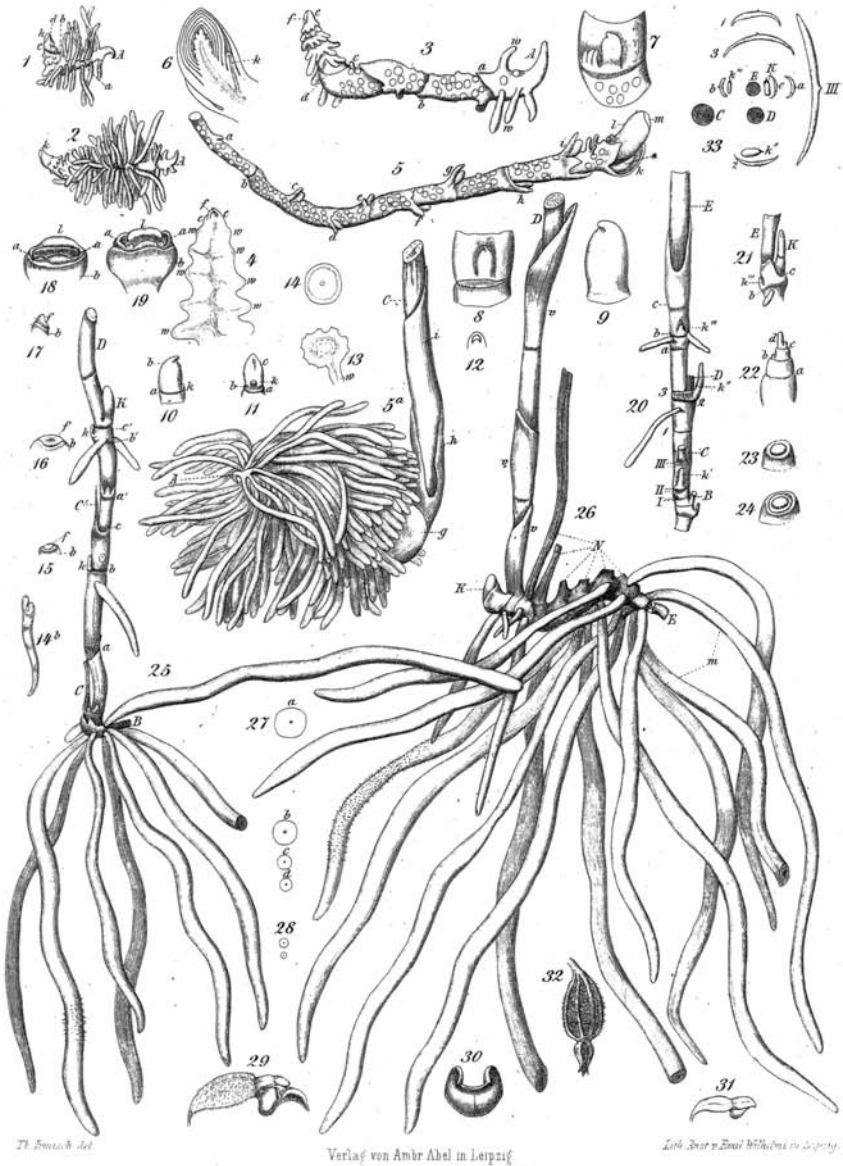


Abb. 2: Abbildungen aus einer Veröffentlichung von Th. Irmisch zur Morphologie der Orchideen (IRMISCH 1853)



Abb. 3: Herbarexemplar von *Epipactis viridiflora* (links) und *Cephalanthera damasonium* (rechts), Herbarium Haussknecht (JE), Jena



Abb. 4: Habitus, fakultativ allogame *Epipactis*
(= *Epipactis latifolia* c. *viridiflora* IRMISCH)



Abb. 5: Blütenstudie, fakultativ allogame
Epipactis (= *Epipactis latifolia* c. *viridiflora*
IRMISCH)



Abb. 6: Habitus, *Epipactis helleborine* s.str.
(= *Epipactis latifolia* d. *platyphylla* IRMISCH)



Abb. 7: Blütenstudie, *Epipactis helleborine* s. str.
(= *Epipactis latifolia* d. *platyphylla* IRMISCH)



Abb. 8: Herbarexemplare von *Epipactis latifolia* e. *brevifolia*, Herbarium Haussknecht (JE), Jena



Abb. 9: *Epipactis purpurata* SM. (= *Epipactis latifolia* e. *brevifolia* IRMISCH), Kloster Gerode

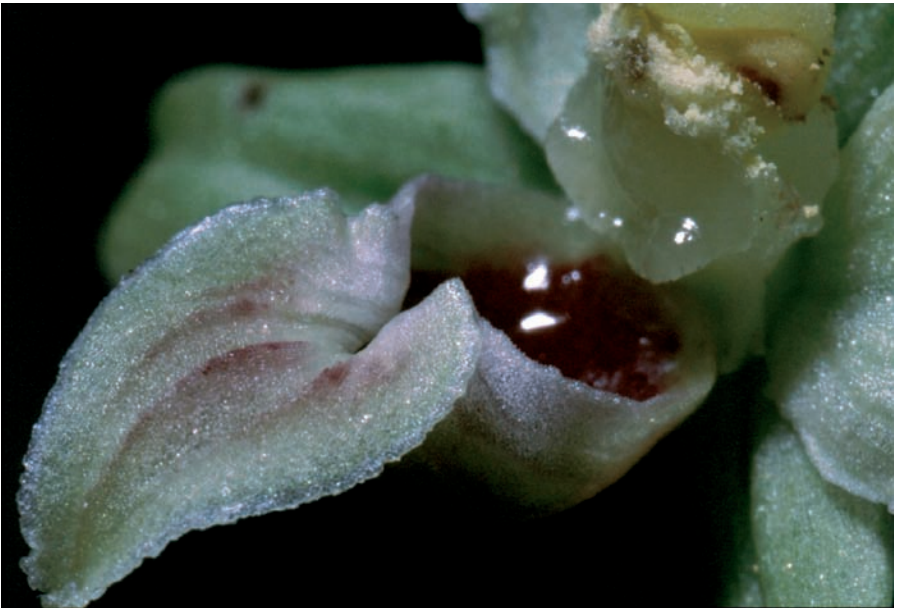


Abb. 10: Blütenstudie, *Epipactis leptochila* subsp. *leptochila*



Abb. 11: Blütenstudie, *Epipactis leptochila* subsp. *neglecta*

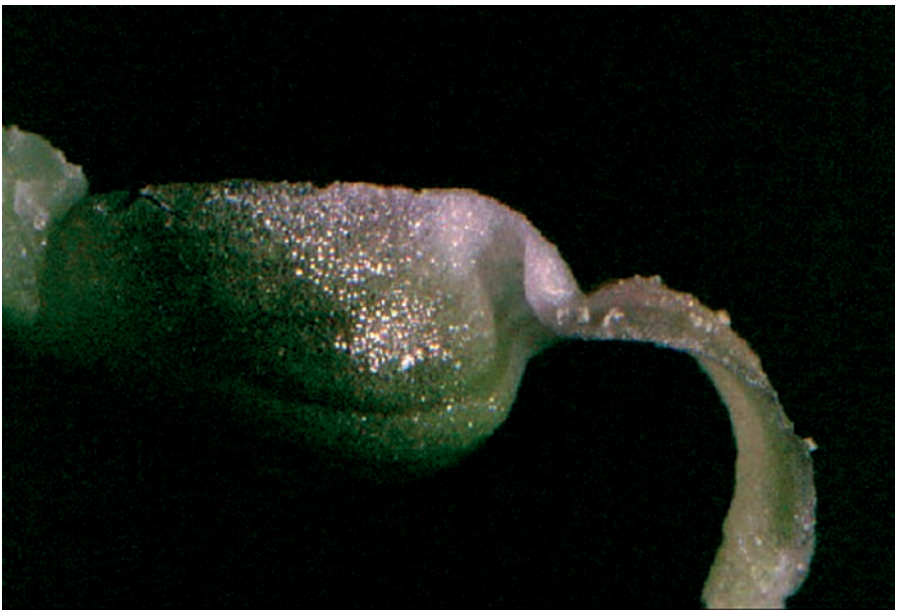


Abb. 12: Epichil und Hypochil von *Epipactis leptochila* subsp. *neglecta*, Seitenansicht



Abb. 13: Blütenstudie, *fakultativ allogame Epipactis*

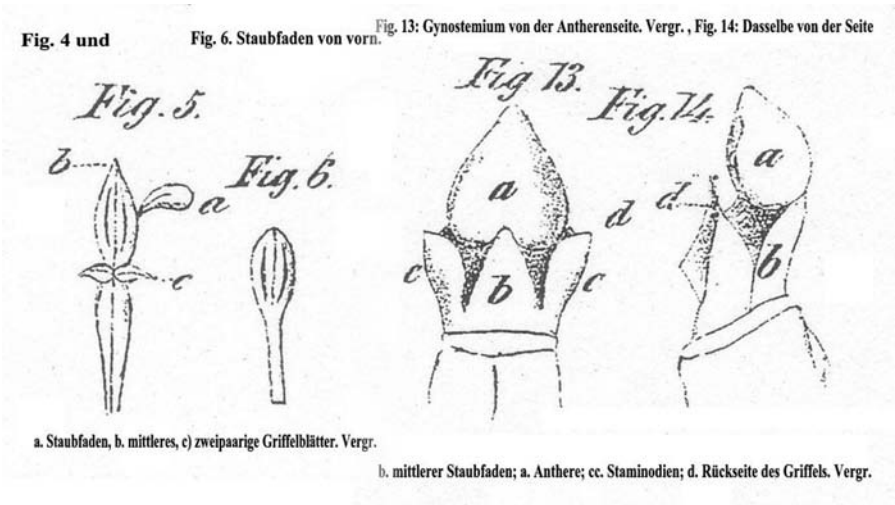


Fig. 4 und

Fig. 6. Staubfaden von vorn.

Fig. 13: Gynostemium von der Antherenseite. Vergr., Fig. 14: Dasselbe von der Seite

a. Staubfaden, b. mittleres, c) zweipaarige Griffelblätter. Vergr.

b. mittlerer Staubfaden; a. Anthere; cc. Staminodien; d. Rückseite des Griffels. Vergr.

Abb. 14: Skizzen aus der Veröffentlichung von Th. Irmisch zu den *Epipactis*arten der deutschen Flora (IRMISCH 1842)



Abb. 15: *Epipactis leptochila* subsp. *leptochila*, monströses Gynostemium

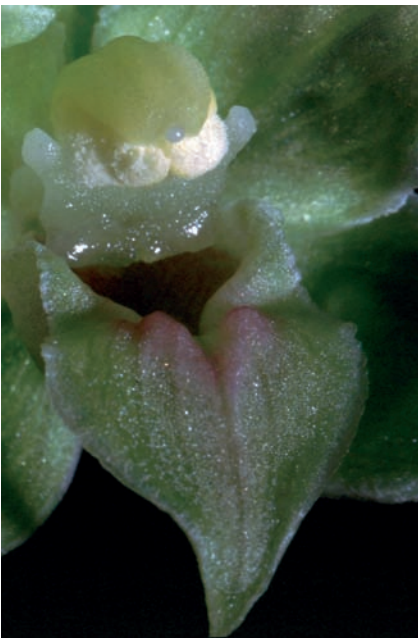


Abb. 16: *Epipactis leptochila* subsp. *leptochila*, mönströses Gynostemium, f. „*triostella*“

Literatur

- BARTEL, K.-J. & J. PUSCH (2005): Die Botaniker des Kyffhäusergebietes. Ein Beitrag zur Geschichte der floristischen Erforschung Nord-Thüringens und Südwest-Sachsen-Anhalts. – Weissdorn-Verlag Jena. 390 pp.
- BAUMANN, H. & S. KÜNKELE (1999): *Epipactis viridiflora* HOFFM. ex KROCK. 1814 besitzt Priorität gegenüber *Epipactis purpurata* Sm. 1828. – Journal Europäischer Orchideen 31(3): 624-633.
- BAUMANN, H., BLATT, H. & H. KRETZSCHMAR (2005): Die Orchideentaxa – Taxonomie, Systematik, Morphologie, Soziologie, Verbreitung und Gefährdung. Arbeitskreise Heimische Orchideen (Hrsg.), Die Orchideen Deutschlands. – Uhlstädt-Kirchhasel. 800 pp.
- BLUFF, M. J., FINGERHUTH, C. A., ESENBECK, C. G. N. & J. C. SCHAUER (1838): Compendium florum germaniae. Sectio I. Plantae phanerogamicae seu vasculosae. Norimbergae, J. L. Schrag. Thoms II.
- CRANTZ, H. J. (1769) : *Stirpium austriacarum*, Editio prima, Pars II, Fasc. VI. – Wien.
- DIETRICH, A. (1840): Flora des Königreichs Preussen oder Abbildung und Beschreibung der in Preussen wildwachsenden Pflanzen. – Achter Band, Verlag von Ludwig Oehmigke. Berlin.
- ECCARIUS, W. (2005): Zur Geschichte der Orchideenkunde in Deutschland. Arbeitskreise Heimische Orchideen (Hrsg.), Die Orchideen Deutschlands. – Uhlstädt-Kirchhasel. 800 pp.
- FLEISCHMANN, H. & K. RECHINGER (1905): Über eine verschollene Orchidee Niederösterreichs. – Österreichische Botanische Zeitschrift, LV. Jahrgang, N^o7, 267-271; Wien.
- GARCKE, A. (1849): Flora von Nord- und Mitteldeutschland. – 1. Auflage. Verlag von Karl Wiegandt. Berlin.
- GARCKE, A. (1878): Flora von Deutschland. – 13. Auflage. Verlag von Wiegandt, Hempel & Parey. Berlin.
- GARCKE, A. (1903): Illustrierte Flora von Deutschland. – 19. Auflage. Berlin.
- GODFERY, M. J. (1921): A new European *Epipactis*. – Journal of Botany (London) 59: 101-106.
- HOFFMANN, G. F. (1804): Deutschlands Flora oder Botanisches Taschenbuch für das Jahr 1804. Erster Theil. II. Abtheilung. Neue und Vermehrte Auflage. – Erlangen.
- IRMISCH, T. (1842): Bemerkungen über die *Epipactisarten* der deutschen Flora. – Linnæa 16(5): 417-462.
- IRMISCH, T. (1847): Nachtrag zu den Bemerkungen über die *Epipactisarten* der deutschen Flora – Linnæa 19(1): 113-124.
- IRMISCH, T. (1846): Systematisches Verzeichnis der in dem unterherrschaftlichen Theile der Schwarzburgischen Fürstentümer wildwachsenden phanerogamischen Pflanzen mit Angabe der wichtigsten Culturgewächse. – Druck und Verlag von Friedrich August Eupel. Sondershausen.
- IRMISCH, T. (1905): Beiträge zur Schwarzburgischen Heimatkunde. Erster Band [Abdruck des Beitr. XVIII, Reg.- u. Nachrichtenbl. 1875 Nr. 59]. Fürstliche Hofdruckerei von Freidrich Aug. Eupel. Sondershausen.
- IRMISCH, T. (1853): Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen. – Verlag von Ambrosius Abel. Leipzig. Mit VI Tafeln Abbildungen.
- JÄGER, E. J. & W. KLAUS (2005): Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Kritischer Band 4. – Spektrum Akademischer Verlag. 10. Auflage. 980 pp.

- KOCH, W. D. J. (1838): Synopsis der Deutschen und Schweizer Flora, enthaltend die genauer bekannten Pflanzen, welche in Deutschland, der Schweiz, in Preussen und Istrien wild wachsen.... – Verlag von Friedrich Wilmans. Frankfurt am Main.
- KOCH, W. D. J. (1846): Synopsis der Deutschen und Schweizer Flora, enthaltend die genauer bekannten phanerogamischen Gewächse so wie die cryptogamischen Gefäss-Pflanzen, welche in Deutschland, der Schweiz, in Preussen und Istrien wild wachsen.... – 2. Auflage, 1. Theil, Verlag von Gebhardt & Reiland. Leipzig.
- KROCKER, A. J. (1814): Florae Silesiaca Renovatae, Emendatae, Prius Ultra Nongentas... Bd. 3, *Epipactis*: 39-49. – Wratislaviae.
- KÜMPEL, H. (1982): Zur Kenntnis von *Epipactis leptochila* (GODF.) GODF. – Mitteilungen des Arbeitskreises Heimische Orchideen DDR 11: 29-35.
- KÜMPEL, H. (1996): Die wildwachsenden Orchideen der Rhön – Lebensweise, Verbreitung, Gefährdung, Schutz. – Jena (G.Fischer).
- LENK, K. (1999): Geschichte des Gymnasiums in Sondershausen vom 16. Jahrhundert bis 2000. – Sondershausen. 1. Auflage 1999.
- MAY, W. & H. KÖHLER (2002): Persönlichkeiten in Sondershausen, Thilo Irmisch (1816 - 1879). – Kulturamt der Stadtverwaltung Sondershausen. Druckerei Möbius. Artern.
- MEYER, G. F. W. (1836): Chloris Hanoverana oder nach den natürlichen Familien geordnete Übersicht der im Königreiche Hannover wildwachsenden sichtbar blühenden Gewächse und Farn. – Göttingen, bei Vandenhoeck & Ruprecht.
- MEYER, G. F. W. (1849): Flora des Königreichs Hannover oder Schilderung seiner Vegetation nach ihrem Verbreitungs- und Vertheilungszustande und deren geschichtlichem Verhalten. – Göttingen, bei Vandenhoeck & Ruprecht.
- MÜLLER, H. (1868): Beobachtungen an westfälischen Orchideen. – Verhandlungen des Naturhistorischen Vereins der Preußischen Rheinlande und Westfalens 25: 1-62.
- PEDERSEN, H. Æ. & J. REINHARDT (2005): Proposal to conserve the name *Epipactis purpurata* against *E. viridiflora* (Orchidaceae). – Taxon 54 (3): 836-837.
- REICHENBACH, H. G. (1850-1852): Orchideae in Flora Germanica Recensitae additis Orchideis Europae reliquae, reliqui Rossich Imperi, Algerii ergo Tentamen Orchidiographiae Europaeae iconibus illustratum. – Icones Florae Germanicae et Helveticae. Band 13/14. Lipsiae. (1851).
- REICHENBACH, H. G. L. (1830): Flora Germanica excursoria ex affinitate regni vegetabilis naturali disposita,... Band 1. – Lipsiae.
- REICHENBACH, H. G. L. (1831): Iconographia Botanica seu Plantae Criticae. Nona Centuria Tabularum. – Lipsiae.
- REICHENBACH, H. G. L. (1834): Gemeinnütziges Handbuch der Gewächskunde... von Dr. Johann Christoph Mössler. 3. Auflage, 3. Bd., Phanerogamia, Monoecia und Dioecia nebst Allgemeinem Register. – Altona.
- REINHARDT, J. & R. RICHTER (2003) [publ. 2004]: Bemerkungen zur Variabilität der Übersehenen Stendelwurz – *Epipactis neglecta* (KÜMPEL) KÜMPEL – in Nordwest- und Nordthüringen. (Orchidaceae). – Berichte aus den Arbeitskreisen Heimische Orchideen 20(2): 97-113.
- REINHARDT, J. & R. RICHTER (2005) [publ. 2006]: Bemerkungen zur Variabilität der Schmallippgen Stendelwurz – *Epipactis leptochila* subsp. *leptochila* (GODFERY) GODFERY (Orchidaceae) – in Nordwest- und Nordthüringen. – Berichte aus den Arbeitskreisen Heimische Orchideen 22(2): 78-95.

- RICHARD, L. C. (1818): De Orchideis europaeis adnotationes. – Mém. Mus. Hist. Nat. 4: 23-61. Paris.
- RÖHLING, J. C. (1812): Deutschlands Flora. Ein Botanisches Taschenbuch. – 2. Teil Phanerogamische Gewächse. Friedrich Wilmans. Frankfurt am Mayn. 2. Ausgabe.
- SCHLECHTENDAL, D. F. L. v. & E. SCHENCK (1846): Flora von Thüringen und den angrenzenden Provinzen. – Band VII, Heft 82 u. 83, Druck und Verlag von Friedrich Mauke. Jena.
- SCHLECHTENDAL, D. F. L. v., LANGETHAL, L. E., SCHENCK, E. & E. HALLIER (1880): Flora von Deutschland. – 5. Auflage, 4. Band, Verlag von Fr. Eugen Köhler. Jena.
- SCHÖNHEIT, F. C. H. (2006): Taschenbuch der Flora Thüringens. Rudolstadt 1850. Reprint. – Weissdorn Verlag Jena. 700 pp.
- SPRENGEL, C. K. (1793): Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. – Friedrich Vieweg dem ältern. Facsimile-Druck Berlin. Mayer & Müller 1893.
- TAUSCH, F. (1992): Bemerkenswerte *Epipactis*-Vorkommen in Niedersachsen, Osthessen und Unterfranken. – Berichte aus den Arbeitskreisen Heimische Orchideen 7(2): 111-121, 199.
- WALLROTH, K. F. W. (1822): Schedulae criticae de plantis florum halensis selectis. – Halle.
- YOUNG, D. P. (1970): Bestimmung und Verbreitung der autogamen *Epipactis*-Arten. – Jahresbericht des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal 23: 43-52.
- ZÜNDORF, H.-J., GÜNTHER, K.-F., KORSCH, H. & WESTHUS, W. (2006): Flora von Thüringen. – Weissdorn-Verlag Jena. 764 pp.

Anschrift des Verfassers:

Jürgen Reinhardt
Markt 16 · D-99955 Bad Tennstedt
E-Mail: Juer.Reinhardt@t-online.de

Bildnachweis:

Alle Fotos J. Reinhardt

Populationsgrößen und -entwicklung seltener und gefährdeter Orchideen auf Vertragsnaturschutzflächen in der Eifel und ausgewählten Gebieten im Hochsauerland

C. KÜHNE, H. KAM, C. LEX, A. METZMACHER, H. FUCHS, F. OPITZ,
W. SCHUBERT UND W. SCHUMACHER

1. Einleitung

In einer Publikation der „Jahresberichte des naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal“ von 1998 sind erste Ergebnisse 10 bis 15-jähriger Beobachtungen zur Populationsentwicklung von Orchideen in Offenlandbiotopen der Eifel vorgelegt worden (SCHUMACHER et al. 1998). Dabei konnte gezeigt werden, dass der überwiegende Teil der untersuchten Arten deutliche Zunahmen der Populationsgrößen erzielt hatte (> 100 % bis > 300 %).

Im Rahmen des Forschungsprojektes „Erfolgskontrolle des Vertragsnaturschutzes anhand der Populationsgrößen und -entwicklung seltener und gefährdeter Farn- und Blütenpflanzen“ wurde von 2004 bis 2006 im Auftrag des MUNLV NRW* untersucht, wie die Entwicklung von 44 seltenen und gefährdeten Pflanzenarten - darunter 18 Orchideenarten - auf ca. 100 Vertragsnaturschutzflächen in der Eifel und im Hochsauerland hinsichtlich der aktuellen Populationsgrößen und der Populationsentwicklung zu bewerten ist (KAM et al. 2007, SCHUMACHER 2007). Über die im Hinblick auf die Orchideenflora relevanten Ergebnisse wird im Folgenden berichtet.

2. Methoden

Zur Ermittlung der aktuellen **Populationsgrößen** der Orchideenarten wurden in der Regel alle größeren Vorkommen in den Regionen von zwei bis vier Personen gezählt und / oder mit Hilfe von Stichprobenverfahren (Sampling) geschätzt. Zur Anwendung kamen Random Sampling, Stratified Random Sampling und Systematic Sampling (näheres siehe KAM et al. 2007).

Um die Gesamtpopulation zu erfassen, wurde bei einer Reihe von Arten zusätzlich der Anteil vegetativer Pflanzen/Triebe ermittelt bzw. auf entsprechende Ergebnisse aus der Literatur zurückgegriffen (weitere Quellen s. SCHUMACHER et al. 1998).

* Dem Ministerium für Umwelt und Naturschutz, Landwirtschaft und Verbraucherschutz des Landes NRW sei für die Förderung des o. g. Projektes herzlich gedankt.

Um die **Populationsentwicklung** ausgewählter Arten in den letzten 30 bis 35 Jahren bewerten zu können, wurden die aktuellen Populationsgrößen mit denen der letzten drei Jahrzehnte verglichen. Hierzu wurden rund 150 Staatsexamens-, Diplom- und Doktorarbeiten ausgewertet, ferner umfangreiche Populationserhebungen des AHO NRW (Arbeitsgruppe Eifel) sowie insbesondere frühere Erhebungen von OPITZ (nicht publiziert) und SCHUMACHER (z. B. 1977, 1995).

3. Auswahl der Arten und ihre Verbreitung in NRW

Die im Rahmen des Projektes untersuchten Orchideen verteilen sich auf folgende Pflanzengesellschaften / Biotoptypen, die in der Eifel überwiegend seit mehr als 20 Jahren mit den Vertragsnaturschutzaufgaben des Landes NRW bewirtschaftet werden, im Hochsauerland seit 15-20 Jahren.

Kalkmagerrasen (Mesobromion), basenreiche Magerwiesen und -weiden (Arrhenatherion, Geranio-Trisetion, Cynosurion):

<i>Aceras anthropophorum</i>	Hängender Mensch
<i>Gymnadenia conopsea ssp. conopsea</i>	Große Händelwurz
<i>Gymnadenia conopsea ssp. densiflora</i>	Dichtblütige Händelwurz
<i>Hermidium monorchis</i>	Honigorchis
<i>Himantoglossum hircinum</i>	Bocks-Riemenzunge
<i>Ophrys apifera</i>	Bienen-Ragwurz
<i>Ophrys insectifera</i>	Fliegen-Ragwurz
<i>Orchis militaris</i>	Helm-Knabenkraut
<i>Orchis morio</i>	Kleines Knabenkraut
<i>Orchis purpurea</i>	Purpur-Knabenkraut
<i>Orchis tridentata</i>	Dreizähniges Knabenkraut
<i>Orchis ustulata</i>	Brand-Knabenkraut

Orchideen der Borstgrasrasen und Feuchtheiden (Violion caninae, Ericion tetralicis), Feuchtwiesen (Calthion, Molinion) und Kalksümpfe (Caricion davallianae)

<i>Coeloglossum viride</i>	Grüne Hohlzunge
<i>Dactylorhiza maculata</i>	Geflecktes Knabenkraut
<i>Dactylorhiza majalis</i>	Breitblättriges Knabenkraut
<i>Epipactis palustris</i>	Sumpf-Stendelwurz
<i>Platanthera bifolia</i>	Zweiblättrige Kuckucksblume
<i>Pseudorchis albida</i>	Weißer Höswurz

Am Beispiel von Verbreitungskarten (TK25-Quadranten) aus dem NRW-Atlas (HAEUPLER et al. 2003) werden sechs Arten vorgestellt, die in NRW nur in bestimmten Naturräumen vorkommen (Abb. 1-3, 5-6) oder eine starke Abnahme im Vergleich zu früheren Erhebungen zeigen (Abb. 4).

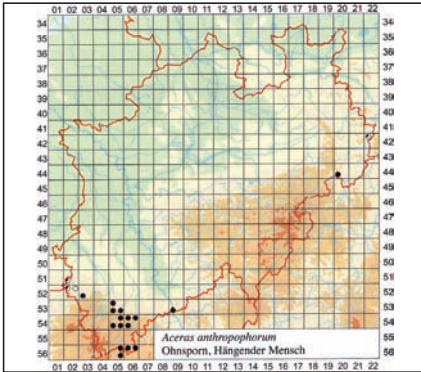


Abb. 1: Verbreitung von *Aceras anthropophorum* in NRW (aus: HAEUPLER et al. 2003)

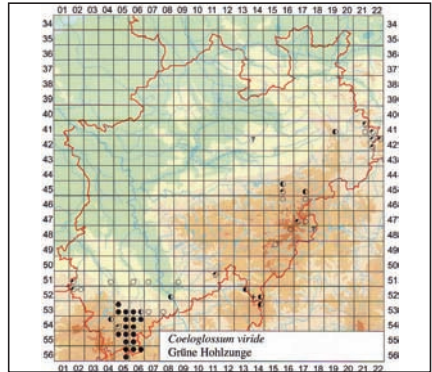


Abb. 2: Verbreitung von *Coeloglossum viride* in NRW (aus: HAEUPLER et al. 2003)

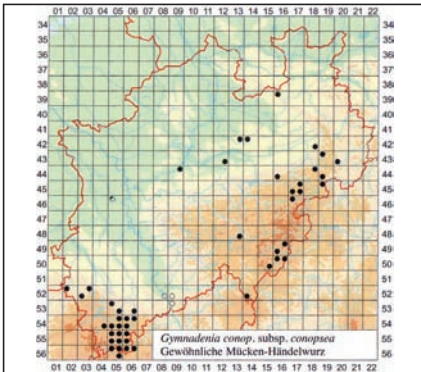


Abb. 3: Verbreitung von *Gymnadenia conopsea* ssp. *conopsea* in NRW (aus: HAEUPLER et al. 2003)

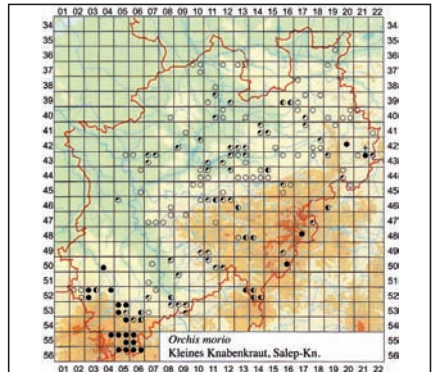


Abb. 4: Verbreitung von *Orchis morio* in NRW (aus: HAEUPLER et al. 2003)

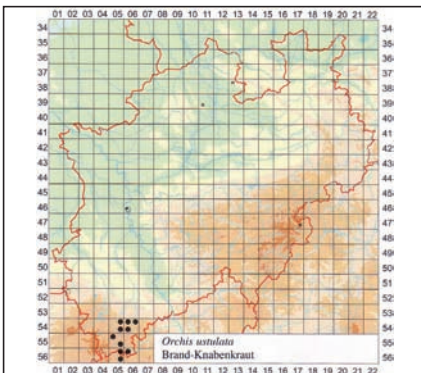


Abb. 5: Verbreitung von *Orchis ustulata* in NRW (aus: HAEUPLER et al. 2003)

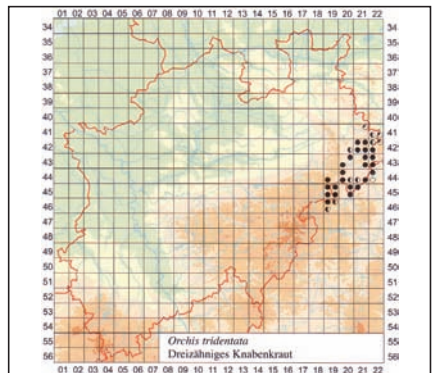


Abb. 6: Verbreitung von *Orchis tridentata* in NRW (aus: HAEUPLER et al. 2003)

4. Aktuelle Populationsgrößen der untersuchten Arten

Die Ermittlung der aktuellen Populationsgrößen wird am Beispiel von sechs ausgewählten Arten dargestellt (Tab. 1-6). Bei den untersuchten Fundorten handelt es sich überwiegend um die jeweils größten bekannten Vorkommen im nordrhein-westfälischen Teil der Eifel. Im Vergleich dazu konnten im Hochsauerland nur relativ wenige Populationen exemplarisch erfasst werden.

Die Gesamtzahl der Fundorte ist erwartungsgemäß deutlich größer als die in den Verbreitungskarten (Abb. 1 bis 6), welche auf Quadrantenbasis dargestellt sind. Zur Berechnung der aktuellen Gesamtpopulation wurde jeweils die höchste Bestandszahl blühender Pflanzen pro Fläche im Untersuchungszeitraum 2002 - 2005(6) zugrunde gelegt und der Anteil vegetativer Pflanzen / Triebe nach Zählung oder Schätzung bzw. Literaturangaben hinzugefügt. Bei den angegebenen Gesamtgrößen der Populationen handelt es sich i.d.R. um Mindestgrößen.

Anhand der Tabellen 1-6, vor allem aber der Tabelle 7, wird deutlich, dass viele der untersuchten Orchideen auch aus landesweiter Sicht bemerkenswert große Populationen aufweisen (s. Farbbilder im Anhang). Dies gilt insbesondere für *Aceras anthropophorum*, *Dactylorhiza maculata*, *Dactylorhiza majalis*, *Epipactis palustris*, *Gymnadenia conopsea ssp. conopsea*, *Platanthera bifolia* sowie für die landesweit größten Populationen von *Orchis morio*, *Orchis tridentata* und *Herminium monorchis* und die größte westdeutsche Population von *Coeloglossum viride*. Dagegen können die übrigen Vorkommen von *Herminium* sowie die von *Pseudorchis albida* aufgrund ihrer relativ geringen und stark schwankenden Populationsgrößen noch nicht als gesichert gelten.

Tab. 1: Die größten Populationen von *Aceras anthropophorum* 2002 - 2006 im nordrhein-westfälischen Teil der Eifel. Anzahl der Fundorte insgesamt: 65 (HAEUPLER et al. 2003, AHO, schr. Mitt.) Anteil blühender Pflanzen in den Populationen: 67% bis 7%. Gesamtgröße der u.g. Populationen: mind. 32.000 Pflanzen (67% blühend, 33% vegetativ) Kartierung: KAM, KÜHNE, LEX, OLZEM, OPITZ, SCHUMACHER, WEHNER

Fundort	Anzahl blühender Pflanzen/Jahr				
	2002	2003	2004	2005	2006
Tiesberg bei Iversheim	4.419	1.360	3.850	4.330	5.130
Hühlesberg bei Iversheim	2.450	-	2.250	1.750	-
Hänge an der B51 S Arloff	980	-	-	-	760
Kalkmagerrasen NÖ Holzheim	280	-	-	-	-
Schafberg bei Pesch	1.430	350	850	-	1.130
Bürvenicher Berg bei Mech.-Berg	5.800	-	-	-	-
Biesberg bei Muldenau	5.400	-	-	-	-
Galgenberg bei Embken	365	-	-	-	-
Fläche N Galgenberg	197	-	-	-	-

Tab. 2: Die größten Populationen von *Coeloglossum viride* 2002 - 2005 im nordrhein-westfälischen Teil der Eifel. Anzahl der Fundorte insgesamt: 45 (HAEUPLER et al. 2003, AHO 2001 schr. Mitt.) Anteil der blühenden Pflanzen in den Populationen: ca. 100% Größe der u.g. Populationen: mind. 3300 Pflanzen (100% blühend, 0% vegetativ ?) Kartierung: KAM, KÜHNE, LEX, METZMACHER, OLZEM, OPITZ, SCHUMACHER, WEHNER

Fundort	Anzahl blühender Pflanzen/Jahr				
	2002	2003	2004	2005	2006
Sistig-Krekeler Heide	2.154	-	-	-	-
Biesberg bei Muldenau	247	-	48	645	-
N Höneberg bei Ripsdorf	-	-	-	125	-
Griesbeul bei Alendorf	-	100	-	170	-
Büschelsberg (Auf AB) bei Ripsdorf	28	25	20	90	-
Große Jücht bei Wachendorf	55	45	45	90	55
Bürvenicher Berg bei Mechernich-Berg	-	-	72	51	60
Seidenbachtal bei Bl.heimerdorf, 1Teilfläche	-	50	31	-	-

Tab. 3: Die größten Populationen von *Gymnadenia conopsea ssp. conopsea* 2003 und 2005 im nordrhein-westfälischen Teil der Eifel sowie eine Population aus dem Sauerland. Anzahl der Fundorte insgesamt: ca. 200 Anteil blühender Pflanzen in den Populationen: 80 - 50 % Gesamtgröße der u.g. Populationen: mind. 145.000 (80 % blühend, 20% vegetativ) Kartierung: KAM, KÜHNE, LEX, METZMACHER

Fundort	Anzahl blüh. Pflanzen/Jahr	
	2003	2005
Alendorf, 4 Teilflächen	27.000	-
Froschberg bei Blankenheimerdorf	13.000	6.700
Seidenbachtal bei Blankenheimerdorf	40.000	-
Fuchsloch Süd bei Ahrhütte	1.300	-
Kalkmagerrasen am Sportplatz Dahlem	-	2.173
Gillesbachtal bei Marmagen	14.000	11.000
Schafberg bei Pesch	-	5.182
Lambertsberg bei Holzheim	-	5.782
Hirnberg bei Nöthen	-	1.310
Kuttenberg bei Eschweiler	-	4.604
Wachendorfer Mooth	-	2.982
Bürvenicher Berg bei Mech. - Berg	-	16.000
Galgenberg bei Embken	-	4.04

Tab. 4: Die größten Populationen von *Orchis morio* 2002 - 2005 im nordrhein-westfälischen Teil der Eifel. Anzahl der Fundorte insgesamt: 30 (HAEUPLER et al. 2003, AHO 2001 schr. Mitt.) Anteil blühender Pflanzen in den Populationen: je nach Jahr und Fläche 50% - 90 %. Gesamtgröße der u.g. Populationen: mind. 12.000 Pflanzen (90% blühend, 10% vegetativ) Kartierung: KAM, KÜHNE, LEX, METZMACHER, OPITZ, SCHUMACHER, WEHNER

Fundort	Anzahl blühender Pflanzen/Jahr				
	2002	2003	2004	2005	2006
Bedesdell (Mitte) bei Hammerhütte	3.700	-	6.130	7.449	-
Bedesdell (übrige Flächen)	-	-	2.354	-	-
Seidenbachtal S bei Bl.heimerdorf	110	130	165	140	330
Seidenbachtal N, 2 Teilflächen	75	145	240	240	300
Kalvarienberg bei Alendorf	43	37	91	41	-
"Am Katzenzoll" bei Alendorf	-	-	47	13	-
N "Eisenkuhl" bei Dahlem	-	35	64	70	-

Tab. 5: Die größten Populationen von *Orchis ustulata* 2002 - 2005 im nordrhein-westfälischen Teil der Eifel. Anzahl der Fundorte insgesamt: 59 (HAEUPLER et al. 2003, AHO 2001 schr. Mitt.) Anteil blühender Pflanzen in den Populationen: je nach Jahr und Fläche 40% - 76 %. Gesamtgröße der u.g. Populationen: mind. 5.500 Pflanzen (76% blühend, 24% vegetativ) Kartierung: KAM, KÜHNE, KRAFT, LEX, MEINE, OPITZ, SCHUMACHER, WEHNER

Fundort	Anzahl blühender Pflanzen/Jahr				
	2002	2003	2004	2005	2006
“Auf dem Wollweg” bei Gilsdorf	1.280	1.150	1.400	2.100	1.740
Schnurtal bei Harzheim	500	570	590	550	380
Hühlesberg bei Iversheim	81	60	60	63	67
Griesbeuel bei Alendorf	700	330	919	1.030	-
Büschelsberg (- Auf Aß) bei Ripsdorf	420	340	405	380	-
Froschberg bei Bl.heimerdorf	150	45	70	195	196

Tab. 6: Die größten Populationen von *Dactylorhiza maculata* 2002 - 2005 im nordrhein-westfälischen Teil der Eifel. Anzahl der Fundorte insgesamt: 223 (HAEUPLER et al. 2003, AHO 2001 schr. Mitt.) Anteil blühender Pflanzen in den Populationen: je nach Jahr und Fläche 60 - 80 %. Größe der u.g. Populationen: mind. 142000 Pflanzen (80% blühend, 20% vegetativ) Kartierung: HECK, KAM, KRAFT, KÜHNE, LEX, METZMACHER, OPITZ, SCHUMACHER, SIEPRATH, WEHNER

Fundort	Anzahl blühender Pflanzen/Jahr			
	2002	2003	2004	2005
SE von “Dallwegen” bei Nettersheim	1.600	929	-	1.602
N Forsthaus bei Baasem	-	1.000	-	1.300
Sistig-Krekeler Heide	90.000	-	-	-
“Mäusenest” bei Berk	-	13.400	-	-
Dahlemer Binz	-	2.200	-	-
Leuwersberg bei Kronenburg	-	1.085	-	500
Hardt bei Baasem	-	3.757	2.924	1.500
Schavener Heide bei Firmenich	-	-	2.436	-
Rinner Heide bei Kall	-	-	-	3.300

Besonders hervorzuheben ist, dass die Populationsgrößen der meisten Gebiete wie auch die Größe der Gesamtpopulationen (Tab. 7) im Vergleich zu den Ergebnissen von 1998 (SCHUMACHER et al.) teilweise stark zugenommen haben, so dass der schon damals feststellbare positive Trend sich weiter fortgesetzt und z.T. noch verstärkt hat. Dabei ist zu berücksichtigen, dass aufgrund ungünstiger Witterung bei vielen Orchideenarten der Anteil blühender Pflanzen von Jahr zu Jahr erheblich schwanken kann, so dass zur Ermittlung der Gesamtpopulation die vegetativen Pflanzen ebenfalls erfasst werden müssen, was in der Vergangenheit oft nicht geschehen ist.

Tab. 7: Aktuelle Populationsgrößen der untersuchten Orchideenarten im Überblick
 1 = blühende Pflanzen, 3 = blühende und vegetative Pflanzen

Art	Anzahl der untersuchten Fundorte mit Populationsgrößen von				Gesamtgröße der untersuchten Populationen	Anzahl der Fundorte, E: Eifel, S: Sauerland (HSK)
	>10000	1000 -10000	200 -1000	< 200		
<i>Aceras anthropophorum</i> Hängender Mensch	-	5	3	3	32.000 ³	65 E
<i>Coeloglossum viride</i> Grüne Hohlzunge	-	1	1	6	3.300 ³	45 E
<i>Dactylorhiza maculata</i> Geflecktes Knabenkraut	3	7	-	-	142.000 ³	223 E
<i>Dactylorhiza majalis</i> Breitblättriges Knabenkraut	-	11	4	-	53.000 ³	~ 150 ES
<i>Epipactis palustris</i> Sumpf-Stendelwurz	2	1	1	-	34.300 ³	13 E
<i>Gymnadenia conopsea</i> ssp. <i>conopsea</i> Gewöhnliche Händelwurz	5	10	-	-	155.000 ³	~ 200 ES
<i>Gymnadenia conopsea</i> ssp. <i>densiflora</i> Dichtblütige Händelwurz	-	1	1	4	5.400 ³	17 E
<i>Herminium monorchis</i> Honigorchis	-	1	1	1	3.000 ³	9 E
<i>Himantoglossum hircinum</i> Bocks-Riemenzunge	-	1	1	3	2.700 ³	18 E
<i>Ophrys apifera</i> Bienen-Ragwurz	-	-	5	5	3.330 ³	~ 90 ES
<i>Ophrys insectifera</i> Fliegen-Ragwurz	-	1	8	-	5.300 ³	>250 ES
<i>Orchis militaris</i> Helm-Knabenkraut	-	-	1	1	940 ³	15 E
<i>Orchis morio</i> Kleines Knabenkraut	-	2	2	3	12.000 ³	30 E
<i>Orchis purpurea</i> Purpur-Knabenkraut	-	2	2	-	4.000 ³	37 E
<i>Orchis tridentata</i> Dreizähliges Knabenkraut	1	-	-	-	42.000 ³	>20 S
<i>Orchis ustulata</i> Brand-Knabenkraut	-	2	3	1	5.500 ³	59 E
<i>Platanthera bifolia</i> Zweiblättrige Kuckucksblume	1	1	2	4	36.000 ³	68 E
<i>Pseudorchis albida</i> Weiße Höswurz	-	-	-	3	400 ¹	5 E

Bei *Orchis ustulata* beispielsweise liegt der Anteil blühender Pflanzen abhängig von Standort und Jahr zwischen 26% und 98% (Tab. 8). Es fällt auf, dass die unmittelbar benachbarten Gebiete Tiesberg und Hühlesberg über die Jahre ähnliche Werte zeigen, während der weiter entfernte Wuchsort bei Nettersheim-Pesch deutlich niedrigere Anteile blühender Pflanzen aufweist.

Bei *Ophrys apifera* schwankt der Blühanteil der Population im Wachendorfer Mooth sogar zwischen 3% und 70% (Tab. 9). Von der Anzahl blühender Pflanzen allein kann man daher kaum auf die Gesamtgröße der Population schließen, wenn nicht auch die Daten „günstiger Jahre“ bekannt sind. Zur Absicherung der Größe der *Ophrys apifera* -Populationen empfiehlt es sich daher, zusätzlich die bereits im Herbst erscheinenden Rosetten der Art zu erfassen. Ähnliche Populationschwankungen sind in der Region z. B. auch von *Aceras anthropophorum* und *Himantoglossum hircinum* bekannt (s. WEIS 2001).

Tab. 8: Prozentualer Anteil blühender Pflanzen zwischen 1992 und 2000 für drei kleinere Populationen von *Orchis ustulata* bei Iversheim und Nettersheim-Pesch

Fundort	Anteil (%) blühender Pflanzen an der Gesamtpopulation						
	1992	1993	1994	1995	1996	1997	2000
Hühlesberg bei Iversheim	-	78	66	70	53	44	63
Tiesberg bei Iversheim	98	88	63	85	74	56	49
Hügel NW Pesch	45	33	50	42	26	32	-

Tab. 9: Prozentualer Anteil blühender Pflanzen zwischen 1991 und 1999 für eine Population von *Ophrys apifera* bei Wachendorf

Fundort	Anteil (%) blühender Pflanzen an der Gesamtpopulation				
	1991	1992	1993	1997	1999
Wachendorfer Mooth	70	3	17	24	50

5. Populationsentwicklung während der letzten Jahrzehnte

Ebenso wichtig wie die Kenntnis der aktuellen Populationsgrößen ist die Ermittlung der Populationsentwicklung über längere Zeiträume, was aber aufgrund der unzureichenden Datenlage häufig schwierig ist. So liegen für die Untersuchungsgebiete aus den Jahren 1970-1984 mit Ausnahme des Kreises Euskirchen nur relativ wenige Daten vor, während mit Beginn der Vertragsnaturschutzmaßnahmen ab 1985 – in manchen Regionen erst ab 1990 – Populationsgrößen regelmäßiger erfasst wurden.

In Tabelle 10 ist die Populationsentwicklung von 17 Arten an rund 45 Fundorten in der Eifel dargestellt. Danach haben die meisten Populationen zwischen 1970 und

2006 deutlich zugenommen, oftmals um das fünf- bis zehnfache, z.T. sogar noch darüber hinaus, so z.B. bei *Aceras anthropophorum*, *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza maculata* und *Epipactis palustris*.

Mehr oder weniger gleichbleibende Populationen finden sich z.B. bei *Dactylorhiza majalis* im Seidenbachtal, bei *Ophrys apifera* am Bürvenicher Berg und bei *Gymnadenia conopsea* ssp. *densiflora* am Hammersberg, was jedoch nicht negativ zu sehen ist. Denn wenn größere Vorkommen gefährdeter Arten auf Vertragsnaturschutzflächen über längere Zeiträume \pm stabil bleiben, ist dies ebenfalls positiv zu bewerten.

Nur sehr wenige Populationen zeigen leichte Rückgänge. So hat es z.B. den Anschein, dass die erst 1989 entdeckte größte Population von *Himantoglossum hircinium* auf dem Klosberg bei Gilsdorf wieder in Abnahme begriffen ist, wenn nur die blühenden Pflanzen betrachtet werden. Vergleicht man dagegen die von WEIS (2001) festgestellte Anzahl von 700 Rosetten im Zeitraum 1995 – 2000 mit der aktuellen Zahl von 1600 (2001 - 2005), so ist eine signifikante Zunahme der Population festzustellen. Dies verdeutlicht nochmals den Nachteil der alleinigen Erfassung blühender Pflanzen bei der Schätzung von Populationsgrößen und Entwicklungstrends, insbesondere bei Orchideen. Daher sollte die Interpretation derartiger Daten im Hinblick auf Rückgang oder Zunahme von Populationen entsprechend differenziert erfolgen.

Für den **Hochsauerlandkreis** standen zum Zeitpunkt der Untersuchungen nur in begrenztem Umfang Daten zur Verfügung. Dies gilt sowohl für aktuelle als auch zurückliegende Angaben zu Populationsgrößen. Daher sind in Tabelle 11 nur wenige Vorkommen seltener und gefährdeter Arten aus dem Hochsauerlandkreis dargestellt.

Auch wenn eine positive Populationsentwicklung derzeit nur für diese Arten dokumentiert ist, zeichnen sich im Hochsauerlandkreis ebenfalls überwiegend günstige Bestandsentwicklungen auch für andere Farn-/Blütenpflanzen auf Vertragsnaturschutzflächen ab. Besonders bemerkenswert ist hier die landesweit bedeutsame Population von *Orchis tridentata*, die seit 1988 um ca. 700% zugenommen hat.

Tabelle 10: Populationsentwicklung seltener und gefährdeter Orchideenarten in der Eifel zwischen 1972 und 2005(6). Aufgeführt sind für die genannten Zeiträume jeweils die höchsten bekannten Werte
 1 = blühende Pflanzen, 3 = blühende + vegetative Pflanzen, - = keine Daten verfügbar, ? = nicht oder vermutlich nicht im Gebiet vorhanden

Art	Fundort	1972 - 1978	1979 - 1985	1986 - 1990	1991 - 1995	1996 - 2000	2001 - 2005/6
<i>Aceras anthropophorum</i> ¹ Hängender Mensch	Bürvenicher Berg bei Mechernich-Berg	-	404	~ 500	1441	2300	5800
	Hühlesberg bei Iversheim	67	-	80	1100	1760	2450
	Tiesberg bei Iversheim	150	-	-	2510	3940	5130
	Schafberg bei Pesch	8	19	19	1243	1400	1430
	Kuttenberg bei Eschweiler	?	6	7	46	55	65
	Halsberg bei Gilsdorf	?	?	?	23	28	95
<i>Coeloglossum viride</i> ¹ Grüne Hohlzunge	Sistig-Krekeler-Heide	100	~ 500	-	700	1450	2132
	Große Jüsch bei Wachendorf	7	-	10	45	73	90
	Griesbeuel bei Alendorf	~ 40	-	25	~ 150	100	125
	Büschelsberg / „Auf Aß“ bei Ripsdorf	~ 15	-	> 20	-	140	90
<i>Dactylorhiza maculata</i> ¹ Geflecktes Knabenkraut	Schavener Heide	-	-	-	>1000	2160	2500
	Leuwersberg bei Kronenburg	-	~ 500	-	-	1500	1100
	Mäusenest bei Berk	-	~ 500	-	-	10000	13000
<i>Dactylorhiza majalis</i> ¹ Breitblättriges Knabenkraut	Genfbachtal bei Nettersheim	> 800	> 900	-	-	3400	3700
	Kalksumpf bei Feusdorf	-	600	-	-	-	780
	Kreuzfeld bei Sistig	> 1000	-	-	-	4700	4080
	Seidenbachtal bei Blankenheimerdorf	-	~ 2000?	3000	3000	3300	3800
<i>Epipactis palustris</i> ³ Sumpf-Stendelwurz	Kalksumpf bei Feusdorf	-	-	-	411	-	2201
	Kalksumpf bei Ripsdorf	> 1000 ¹	-	~ 3000 ¹	-	4000 ¹	9100 ³
<i>Gymnadenia conopsea</i> <i>ssp. conopsea</i> ¹ Gewöhnliche Händelwurz	Kuttenberg bei Eschweiler	~ 300	> 400	> 400	3000	3500	4604
	Lambertsberg bei Holzheim	~ 1000	-	-	3000	4000	5782
	Froschberg bei Blankenheimerdorf	~ 3000	-	-	-	8000	13000
	Seidenbachtal bei Blankenheimerdorf	-	>10000	-	-	-	40000

Art	Fundort	1972 - 1978	1979 - 1985	1986 - 1990	1991 - 1995	1996 - 2000	2001 - 2005/6
<i>G. con. ssp. densiflora</i> ¹ Dichtbl. Händelwurz	Hämmersberg bei Alendorf	-	~ 3000	-	-	2800	3600
<i>Herminium monorchis</i> ¹ Honigorchis	Reinersberg bei Dollendorf	~ 250	-	-	-	600	2200
	Fuchsloch bei Ahrhütte	96	-	-	-	-	370
	Seidenbachtal bei Blankenheimerdorf	~ 200	-	-	-	-	160
<i>Himantoglossum hircinum</i> ¹ BocksRiemenzunge	Klosberg bei Gilsdorf	?	?	~ 30	181	377	235
<i>Ophrys apifera</i> ¹ Bienen-Ragwurz	Wachendorfer Mooth	25	30	10	7	65	65
	Kuttenberg bei Eschweiler	~ 30	40	30	150	300	200
	Lambertsberg bei Holzheim	15	-	-	-	-	180
	Bürvenicher Berg bei Mechernich-Berg	-	154	-	221	-	192
<i>Orchis militaris</i> ¹ Helm-Knabenkraut	Büschelsberg/" Auf Aß" bei Ripsdorf	~ 200	-	-	345	540	610
<i>Orchis morio</i> ¹ Kleines Knabenkraut	Hänge bei Hammerhütte	~ 2000	~ 2000	-	-	4300	7500
	Seidenbachtal bei Blankenheimerdorf	> 300	-	600	310	-	330
<i>Orchis purpurea</i> ¹ Purpur-Knabenkraut	Kuttenberg bei Eschweiler	~ 100	350	353	730	875	1040
	Hirnberg bei Nöthen	~ 200	-	100?	600	575	1758
<i>Orchis ustulata</i> ¹ Brand-Knabenkraut	„Am Wollweg“ bei Gilsdorf	-	-	> 450	1235	1165	2100
	Schnurtal bei Harzheim	~ 250	300	500	632	563	590
	Büschelsberg/" Auf Aß" bei Ripsdorf	~ 50	-	30	398	384	420
	Griesbeuel bei Alendorf	~ 100	-	-	468	~ 350	1040
<i>Platanthera bifolia</i> ¹ Zweiblättr. Kuckucksblume	Sistig-Krekele Heide (2 Teilflächen)	-	~ 1000	-	-	~ 1500	8500
<i>Pseudorchis albida</i> ¹ Weiße Höswurz	Haardt bei Baasem	8	-	-	20	70	70
	„Auf Ehrend“ bei Baasem	-	30	100	-	31	80
	Leuwersberg bei Kronenburg	15	-	60	60	250	50

Tab. 11: Populationsentwicklung ausgewählter Arten im Hochsauerlandkreis zwischen 1988 und 2005
 1 = blühende Pflanzen

Art	Fundort	Maximale Populationsgröße		
		1988	1996/98	2005
<i>Dactylorhiza majalis</i> ¹ Breitblättriges Knabenkraut	„Irrgeister“		1.900	3.400
	Springebachtal (3 FI)		>100	253
<i>Ophrys insectifera</i> ¹ Fliegen-Ragwurz	NSG Dahlberg	200 - 300	500 - 600	1.362
<i>Orchis tridentata</i> ¹ Dreizähniges Knabenkraut	NSG Dahlberg	3.000 - 5.000	10.000 - 20.000	35.700

6. Wirksamkeit des Vertragsnaturschutzes

Wertet man die Ergebnisse der Kapitel 4 und 5 aus, so lässt sich im Hinblick auf die Orchideenflora der Offenlandbiotope in der nordrhein-westfälischen Eifel für die meisten Arten ein positiver bis sehr positiver Trend in den letzten Jahrzehnte belegen (Tab. 12 u. 13), der tendenziell auch für das Hochsauerland zutrifft. Denn der mittel- bis langfristige Entwicklungstrend zeigt auf fast 60% der untersuchten Flächen eine Zunahme um das 5- bis 10-fache bzw. >10-fache der früheren Populationsgrößen. Aber auch Zunahmen um das 2- bis 5-fache und konstante Populationsgrößen auf relativ hohem Niveau sind durchaus positiv zu bewerten, denn sie belegen ebenfalls, dass die wieder eingeführten extensiven Nutzungen wirksam waren.

Die Ursachen für die oben dargestellte positive Entwicklung lassen sich eindeutig auf den jahrzehntelangen, kontinuierlichen Vertragsnaturschutz auf großer Fläche (aktuell ca. 4.000 ha) zurückführen. Über diese sehr effiziente integrative Naturschutzstrategie mit rund 200 landwirtschaftlichen Betrieben im nordrhein-westfälischen Teil der Eifel (überwiegend Milchviehbetriebe im Haupterwerb!) ist mehrfach berichtet worden (vgl. inbes. SCHUMACHER et al. 1998, ferner SCHUMACHER 1988, 1995, 2000, 2003, 2005, 2007a-c, WEIS 2001). Nach unserer Einschätzung waren und sind hierbei mehrere Faktoren entscheidend, die im Folgenden kurz dargestellt werden vergl. Farbbilder ab Seite 324:

- frühzeitige Einbeziehung noch vorhandener artenreicher Berg- und Feuchtwiesen, Magerwiesen und -weiden auf ca. 400 ha in den Vertragsnaturschutz.
- Renaturierung von rund 1000 ha brachliegenden, verfilzten und teilweise verbuschten Magerrasen, Heiden, Bergwiesen, Feuchtwiesen und Kalksümpfen zwischen 1985 und 1993 mit anschließender Nutzung als extensive Heuwiesen oder Beweidung mit Rindern bzw. zwei großen Schafherden in Hütelhaltung (seit 1987 bzw. 1989).

- Restitution von Magerrasen, Berg- und Feuchtwiesen, Heiden und Heidemooren nach Beseitigung florenfremder Aufforstungen und gehölzreicher Sukzessionsstadien auf rund 150 ha.

Von besonderer Bedeutung war hierbei, wie schon früher erwähnt (SCHUMACHER et al. 1998, WEIS 2001), die Schaffung günstiger Keimungsbedingungen durch regelmäßige Beweidung und / oder Mahd sowie die jetzt wieder vorhandene Vernetzung in Biotopverbundsystemen. Hiermit dürfte sich auch die Etablierung einer Reihe neuer Vorkommen von *Aceras anthropophorum*, *Himantoglossum hircinum*, *Ophrys apifera*, *Ophrys insectifera*, *Orchis ustulata*, *Platanthera bifolia* u.a. während der letzten 15 Jahre erklären lassen. Wichtig waren aber auch die oben erwähnten umfangreichen Maßnahmen zur Renaturierung und Restitution (Erläuterungen hierzu siehe z.B. Texte zu den Farbbildern 11-13, 15).

Dass sich bei einigen besonders Wärme liebenden Arten (*Aceras anthropophorum*, *Himantoglossum hircinum* und *Ophrys apifera*) zusätzlich die Klimaerwärmung positiv ausgewirkt haben könnte, ist durchaus wahrscheinlich (siehe bereits SCHUMACHER et al. 1998). Derartige Effekte sind nach unseren Beobachtungen jedoch im Wesentlichen nur auf extensiv genutzten Flächen ohne verdämmende Filzschicht festzustellen.



Tab. 1a: Großflächige, extensiv genutzte Grünlandkomplexe, wie hier mit ca. 60 ha artenreichen Kalkmagerrasen und trockenen Glatthaferwiesen im NSG Seidenbachtal bei Blankenheimerdorf, sind von landesweiter Bedeutung. Ihre Erhaltung ist auf Dauer nur durch Integration des Naturschutzes in landwirtschaftliche Betriebe möglich, in diesem Fall seit 1985 durch Heunutzung im Rahmen des Vertragsnaturschutzes.

Tab. 12: Mittel- bis langfristiger Entwicklungstrend von Populationen seltener und gefährdeter Orchideenarten der Kalkmagerrasen, Magerwiesen und -weiden

1 = blühende Pflanzen, 3 = blühende + vegetative Pflanzen

↑ Zunahme > 10-fach:

↗ Zunahme > 5 bis 10-fach

↖ Zunahme 2 bis 5-fach

→ Pop. ± konstant (Zunahme < 100 %, Abnahme < 20 %)

Graue Pfeile: Entwicklung kleinerer Populationen (aktuell meist < 200 Pflanzen)

Art	Fundort	Zeitraum (Jahre)			Trend
		5-10	11- 20	21-30	
<i>Aceras anthropophorum</i> ¹ Hängender Mensch	Bürvenicher Berg bei Mechernich-Berg			x	↑
	Hühlesberg bei Iversheim			x	↑
	Tiesberg bei Iversheim			x	↑
	Schafberg bei Pesch			x	↑
	Kuttenberg bei Eschweiler			x	↑
	Halsberg bei Gilsdorf		x		↖
<i>Gymnadenia conopsea</i> <i>ssp. conopsea</i> ¹ Gewöhnliche Händelwurz	Kuttenberg bei Eschweiler			x	↖
	Lambertsberg bei Holzheim			x	↖
	Froschberg			x	↖
	Seidenbachtal bei Blankenheimerdorf		x		↖
<i>Gymn. conopsea</i> <i>ssp. densiflora</i> ¹ Dichtblütige Händelwurz	Hämmersberg bei Alendorf			x	→
<i>Herminium monorchis</i> ¹ Honigorchis	Reinersberg bei Dollendorf			x	↖
	Fuchsloch bei Ahrhütte			x	↖
	Seidenbachtal bei Blankenheimerdorf			x	↖
<i>Himantoglossum hircinum</i> ¹ Bocks-Riemenzunge	Klosberg bei Gilsdorf		x		↖
<i>Ophrys apifera</i> ¹ Bienen-Ragwurz	Wachendorfer Mooth			x	↖
	Kuttenberg bei Eschweiler			x	↖
	Lambertsberg bei Holzheim			x	↑
	Bürvenicher Berg bei Mechernich-Berg			x	→
<i>Orchis militaris</i> ¹ Helm-Knabenkraut	Büschelsberg / "Auf Aß bei Ripsdorf			x	↖
	Hänge bei Hammerhütte			x	↖
<i>Orchis morio</i> ¹ Kleines Knabenkraut	Seidenbachtal bei Blankenheimerdorf			x	→
	Kuttenberg bei Eschweiler			x	↖
<i>Orchis purpurea</i> ¹ Purpur-Knabenkraut	Hirnberg bei Nöthen			x	↖
	„Am Wollweg“ bei Gilsdorf		x		↖
<i>Orchis ustulata</i> ¹ Brand-Knabenkraut	Schnurtal bei Harzheim			x	↖
	Büschelsberg / „Auf Aß“ bei Ripsdorf			x	↖
	Griesbeuel bei Alendorf			x	↖
				x	↖

Tab. 13: Mittel- bis langfristiger Entwicklungstrend von Populationen seltener und gefährdeter Arten der Borstgrasrasen und Feuchtheiden, Feuchtwiesen und Kalksümpfe

1 = blühende Pflanzen, 3 = blühende + vegetative Pflanzen

↑ Zunahme > 10-fach:

↗ Zunahme > 5 bis 10-fach

↖ Zunahme 2 bis 5-fach

→ Pop. ± konstant (Zunahme < 100 %, Abnahme < 20 %)

Graue Pfeile: Entwicklung kleinerer Populationen (aktuell meist < 200 Pflanzen)

Art	Fundort	Zeitraum (Jahre)			Trend
		5-10	11-20	21-30	
<i>Coeloglossum viride</i> ¹ Grüne Hohlzunge	Sistig-Krekeler Heide			x	↖
	Große Jüsch bei Wachendorf			x	↑
	Griesbeuel bei Alendorf			x	↗
	Büschelsberg/"Auf Aß" bei Ripsdorf			x	↖
<i>Dactylorhiza maculata</i> ¹ Geflecktes Knabenkraut	Schavener Heide		x		↗
	Leuwersberg bei Kronenburg			x	↗
	Mäusenest bei Berk			x	↑
	Sistig-Krekeler Heide (West)	x			↑
	Sistig-Krekeler Heide (Ost)			x	↑
<i>Dactylorhiza majalis</i> ¹ Breitblättriges Knabenkraut	Genfbachtal bei Nettersheim			x	↗
	Kalksumpf bei Feusdorf			x	→
	Kreuzfeld bei Sistig			x	↗
	Seidenbachtal bei Blankenheimerdorf			x	→
	Haubachtal bei Blankenheimerdorf	x			↖
<i>Epipactis palustris</i> ^{1,3} Sumpf-Stendelwurz	Kalksumpf bei Feusdorf		x		↖
	Kalksumpf bei Ripsdorf			x	↖
<i>Platanthera bifolia</i> ¹ Zweiblättrige Waldhyazinte	Sistig-Krekeler Heide (2 Teilflächen)			x	↖
<i>Pseudorchis albida</i> ¹ Weiße Höswurz	Haardt bei Baasem			x	↖
	"Auf Ehrend" bei Baasem		x		↗
	Leuwersberg bei Kronenburg			x	↗

7. Schlussfolgerungen und Ausblick

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen zur Orchideenflora wie auch des Forschungsprojektes insgesamt (KAM et al.) belegen ebenso wie Untersuchungen der früheren Landesanstalt für Ökologie (WEISS, J. 1996, MICHELS 1998, 2007), dass die Vertragsnaturschutzprogramme des Landes Nordrhein-Westfalen aufgrund ihrer spezifischen Auflagen durchweg als positiv hinsichtlich der Auswirkungen auf Flora, Fauna und Landschaft einzustufen sind. Zu einer ähnlichen Einschätzung sind im Übrigen auch die bisherigen Evaluationsuntersuchungen durch die Forschungsanstalt für Landwirtschaft (FAL) in Braunschweig gekommen.

Die inzwischen bei der EU-Kommission eingereichten neuen Vertragsnaturschutzprogramme im Rahmen der ELER-Verordnung für die Jahre 2007 bis 2013 stimmen zwar hinsichtlich Zielsetzung und Auflagen weitgehend mit den früheren Programmen überein. Doch sind die Mittel als Folge der finanziellen Kürzungen durch die EU zur Zeit in NRW um 20 % reduziert.

Wenn man zukünftig die auch im bundesweiten Vergleich bemerkenswerten Erfolge im Vertragsnaturschutz sichern und entsprechend den Anforderungen der Biodiversitätskonvention von Rio bzw. der FFH-Richtlinie der Europäischen Union gerecht werden will, ist es erforderlich, in NRW den Flächenumfang des Vertragsnaturschutzes in den nächsten Jahren wieder zu steigern. Dabei muss besonderes Augenmerk auf Attraktivität und Kontinuität der Programme sowie auf die Eigentumsverhältnisse der Flächen gelegt werden. Denn es hat sich gezeigt, dass viele der überregional bedeutsamen Flächen mit Vertragsnaturschutz sich in öffentlichem Eigentum (Land, Kreise, Gemeinden) bzw. der Nordrhein-Westfalen-Stiftung Naturschutz, Heimat- und Kulturpflege befinden. Hieraus ergibt sich für die Zukunft eine besondere Verantwortung der oben genannten Gebietskörperschaften und Institutionen.



Bild 1b: Der Hängende Mensch (*Aceras anthroporum*) gehört zu den Orchideen, deren Populationen in der Eifel an den neun größten, von insges. 65 Fundorten während der letzten 30 Jahre dank kontinuierlichem Vertragsnaturschutz die höchsten Zunahmen aufweisen (10- bis 30-fach, z.T. noch höher).



Bild 2: Die Mindestpopulationsgröße der Sumpfstendelwurz (*Epipactis palustris*) liegt mit 34.000 Exemplaren (blühend und vegetativ!) an vier von insges. 13 Fundorten in der Eifel etwa auf dem gleichen Niveau, wie der entsprechende Gesamtbestand von *A. anthroporum*.



Bild 3: Extensive Schafbeweidung in Hütehaltung, wie sie seit 1987 auf den großflächigen, wacholderreichen Kalkmagerrasen bei Blankenheim-Alendorf nach naturschutzfachlichen Vorgaben erfolgt, hat in der gesamten Region bei nahezu allen Orchideenarten zu deutlich höheren Bestandszahlen geführt bzw. bereits vorhandene größere Populationen stabilisiert.



Bild 4: Große Populationen der Händelwurz (*Gymnadenia conopsea*) finden sich u. a. im NSG Seidenbachtal / Froschberg bei Blankenheimerdorf, hier zusammen mit Wundklee (*Anthyllis vulneraria*), Bergklee (*Trifolium montanum*) und Kugeliger Teufelskralle (*Phyteuma orbiculare*) in einem blütenreichen Kalkmagerrasen (Mahd im August).



Bild 5: Das Brand-Knabenkraut (*Orchis ustulata*) kommt in NRW nur in der Kalkeifel vor. Die größte Population, in günstigen Jahren mit fast 1500 blühenden Exemplaren, findet sich bei Bad Münstereifel-Gilsdorf auf einem von Rindern beweideten Kalkmagerrasen (Vertragsnaturschutz seit 1989).



Bild 6: Die Vorkommen des Dreizähligen Knabenkrautes (*Orchis tridentata*) sind auf die Kalkgebiete Ost-Westfalens begrenzt. Die größte Population im NSG Dahlberg umfasste 2005 mindestens 42000 Exemplare in einem von Schafen beweideten Kalkmagerrasen, davon 85% blühend und 15% vegetativ.



Bild 7: Das stattliche Purpur-Knabenkraut (*Orchis purpurea*) ist mit ansehnlichen Beständen in gemähten oder spät beweideten Kalkmagerrasen bei Bad Münstereifel-Eschweiler vertreten. Noch größere Populationen finden sich in den Wärme liebenden Buchen- und Eichenmischwäldern der Region.



Bild 8: Die sehr seltene Honig-Orchis (*Herminium monorchis*) kommt im Gebiet nur in neun, von Schafen beweideten Kalkmagerrasen vor. Populationen mit mehr als 150 Individuen gibt es nur an wenigen Fundorten, die größte befindet sich bei Blankenheim-Dollendorf, wo in sehr günstigen Jahren (z.B. 2003) rund 2000 Pflanzen zur Blüte kommen.



Bild 9: Wechselfeuchter, seit 1983 jährlich gemähter Borstgrasrasen mit Massenbestand des Gefleckten Knabenkrautes (*Dactylorhiza maculata*) und weiteren seltenen Arten wie der Sparrigen Binse (*Juncus squarrosus*), Wald-Läusekraut (*Pedicularis sylvatica*) und Arnika (*Arnica montana*) bei Dahlem-Berk.



Bild 10: Arnikareiche Borstgrasrasen im Gebiet zwischen Kronenburg und Dahlem-Baasen sind Wuchsorte der sehr seltenen Weißen Höswurz (*Pseudorchis albida*), die hier, wie auch in ganz NRW, nur kleinere Populationen (bis zu 150 Individuen) ausbildet.



Bild 11-13: Nach Beseitigung eines Jungfichtenbestandes (Kronenschluss noch nicht erfolgt, s. Abb. S. 237 in: SCHUMACHER et al. 1998) im NSG Sistig-Krekeler Heide im Dezember 1995 wurde die mächtige Filzschicht abgeschlegelt und entfernt (11). Die Fläche weist nach Beseitigung der letzten Stubben (Herbst 1996) und anschließender Mulchmahd im März 1997 eine ± geschlossene Rasen-Vegetation auf (12). Bereits drei bis vier Jahre später zeigt die Fläche wieder artenreiche Blühaspekte, u.a. mit Geflecktem Knabenkraut (*D. maculata*) und Berg-Kuckucksblume (*Platanthera chlorantha*) (13). Die jährliche Mahd erfolgt Mitte Juli / Anfang August.



Bild 14: Vegetationskomplex aus orchideenreichen Feuchtwiesen, Borstgrasrasen und Goldhaferwiesen (Hintergrund) im Westteil des NSG Sistig-Krekeler Heide. Die früher unterbeweideten Flächen werden seit 1996 regelmäßig Mitte Juli/Anfang August zur Heunutzung gemäht.



Bild 15: Frischer bis wechselfeuchter Borstgrasrasen im Ostteil des NSG Sistig-Krekeler Heide mit Geflecktem Knabenkraut (*D. maculata*) und reichen Vorkommen von Berg- und Zweiblättriger Kuckucksblume (*P. chlorantha*, *P. bifolia*) auf einer bis vor ca. 15 Jahren mit jungen Lärchen bestockten Fläche. Die regelmäßige Mahd im Juli / August hat seither auch zur positiven Bestandsentwicklung (rund 2000 Exemplare) der Grünen Hohlzunge (*Coeloglossum viride*) im Gebiet beigetragen.

8. Literatur

- HAEUPLER, H., JAGEL, A. & W. SCHUMACHER 2003: Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Nordrhein-Westfalen. – Hrsg.: Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten Nordrhein-Westfalen Recklinghausen, 616 S.
- KAM, H., KÜHNE, C., LEX, C., METZMACHER, A. & W. SCHUMACHER 2006: Erfolgskontrolle des Vertragsnaturschutzes anhand der Populationsgrößen und -entwicklung seltener und gefährdeter Farn- und Blütenpflanzen. Abschlussbericht MUNLV, 260 S.
- MICHELS, C. 1998: 12 Jahre Feuchtwiesenschutzprogramm – Ergebnisse der landesweiten Effizienzkontrolle. - LÖBF-Jahresbericht 1997, S. 37-47
- MICHELS, C. 2007: Landesweite Erfolgskontrollen des Vertragsnaturschutzes. – Naturschutzmitteilungen 1, S. 29-35
- SCHUMACHER, W. 1977: Flora und Vegetation der Sötenicher Kalkmulde (Eifel), Dissertation. – Decheniana Beih. 19, 1-199
- SCHUMACHER, W. 1988: Notwendigkeit und Umfang von Pflegemaßnahmen auf Schutzflächen anhand ausgewählter Beispiele – Landwirte als Partner des Naturschutzes? – Schriftenreihe Angewandter Naturschutz. 7, S. 25-38
- SCHUMACHER, W. 1995: Offenhaltung der Kulturlandschaft? – LÖBF-Mitteilungen (4), S. 52-61
- SCHUMACHER, W. 2000: Was will der Naturschutz und was sind Leistungen der Landwirtschaft für Naturschutz und Landschaftspflege? – Schriftenreihe Deutscher Rat Landespflege 71, S. 19-23
- SCHUMACHER, W. 2003: Biodiversität und nachhaltige regionale Entwicklung. – aid special 3849, Bonn, S. 27-31
- SCHUMACHER, W. 2005: Erfolge und Defizite des Vertragsnaturschutzes im Grünland der Mittelgebirge Deutschlands. In: Deutsche Bundesstiftung Umwelt (DBU) (Hrsg.): Landnutzung im Wandel - Chancen oder Risiko für den Naturschutz. Berlin, Erich-Schmidt-Verlag, S. 191-200
- SCHUMACHER, W. 2007a: Integrative Naturschutzkonzepte zur Erhaltung und Förderung der Biodiversität mitteleuropäischer Kulturlandschaften. – Jahrbuch für Naturschutz und Landschaftspflege 56/1, S. 203-214
- SCHUMACHER, W. 2007b: Landwirtschaft und Biodiversität – Widerspruch oder Chance? In: Landwirtschaft und Umweltschutz – 22. Trierer Kolloquium zum Umwelt- und Technikrecht, Sept 2006, S. 53-69
- SCHUMACHER, W. 2007c: Honorierung des Vertragsnaturschutzes im Grünland anhand der Alpha-Diversität repräsentativer Probestflächen. - BfN-Skripten 179, S. 135-142
- SCHUMACHER, W., WEISS, J. & F. OPITZ 1998: Zur Populationsentwicklung seltener und gefährdeter Orchideen in Offenlandbiotopen der Eifel während der letzten Jahrzehnte. – Jahresbericht Naturwissenschaftl. Verein Wuppertal 51, S. 230-255
- SCHUMACHER, W. & F. KLINGENSTEIN 2002: Nachhaltige Landwirtschaft zwischen Wunsch und Wirklichkeit – Entwicklungen und Trends von 1800 bis heute. In: Erdmann, K.-H., Schell, C.: Natur zwischen Wandel und Veränderung. Berlin/Heidelberg, Springer-Verlag, S. 87-98
- WEISS, J. 1996: Landesweite Effizienzkontrolle in Naturschutz und Landschaftspflege. – LÖBF-Mitteilungen 2/96, S. 11-16
- WEISS, J. 2001: Naturschutzfachliche Erfolgskontrolle des Vertragsnaturschutzes am Beispiel der nördlichen Eifel. – Dissertation Universität Bonn, Shaker Verlag, 270 S.

Anschriften der Autoren:

C. Kühne., H. Kam, C. Lex, A. Metzmacher, H. Fuchs und W. Schumacher
Institut für Nutzpflanzenwissenschaften und Ressourcenschutz (INRES)
Ökologie der Kulturlandschaft Geobotanik und Naturschutz -
Karlrobert-Kreiten-Straße 13, 53115 Bonn

F. Opitz
Dürener Straße 19, 53879 Euskirchen

W. Schubert
Biologische Station Hochsauerlandkreis,
St.-Vitus-Schützenstraße 1, 57392 Schmallenberg-Bödefeld

Bildnachweis:

Alle Farbbilder W. Schumacher,
außer Nr. 5 + 9 (F. Opitz)
Nr. 6 (H. Kam)

