

Die Orchideengattungen

Anacamptis, Orchis, Neotinea

Phylogenie, Taxonomie, Morphologie, Biologie,
Verbreitung, Ökologie und Hybridisation

H. Kretzschmar, W. Eccarius, H. Dietrich



2007

EchinoMedia

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	6
Einleitung	7
Zur Geschichte der Gattung <i>Orchis</i> s.l.	13
Systematik und Gattungs- bzw. Artkonzepte	32
Moderne Untersuchungsmethoden in der Systematik	36
Gattungs-Bestimmungsschlüssel für die Gattungen <i>Anacamptis</i> , <i>Neotinea</i> und <i>Orchis</i>	46
Gattung <i>Anacamptis</i>	47
Sektion <i>Anacamptis</i>	53
<i>Anacamptis pyramidalis</i>	54
Sektion <i>Boryae</i>	60
<i>Anacamptis boryi</i>	61
<i>Anacamptis israelitica</i>	67
Sektion <i>Coriophorae</i>	71
<i>Anacamptis coriophora</i>	72
<i>Anacamptis sancta</i>	83
Sektion <i>Laxiflorae</i>	89
<i>Anacamptis laxiflora</i>	91
<i>Anacamptis palustris</i>	103
Sektion <i>Moriones</i>	115
<i>Anacamptis morio</i>	116
Sektion <i>Papilionaceae</i>	146
<i>Anacamptis papilionacea</i>	147
<i>Anacamptis cyrenaica</i>	178
Sektion <i>Saccatae</i>	184
<i>Anacamptis collina</i>	185
Gattung <i>Neotinea</i>	191
Sektion <i>Neotinea</i>	194
<i>Neotinea maculata</i>	195
Sektion <i>Tridentatae</i>	201
<i>Neotinea tridentata</i>	202
<i>Neotinea lactea</i>	213
<i>Neotinea ustulata</i>	219
Gattung <i>Orchis</i>	225
Untergattung <i>Orchis</i>	232
Sektion <i>Orchis</i>	232
<i>Orchis militaris</i>	233
<i>Orchis adenocheila</i>	242
<i>Orchis galilaea</i>	248
<i>Orchis punctulata</i>	254
<i>Orchis purpurea</i>	260
<i>Orchis simia</i>	269

Sektion <i>Anthropophorae</i>	278
<i>Orchis anthropophora</i>	279
Sektion <i>Italicae</i>	285
<i>Orchis italica</i>	286
Untergattung <i>Masculae</i>	292
Sektion <i>Masculae</i>	292
<i>Orchis mascula</i>	293
<i>Orchis laeta</i>	314
<i>Orchis olbiensis</i>	320
<i>Orchis pauciflora</i>	326
Sektion <i>Provinciales</i>	332
<i>Orchis provincialis</i>	333
<i>Orchis pallens</i>	339
Sektion <i>Pusillae</i>	345
<i>Orchis brancifortii</i>	346
<i>Orchis anatolica</i>	352
<i>Orchis quadripunctata</i>	358
<i>Orchis sitiaca</i>	364
<i>Orchis troodi</i>	370
Sektion <i>Robustocalcare</i>	376
<i>Orchis spitzelii</i>	377
<i>Orchis patens</i>	392
Hybriden	402
Zweifelhafte Hybriden	405
Intergenerische Hybriden der Nothogattung \times <i>Serapicamptis</i>	411
Interspezifische Hybriden der Gattung <i>Anacamptis</i>	426
Interspezifische Hybriden der Gattung <i>Neotinea</i>	464
Interspezifische Hybriden der Gattung <i>Orchis</i>	468
Literaturverzeichnis	514
Register	533
Index der nomenklatorischen Neuheiten	533
Auflösung der Siglen der Herbarien	535
Index der wissenschaftlichen Pflanzennamen	536

Systematik und Gattungs- bzw. Artkonzepte

Bekanntlich besteht das Pflanzenreich aus einer ungeheuren Fülle von Arten. Allein die Familie der Orchideen umfaßt nach dem gegenwärtigen Kenntnisstand zwischen 20.000 und 30.000 verschiedene Spezies. Zur Gliederung dieser Vielfalt dient die botanische Systematik.

Eine moderne Systematik geht grundsätzlich von zwei Ansätzen aus und versucht, möglichst beide zu berücksichtigen. Dabei handelt es sich einmal um den Aspekt der Phylogenie, d. h. daß Systematik Abstammung und verwandtschaftliche Beziehungen der beschriebenen Einheiten berücksichtigen bzw. widerspiegeln muß. Dies ist sozusagen ihr erkenntnistheoretischer Aspekt. Andererseits muß ein systematisches Konzept für den Benutzer anwendbar und erlernbar sein und beispielweise dem Feldbotaniker eine Orientierung mit den ihm im Gelände zur Verfügung stehenden Hilfsmitteln ermöglichen, also praktischen bzw. didaktischen Ansprüchen genügen. Dieser zweite Gesichtspunkt läßt sich (heute) nur durch Angabe eindeutig trennender morphologische Merkmale berücksichtigen. Im Minimum muß ein sicher trennendes Merkmal zwischen verschiedenen systematischen Kategorien vorhanden sein.

Der gleichmäßigen Berücksichtigung beider Gesichtspunkte stehen Schwierigkeiten entgegen. So sind die verwandtschaftlichen Beziehungen bislang nicht in allen Einzelheiten erforscht, vorliegende Ergebnisse sind abhängig von den genutzten Methoden, und hohe morphologische Ähnlichkeit tritt nicht selten bei nur wenig miteinander verwandten Sippen auf. Deshalb muß im Einzelfall entschieden werden, wie man vorgeht. Es ist üblich, im Zweifelsfall die Priorität eher auf den morphologischen Aspekt zu legen, weil bisher nur diese Unterschiede unmittelbar zugänglich und damit in der Praxis anwendbar sind. Aber auch Traditionen spielen bei dieser Bevorzugung eine Rolle, weil in den Anfängen der botanischen Systematik allein die Morphologie als Hilfsmittel zur Verfügung stand.

In dem hier vorliegenden Werk wird unter einer Gattung ein Monophylum verstanden, also eine Menge von Arten, die zwei Bedingungen erfüllt:

1. Alle zur Gattung gehörigen Arten stammen von einem einzigen Vorfahren ab.
2. Außerhalb der Gattung gibt es keine Arten, die ebenfalls von diesem Vorfahren abstammen.

Dieses rein phylogenetische Konzept wird - vor allem wegen seiner Konsequenzen - bisher zwar weitgehend, aber noch nicht generell anerkannt. Einwände werden vor allem dann vorgetragen, wenn mit seiner Anerkennung umfangreiche Änderungen in der seit langem eingebürgerten Nomenklatur einhergehen. Dabei wird allerdings meist übersehen, daß das Konzept in vielen Fällen flexibel gehandhabt werden kann. Vor allem in der Orchideenliteratur wurden die entsprechenden Konsequenzen bislang kaum vollzogen, meist aus traditionellen Gründen, aber auch mit Hinweis auf noch ausstehende Klärungen strittiger Fragen, vor allem in der Methodik

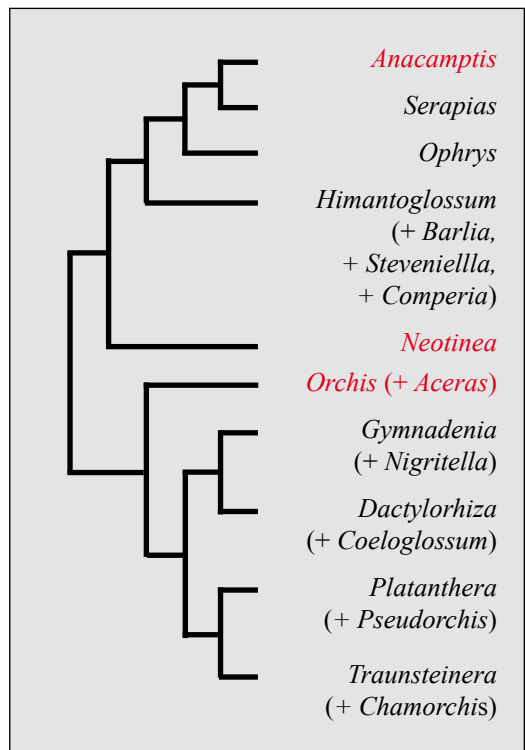


Abb. 32/1: Kladogramm der für die Phylogenie der Gattung *Orchis* s. l. (rot) relevanten Gattungen (zugehörige Alignments mit Indels) - nach BATEMAN & al. 2003 (vereinfacht)

zur Ermittlung von Kladogrammen. Aber auch hier zeigt sich in den letzten Jahren ein deutlicher Wandel, vor allem in der angelsächsischen Literatur.

Betrachten wir den Fall der traditionellen Gattung *Orchis*, so hat die genetische Analyse zu dem in Abb. 32/1 wiedergegebenen Ergebnis geführt, wobei sich die bisher unter der Gattung *Orchis* vereinigten Arten auf die in der Abbildung rot markierten Gattungen *Anacamptis*, *Neotinea* und *Orchis* verteilen. Jeder Knotenpunkt des Kladogramms entspricht dabei einem (hypothetischen) Vorfahr.

Wie das Kladogramm zeigt, ist bei der bisherigen Gattung *Orchis* der 2. Grundsatz der Gattungsdefinition verletzt, denn außerhalb der Gattung existieren Arten (nämlich alle Arten der Gattungen *Gymnadenia*, *Nigritella*, *Dactylorhiza*, *Coeloglossum*, *Platanthera*, *Pseudorchis*, *Traunsteinera*, *Chamorchis*, *Serapias*, *Ophrys*, *Himantoglossum*, *Barlia*, *Stevaniella* und *Comperia*), die zwar vom gleichen Vorfahr abstammen, aber nicht zur Gattung gehören. Wollte man dieses Problem durch die Einbeziehung aller Arten dieser Gattungen in die Gattung *Orchis* bereinigen, so wären sehr zahlreiche nomenklatorische Änderungen erforderlich, weil fast alle knollentragenden und in Europa, Nordafrika und Vorderasien vorkommenden Orchideenarten in einer einzigen Gattung vereinigt wären.

Es besteht allerdings keinerlei Notwendigkeit, einen derartigen Schritt zu vollziehen. Vielmehr zeigt sich gerade an diesem Beispiel die bereits erwähnte Flexibilität der phylogenetischen Gattungsdefinition, denn als anderer Ausweg bietet sich die Möglichkeit an, aus der traditionellen Gattung *Orchis* bestimmte Arten auszugliedern und sie den Gattungen *Anacamptis* und *Neotinea* zuzuordnen, zu denen sie abstammungsmäßig gehören. Dabei ist noch die monotypische (nur eine Art umfassende) Gattung *Aceras* mit *Orchis* zu vereinigen. Die mit dieser Gliederung einhergehenden nomenklatorischen Änderungen halten sich in vergleichsweise moderaten Grenzen. Betroffen sind 12 Arten und 16 Unterarten. Versuche, die Gattung *Orchis* im traditionellen Sinne zu „retten“, sind bereits im Kapitel zur Geschichte besprochen worden. Sie gehen mit der Aufgabe eines phylogenetischen Gattungsbegriffes einher und werden deshalb hier nicht weiter verfolgt.

Auch unterhalb der Rangstufe der Gattung wird an dieser Stelle soweit als möglich das Prinzip der phylogenetisch definierten Gliederung beibehalten. Dies gelingt dadurch, daß die sich innerhalb der Gattungen ergebenden Hauptstämme als Sektionen definiert werden, die manchmal mehrere nahe verwandte Arten, manchmal auch nur eine Art umfassen (vgl. hierzu die bei den einzelnen Gattungen gegebenen Übersichten in den Abb. 49/1, 192/2 und 227/1). Im Fall der Gattung *Orchis* lassen sich im Kladogramm oberhalb der Sektionen zusätzlich zwei klar abgrenzbare Untergattungen erkennen. Dieser Befund wird durch die Tatsache untermauert, daß zwischen diesen beiden Untergattungen offenkundig keine lebensfähigen Kreuzungsprodukte möglich sind.

Während auf der Rangstufe der Gattungen und Sektionen die genetischen Methoden also recht erfolgreich und relativ unangefochten sind und mittlerweile weitgehend als Standard gelten, können sie zur Differenzierung im Artrang innerhalb mancher Gattungen nur bedingt beitragen, weil die gefundenen genetischen Unterschiede auf dem ITS-Segment entweder recht gering sind oder sich gewisse Fehlerquellen stärker bemerkbar machen. Ersteres betrifft in der Familie der Orchideen vor allem die Gattung *Ophrys*, die in den letzten Jahrzehnten eine geradezu gigantische Vermehrung neu beschriebener „Arten“ erfuhr, bei jeder Berücksichtigung der Tatsache, daß gerade hier die meisten Arten genetisch extrem nah verwandt sind. Der zweite Umstand spielt beispielsweise bei den Arten der Gattung *Neotinea* eine Rolle. Einzelheiten hierzu werden bei der Behandlung dieser Gattung besprochen (siehe S. 192).

Die mit einer sinnvollen Definition des Artbegriffes einhergehenden Schwierigkeiten werden auch durch eine schon seit langem andauernde und häufig kontrovers geführte Diskussion verdeutlicht, die in der Literatur zahlreiche Spuren hinterlassen hat. Im Laufe solcher Diskussionen wurde im wesentlichen zwischen morphologischen, biologischen, ökologischen und phylogenetischen Artkonzepten unterschieden.

Anacamptis papilionacea (L.) R.M.BATEMAN & al. ssp. *palaestina* (H.BAUMANN & R.LORENZ)
H.KRETZSCHMAR, ECCARIUS & H.DIETR.

Anacamptis papilionacea (L.) R.M.BATEMAN & al. ssp. *schirwanica* (WORONOW) H.KRETZSCHMAR,
ECCARIUS & H.DIETR.

Anacamptis cyrenaica (E.A.DURAND & BARRATTE) H.KRETZSCHMAR, ECCARIUS & H.DIETR.

***Anacamptis* sect. *Saccatae* (PARL.) H.KRETZSCHMAR, ECCARIUS & H.DIETR.**

Anacamptis collina (BANKS & SOL. ex RUSSELL) R.M.BATEMAN & al.

Etymologie:

ἀνα-κάμπτω [anakampto] (gr.) = zurückbiegen: wegen der zurückgebogenen Brakteen der Typusart.

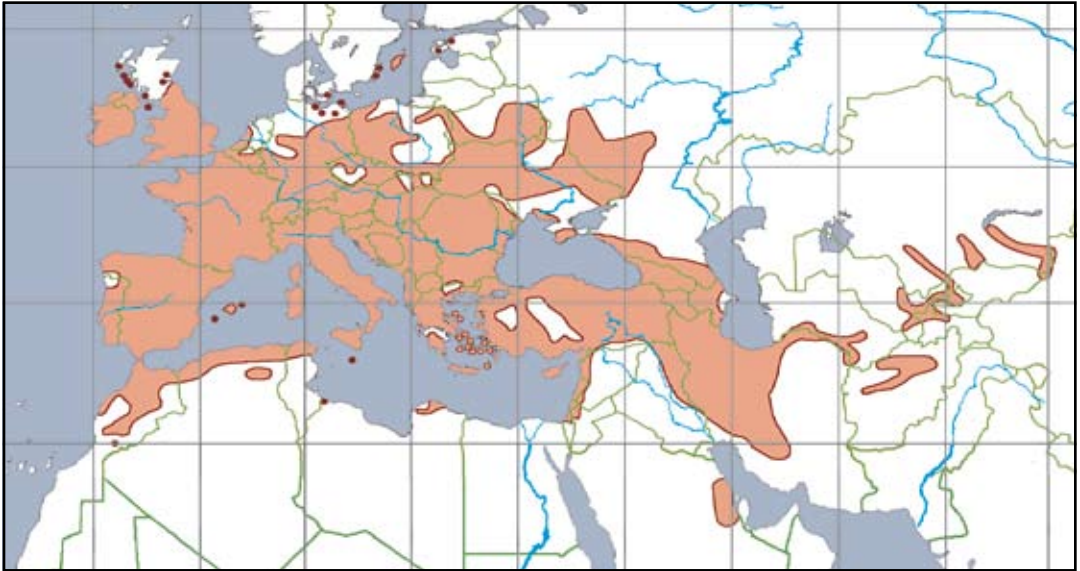


Abb. 48/1: *Anacamptis* - Gesamtverbreitung der Gattung

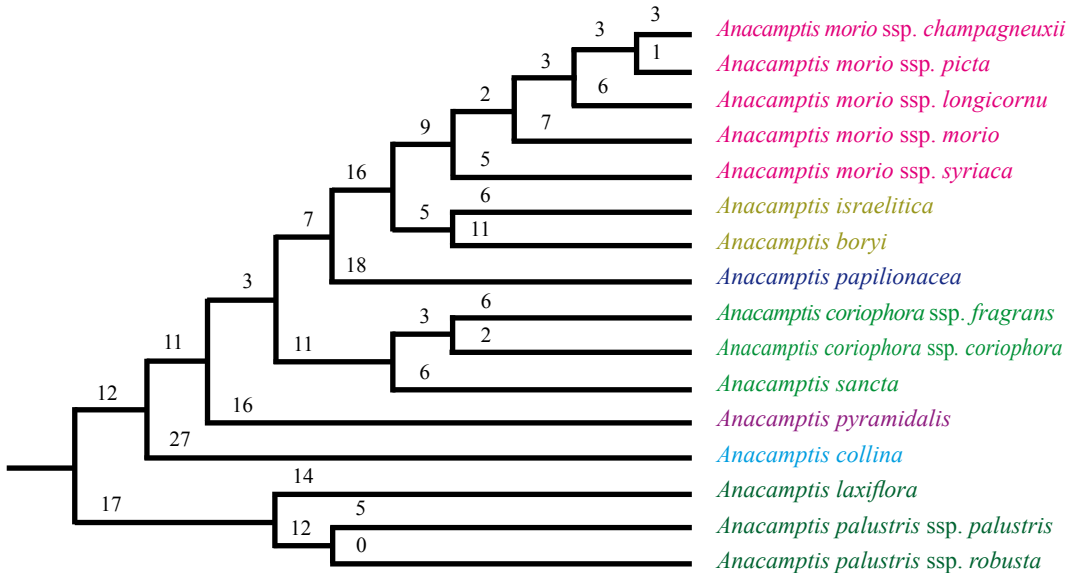


Abb. 48/2: Kladogramm der zur Gattung *Anacamptis* gehörenden Sippen, von denen bisher genetische Befunde vorliegen (nach BATEMAN, HOLLINGWORTH, PRESTON, LUO, PRIDGEON & CHASE 2003)

Gattung *Anacamptis*

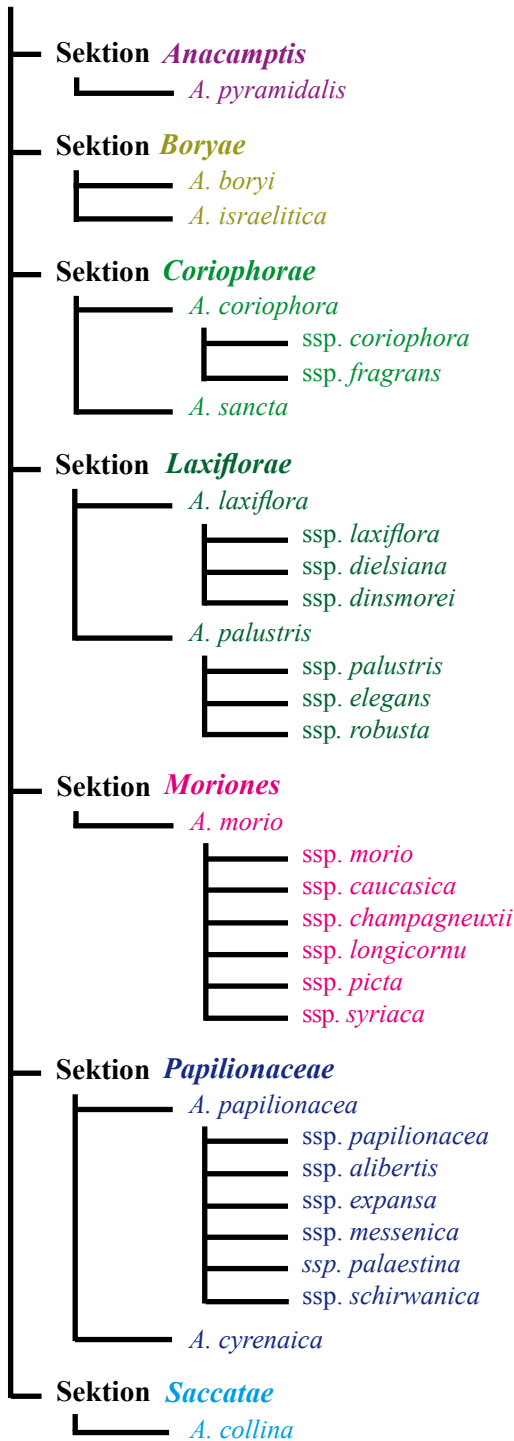


Abb. 49/1: Taxonomische Struktur der Gattung *Anacamptis*

Die Arten der Gattung *Anacamptis* sind Knollengeophyten. Ihre nicht glänzenden, grünen, generell ungefleckten Blätter sind zwar zum Stengelgrund hin gehäuft und dort auch am größten, nach oben am Stengel befinden sich aber weitere, kleiner werdende Blätter. Ein spezielles Hüllblatt der Infloreszenz fehlt. Dafür sind die Tragblätter der Blüten so lang oder deutlich länger als die Fruchtknoten. Sie überragen an der jungen Infloreszenz sogar deutlich die Knospen. Blütengröße, Spornlänge, Blütenfärbung und Gestalt der Lippe sowie die Anordnung der Tepalen sind auffällig variabel.

Bei den Chromosomenzahlen dominiert $2n = 36$, es sind aber Abweichungen (32, 38, 42, 54, 72) bekannt. Als einzige der drei besprochenen Gattungen bilden ihre Arten gelegentlich intergenerische Hybriden mit Arten der relativ nahe verwandten Gattung *Serapias*.

Die Aufgliederung in verschiedene Sektionen gründet sich, wie in Abb 48/2 und 49/1 dargestellt, auf die im Kladogramm beziehungsweise in der Gesamtübersicht gezeigte Verwandtschaft, jede Sektion charakterisiert einen „Hauptzweig“ des Kladogramms. Soweit Sippen bislang nicht untersucht wurden, sind sie an Hand der bislang allein verfügbaren morphologischen Merkmale in das System eingeordnet worden.

Wie man im Kladogramm erkennt, gliedert sich die Gattung in zwei Hauptstämme, von denen der eine nur die Sektion *Laxiflorae*, der andere alle übrigen Sektionen umfaßt. Morphologisch und ökologisch ist diese Trennung ebenfalls nachvollziehbar.

Beschränkt auf eine Art ohne Unterarten bleiben dabei die beiden Sektionen *Anacamptis* und *Saccatae*, monotypisch mit vielen Unterarten die Sektion *Moriones*. Für die beiden erstgenannten Sektionen blieb auf Grund ihrer innerhalb der Gattung bestehenden genetischen Isolierung keine andere Lösung.

Anacamptis morio hat als einzige Art der Sektion *Moriones* innerhalb ihres riesigen Verbreitungsgebietes zahlreiche lokale Sippen ausgebildet, die genetisch nahe verwandt, nur teilweise geographisch isoliert und auch



Abb. 108/1: Knospen - 7.6.01
 Deutschland, Süßer
 See/Sachsen-Anhalt
 (W. ECCARIUS)



Abb. 108/2: Albinöse Form -
 29.6.86 Österreich,
 Illmitz
 (H. KRETZSCHMAR)



Abb. 108/3: Fruchtsstand - 24.6.00
 Deutschland, Auer
 Weidmoos/Bayern
 (H. KRETZSCHMAR)

Als Hinweis auf Einflüsse von *Anacamptis laxiflora* sind Verlängerung und Biegung des Sporns nach oben, dunklere Blütenfarbe und Verkürzung des Mittellappens der Lippe anzusehen.

Verbreitung, Bestand und Gefährdung:

Das lückige Areal reicht im Westen von Spanien über Frankreich, die Westschweiz durch Deutschland hindurch bis nach Gotland. Ein durch die Hochalpen abgetrenntes Teilgebiet erstreckt sich von Italien (mit Vorposten auf Korsika und an der Ionischen Küste) über Slowenien nach Österreich, Südostbayern, Tschechien, Südpolen und Ungarn. Mit einem breiten Übergangsbereich wird die Sippe nach Osten und Südosten zu von *Anacamptis palustris* ssp. *elegans* abgelöst.

Anacamptis palustris gehört zu den Arten mit den größten Bestandsrückgängen, da sie spezielle Ansprüche hinsichtlich ihrer Biotope stellt. Anthropogene Einflüsse wie Trockenlegung von Sümpfen, Eutrophierung von Feuchtgebieten, im Mittelmeergebiet besonders auch der stark zunehmende Tourismus an den Küsten, hat die Bestände ganz massiv auf meist nur noch lokale Reliktvorkommen reduziert. Dies gilt in ähnlicher Weise für alle Unterarten.

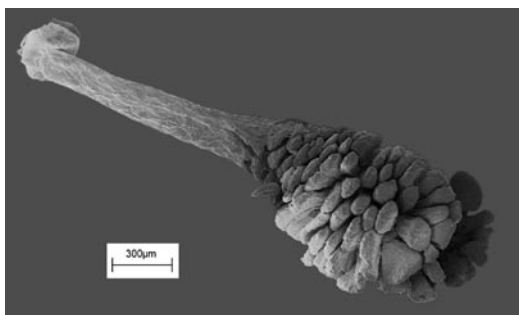


Abb. 108/4: REM Pollinarium (H. DIETRICH)



Abb. 108/5: REM Samen (H. DIETRICH)

***Anacamptis palustris* (JACQ.) R.M.BATEMAN, PRIDGEON & M.W.CHASE**
ssp. *elegans* (HEUFF.) R.M.BATEMAN, PRIDGEON & M.W.CHASE
 in Lindleyana 12(3): 120. 1997.

Basionym: *Orchis elegans* HEUFF. in Flora 18: 250. 1835.

Neotypus (hoc loco selectus):

BP, HEUFFEL, J.A. & C.M.WIERZBICKI: Plantarum rariorum Hungariae et Transsylvaniae Fasc. IV, 79, leg. J.A.HEUFFEL (vor 1835).

Herkunft: Bulgarien, „In uliginosis montanis ad Krivina“ [in Bergsümpfen bei Krivina (Bez. Ruse)].

Bemerkung: Der Holotypus: (vor 1835, leg. J.A. HEUFFEL) und anderes auf den locus classicus (Rumänien, „in pratis spongiosis montanis ad Zsidóvár in Banatu“ [auf einer schwammähnlichen Wiese in den Bergen bei Zsidóvár (heute Jdioara) im Banat]) bezügliches Material war nicht auffindbar. Deshalb war die Auswahl eines Neotypus unumgänglich.



Abb. 109/1: Neotypus *Orchis elegans* (BP)



Abb. 109/2: 26.5.2006 Lesbos, Evriaki (H. KRETZSCHMAR)



Abb. 338/1: Knospen - 28.3.02 Rhodos, Profitis Ilias
(H. KRETZSCHMAR)



Abb. 338/2: Pollinarien - 17.5.03 Griechenland, Stefani
(H. KRETZSCHMAR)

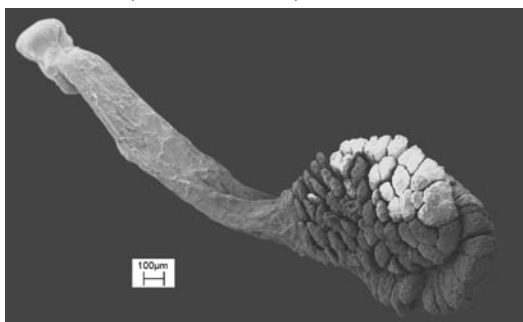


Abb. 338/3: REM Pollinarium (H. DIETRICH)

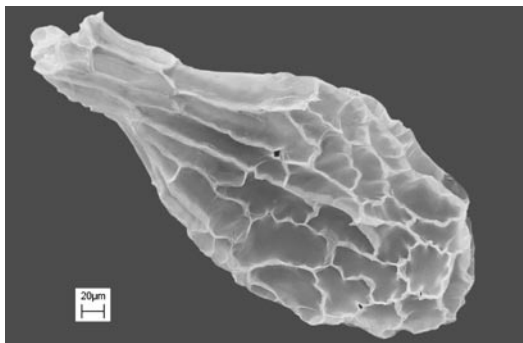


Abb. 338/4: REM Samen (H. DIETRICH)



Abb. 338/5: Frucht - 15.4.04 Ikaria
(H. KRETZSCHMAR)

*Orchis pallens** L., Mant. Pl. 2: 292. 1771.

Blasses Knabenkraut

Lectotypus:

HALLER, Hist. stirp. Helv 2: t. 30. 1768 - nach BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ 1989a: 531-532, 642-643.
Herkunft: Schweiz, Waadt: Joux verte oberhalb von Roche, 14.6.1759, leg. A.v.HALLER.

Synonyme:

Orchis pseudo-pallens K.KOCH in Linnaea 19: 13. 1847, non TOD. 1842.
Orchis sulphurea SIMS in Bot. Mag.: t. 2569. 1825.

Etymologie:

pallens (lat.) = blaß, bleich, fahlgrün, gelb: nach der Blütenfarbe.

Morphologie:

Orchis pallens ist ein Knollengeophyt, der zur Blütezeit zwei unterirdische Speicherorgane aufweist. Es handelt sich dabei um eiförmig-ellipsoidische Knollen, die zu unterschiedlichen Vegetationszyklen gehören.

Die Pflanze besitzt 15 bis 40 mm breite und bis 11 cm lange, länglich-lanzettliche, gelbgrüne und etwas fleischige Rosettenblätter. Der Stengel, der im unteren Teil 1 bis 2 scheidige Blätter und an der Spitze den eiförmigen bis zylindrischen Blütenstand mit den locker oder auch dichter stehenden großen Blüten trägt, wird 20 bis 40 cm hoch. Die seitlichen Sepalen sind eiförmig, flügelartig ausgebreitet und später zurückgebogen. Die etwas kürzeren Petalen und das mittlere Sepalum bilden einen Helm,

der sich über das Säulchen wölbt. Auch die Tragblätter - etwa so lang wie der Fruchtknoten - sind blaßgelb. Die schwach dreilappige, leicht konvexe und völlig zeichnungslose Lippe erscheint etwas heller. Ihr samtiges Aussehen wird durch winzige Härchen bewirkt (vgl. Abb. 339/2). Der zweispaltige Mittellappen ist vorgezogen, oft eingedrückt. Der kräftige, aufwärts gebogene Sporn erreicht die Länge des Fruchtknotens.

Biologie:

Die Blütezeit beginnt Mitte April und reicht bis Ende Mai. Abends und nachts sollen die Blüten

* Unter Mitwirkung von W. HEINRICH (Jena)



ORCHIS radicebus Subrotundis,
petalis guleae lineatis, labello
quadrifido intergerrimo
F. XXX. p. 189.
N^o 1281.

Abb. 339/1: Lectotypus *Orchis pallens*

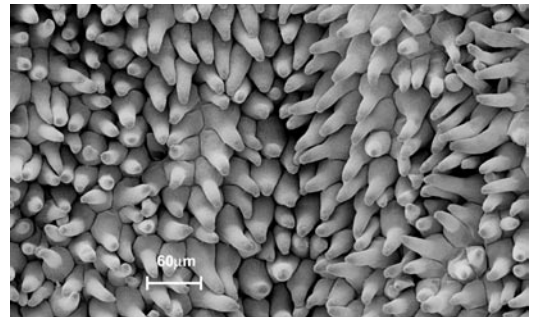


Abb. 339/2: REM Lippenoberfläche (H. DIETRICH)

Anacamptis laxiflora × *Serapias neglecta*



Abb. 418/1: 15.5.85 Frankreich, Bagnols (H. KRETZSCHMAR)



Abb. 418/2: 15.5.85 Frankreich, Bagnols (H. KRETZSCHMAR)



Abb. 418/3: 15.5.85 Frankreich, Bagnols (H. KRETZSCHMAR)

Die Blüten dieser Orchideen-Hybride wirken auf den Betrachter besonders „exotisch“, vor allem weil die Lippe mindestens 4 cm lang und die Blütenfarbe extrem intensiv ist. Diese Färbung stammt sicher von *Anacamptis laxiflora*. Die Größe der Blüten (zum Größenvergleich kann die Beißschrecke auf der Abb. 418/2 dienen) rührt dagegen von *Serapias neglecta* her.

Beim Wuchsort der hier abgebildeten Pflanzen handelt es sich um eine feuchte Wiese mit tausenden von *Anacamptis laxiflora*. *Serapias neglecta* besiedelte eine trockenere Erhebung innerhalb dieser Wiese in einer Population von etwa 500 Exemplaren. Am Rand dieser Erhebung standen vier Exemplare dieser Kreuzung, die nur wenig größer als *Serapais neglecta* waren.



Abb. 419/1: 29.4.74 Türkei, Terme (D. RÜCKBRODT)



Abb. 419/2: 29.4.74 Türkei, Terme (D. RÜCKBRODT)

Die intensive Rottönung der Lippen stammt von *Anacamptis laxiflora*, ansonsten dominieren die Einflüsse des *Serapias*-Elters, der seinerseits eine große Blüte mitbringt. Dies schließt auch die Beteiligung einer kleinerblütigen *Serapias*-Art aus. Im Vergleich zu ×*Serapicamptis pisanensis* (siehe S. 418), mit *Serapias neglecta* als einem Elter, sind die Lippen aber hier nicht so extrem verlängert. Bemerkenswert ist die starke Kräuselung des Lippenrandes.

Der Wuchsort dieser beeindruckenden Hybride in der Schwarzmeer-Region der Türkei ist leider seit vielen Jahren erloschen. Es handelte sich um eine wechselfeuchte Wiese, deren Nutzung intensiviert wurde.



Abb. 419/3: 29.4.74 Türkei, Terme (D. RÜCKBRODT)