

Eurorchis 92

P. Brederoo & D.W. Kapteyn den Boumeester (editors)



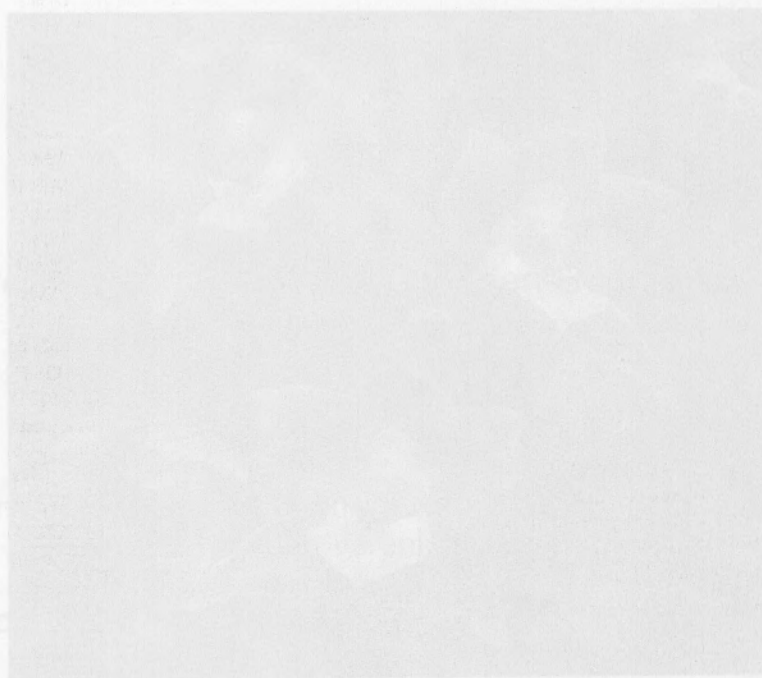
陳公 謝公 謝公 謝公
謝公 謝公 謝公 謝公
謝公 謝公 謝公 謝公
謝公 謝公 謝公 謝公

Eurorchis 92

Proceedings of the
International Symposium on European Orchids

organized by the **Eurorchis 92**
Stichting Europese Orchideeën van de KNNV

under the auspices of the
Werkgroep Europese Orchideeën van de KNNV



Editors: P. Br...

Stichting

the Stichting



Epipactis helleborine,
J. Claessens & J.W.M.
Kleynen.

Eurorchis 92

Proceedings of the
International Symposium on European Orchids

organized by the
Stichting Europese Orchideeën van de KNNV

under the auspices of the
Werkgroep Europese Orchideeën van de KNNV

held in Nijmegen, The Netherlands

on September 26th, 1992

Editors: P. Brederoo and D.W. Kapteyn den Boumeester

Published by the

Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse
Natuurhistorische Vereniging

in co-operation with
the Stichting Europese Orchideeën van de KNNV

Utrecht/Haarlem February 1994

Eurorchis 92, Proceedings International Symposium on European Orchids, Nijmegen, The Netherlands, September 26th, 1992. Editors: P. Brederoo and D.W. Kapteyn den Boumeester. Published by the Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging in co-operation with the Stichting Europese Orchideeën van de KNNV, Ligusterlaan 3, 2015 LH Haarlem

CIP-GEGEVENS KONINKLIJKE BIBLIOTHEEK, DEN HAAG

Eurorchis

Eurorchis 92 : proceedings of the International Symposium on European Orchids / [eds.: P. Brederoo, D.W. Kapteyn den Boumeester].

Utrecht : Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging. - III.

Met lit. opg.

ISBN 90-5011-069-X

NUGI 824

Trefw.: orchideeën ; Europa.

Omslagfoto: *Epipactis palustris*, C.A.J. Kreutz, 1983.

The meeting was financially supported by the Directie Natuur, Bos, Landschap en Fauna of the Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij; the *Saxifraga* Stichting and the Van Burkom Fonds van de KNNV.

The publication of the proceedings was made possible by a grant from the Prins Bernhard Fonds.

© Copyright Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht 1994.

Niets uit deze uitgave mag worden veeleenvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, microfilm, fotocopie, of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande toestemming van de uitgever.

No part of this book may be reproduced in any form, by print, photoprint, microfilm or any other means, without written permission from the publisher.

Contents

Programme	6
Preface	7
H.R. REINHARD, Eröffnungsrede	9
G. VAN VLIET and U. GRIMM, European orchids, possibilities and probabilities for their protection	12
E. WILLING, Europäische Orchideen - Anmerkungen zum aktuellen Wissensstand	19
M.H.S. LIGHT and M. MACCONAILL, Climate correlations with patterns of appearance of <i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	30
H.F. PAULUS und C. GACK, Signalfälschung als Bestäubungsstrategie in der mediterranen Orchideengattung <i>Ophrys</i> - Probleme der Artbildung und der Artabgrenzung	45
J.H. WILLEMS, Bottle-necks in establishment and survival of small populations of orchids in Western Europe	72
L. VANHECKE, Serial observations on the size of European orchid populations: a technical report on a preliminary survey	83
J. VAN DER STRAATEN, Orchideenschutz in gesellschaftlichem Zusammenhang	99
List of posters	106
J. CLAESSENS and J.W.M. KLEYNEN, The floral structure of the genus <i>Epipactis</i>	108
H. VAN LOOKEN, <i>Ophrys sipontensis</i> O. & E. Danesch and <i>Ophrys sancti-caesaris</i> - two remarkable groups of hybrids	110
H. VAN LOOKEN, <i>Ophrys araneola</i> Reichenb. and <i>Ophrys</i> <i>arachnitiformis</i> Gren. & Phil. in France	114
J.W. SNEEP and H. DEKKER, Orchids in The Netherlands: government's policy	115
Contributors	118
Participants	120

Programme Eurorchis 92

September 26th, 1992

8.30 Registration and coffee

9.30 Welcome - L.H. BLOM, chairman of the WEO & SEO

- Opening of the symposium - H.R. REINHARD (Zürich)

- Presentation of the book "Orchideeën in Zuid-Limburg" (author C.A.J. Kreutz) -
G.M. DIRKSE, Stichting Uitgeverij KNNV

Morning session

Chairmen: J.H. Willems and E. Willing

10.00 U. GRIMM (Bonn): European orchids, possibilities and probabilities for their protection

- E. WILLING (Berlin): Europäische Orchideen - Kritische Anmerkungen zum aktuellen Wissensstand

- M.H.S. LIGHT (Ottawa): Climate correlations with patterns in appearance of *Epipactis helleborine*

Afternoon session

Chairmen: E. Willing and J.H. Willems

14.00 H.E. PAULUS (Vienna): Signalfälschung als Bestäubungsstrategie in der Gattung *Ophrys*. Untersuchungen in Südeuropa zum Problem der Artabgrenzungen

- J.H. WILLEMS (Utrecht): Bottlenecks in establishment and survival of small populations of orchids in Western Europe

- L. VANHECKE (Brussels): On the population dynamics of *Dactylorhiza praetermissa*

- J. VAN DER STRAATEN (Tilburg): Orchideenschutz in gesellschaftlichem Zusammenhang; das Verhältnis zwischen Ökologie und Wirtschaft

17.15 Closing of the symposium - L.H. BLOM

Preface

Meetings on European orchids date back to the mid-sixties. As far as we know, the meeting: Über Probleme der Orchideengattung Ophrys, was the first, held in Wuppertal in 1963. A number of 9 Wuppertaler Orchideen-Tagungen have been held since then. But also elsewhere in Europe, meetings on European orchids have been organised during the last decades: Schwäbisch Gmünd, Paris, Brussels.

EURORCHIS 92 was organised on the occasion of the 15th anniversary of the Werkgroep Europese Orchideeën van de Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging (KNNV). Because 1992 should become an important year for the European community, we decided to focus on the organisation of a bilingual international meeting. Special attention was given to the opportunity for laymen as well as for professional workers in the field to attend the meeting.

No specific general theme for the conference has been chosen, but preference has been given to speakers who were specialists in their field of interest. This resulted in a spontaneous exchange of views and opinions particularly during the breaks in the programme. Much attention has also been paid to a number of posters on field-biological aspects of European orchids. An artistic contribution to the meeting was the exhibition of 38 water-colours of European orchids made by H. Fredriks.

The meeting has been successful: 77 participants from the Netherlands and 46 from abroad attended the meeting.

The organisers gratefully acknowledge the help of Mr J. and Mrs E. Essink, Mr B.J. Seckel on the day of the meeting. Special thanks are due to Mr P. den Houter for the projection of the slides and to Mr C. van den Berg for making a photographic report.

D.W. Kapteyn den Boumeester and P. Brederoo

Haarlem, May 20th, 1993



H.R. Reinhard



E. Willing



H.F. Paulus



J.H. Willems



Frau U. Grimm



L. Vanhecke

Eröffnungsrede

Hans R. REINHARD

Meine sehr verehrten Damen und Herren, liebe Orchideenfreunde,

zuerst darf ich mich bei den Organisatoren und Ihrem Vereins-Vorstand für den ehrenvollen Auftrag ganz herzlich bedanken, heute das internationale Symposium EURORCHIS 92 zu eröffnen.

Einleitend möchte ich daran erinnern, daß wir heute einige kleinere Jubiläen feiern können: Die veranstaltende Arbeitsgruppe, ursprünglich eine Sektion des niederländischen Orchideenvereins, beschäftigt sich nunmehr seit 15 Jahren mit dem Schutz und dem Studium der europäischen Orchideen. Sie ist seit 5 Jahren ein Teil des Königlichen Niederländischen Naturhistorischen Vereins und kann heute ihren ersten internationalen Orchideenkongreß EURORCHIS 92 aus der Taufe heben. Nebenbei - auch für mich ist 1992 ein Jahrestag. Vor 25 Jahren erschien meine erste Publikation über schweizerische Orchideenbastarde, und noch vor Jahresende wird in Zusammenarbeit mit meinem Freund Peter Götz meine fünfundfünfzigste Veröffentlichung erscheinen.

Dieser Hinweis gibt mir die willkommene Gelegenheit, unserer Lehrmeister zu gedenken, die uns zu Beginn unserer Orchideenstudien wesentliche Starthilfen gewährt haben. Zu großem Dank verpflichtet sind wir z.B. dem Geologen Rudolf Gsell, der uns mit seinen Messungen an Orchideenblüten zu unseren eigenen biostatistischen Untersuchungen angeregt hat. Ein großes Vorbild war für uns auch der Chemiker Jany Renz, der Altmeister der griechischen Orchideologie. Das Ehepaar Edeltraud und Othmar Danesch hat uns gelehrt, genau und differenziert zu beobachten, und dem Werk Erich Nelsons verdanken wir entscheidende Impulse. Schließlich hat uns Pieter Vermeulen in meisterhafter Weise gezeigt - und das halte ich

für sehr wichtig -, daß sinnvolle taxonomische Entscheide nur auf der Basis gründlicher und vorurteilsloser Studien gefällt werden können.

Lassen Sie mich einen kurzen Blick auf die aktuelle europäische "Orchideenszene" werfen. Es ist beeindruckend, wie die Mitgliederzahl der Orchideenvereine anwächst, wieviele neue Arbeitsgruppen in den letzten Jahren gegründet worden sind, und wie der Umfang der Orchideenliteratur ein für den Leser fast nicht mehr zu bewältigendes Ausmaß angenommen hat. Es werden außerdem immer mehr Kongresse und Tagungen organisiert: Wuppertal seit 1964, Schwäbisch Gmünd seit 1974, Brüssel 1989 und jetzt EURORCHIS 92. Es wäre zu begrüßen, wenn sich alle Organisatoren in Zukunft über Ort und Zeitpunkt solcher Symposien frühzeitig einigen würden, damit eine gegenseitige Konkurrenzierung vermieden werden kann.

Es ist eigentlich erstaunlich, daß sich für die Traktandenliste immer noch genügend neue und wesentliche Themata anbieten. Ich sehe aber voraus, daß mit der Zeit eine deutliche Schwerpunktverlagerung eintreten wird. Neben der Vermittlung von Ergebnissen botanischer Forschungsreisen, von Erkenntnissen morphologischer, ökologischer und chorologischer Studien, neben den offensichtlich immer noch unerläßlichen Bemühungen zur Klärung nomenklatorischer Fragen, werden vermutlich in Zukunft vermehrt ideelle Ziele in den Vordergrund rücken: Verstärktes Engagement zur Bewahrung der mancherorts letzten Reste einer vielfältigen, naturnahen Landschaft, zur Rettung und womöglich Rückgewinnung wertvoller Biotope, zum Schutz bedrohter Arten.

Immer mehr Menschen besitzen immer mehr Freizeit, stellen immer höhere Ansprüche, haben immer größere finanzielle Möglichkeiten, ver-

brauchen immer mehr Energien und Ressourcen, lassen sich immer mehr von reinem Nützlichkeits- und Profitdenken, aber leider immer weniger von ethisch-moralischen Grundsätzen leiten. Die Gefahr steigt, daß wir durch den Raubbau an der Natur das Ökosystem, dem wir letztlich unsere Existenz verdanken, irreparabel schädigen. Der seit Jahrtausenden von der Natur bedrohte Mensch bedroht heute seinerseits die Natur. Und die Kadenz der Zerstörung naturnaher Lebensräume nimmt zu. An und für sich legitime Bedürfnisse der Gesellschaft, Freizeitgestaltung, Tourismus, intensive landwirtschaftliche Nutzung des Bodens, industrielle Entwicklung - noch vor wenigen Jahrzehnten als wirtschaftlich und nützlich erachtet - erweisen sich heute in ihren Auswüchsen als ruinös.

Unsere Orchideenvereine, Arbeitskreise und auch Tagungen, wie die heutige, werden nicht darum herumkommen, sich künftig vermehrt mit dieser Problematik zu befassen. Für unsere Kreise geht es einmal um die Mithilfe bei der Erarbeitung grundlegenden sachlichen Wissens, auf welches eine erfolgreiche Naturschutzarbeit angewiesen ist: Mitarbeit bei der Inventarisierung erhaltenswerter Biotope, bei der Dokumentation über den Verbreitungs- und Häufigkeitsstatus, die ökologischen Ansprüche und die Bestandesentwicklung von Arten, sowie möglicher Gefährdungsquellen. Weiter gehört in unseren Aufgabenkreis neben der Pflege auch die laufende Kontrolle von Reservaten und schützenswerten Biotopen, damit bei einer drohenden Gefährdung die zuständigen Stellen rechtzeitig alarmiert werden können. In unser Pflichtenheft gehört zudem die Öffentlichkeitsarbeit. Wo und wie auch immer möglich, sollten unsere Mitglieder versuchen, dem heutigen Massenmenschen die Natur näherzubringen, ihn für die Umweltprobleme zu sensibilisieren. Naturschutzarbeit aber - seien wir uns dessen bewußt - ist eine Gratwanderung. Wir stehen in einem Spannungsfeld zwischen gegensätzlichen Interessen. Da bringen schöne Worte und eindringliche Appelle allein nichts. Aggressiver Umweltschutz, fundamentalistische, fanatische,

selbstgerechte Haltung und missionarischer Übereifer wirken in der Regel kontraproduktiv. Objektive und sachliche Kompetenz, Erkennen des politisch Möglichen und Durchsetzbaren, ruhige, emotionslose Beharrlichkeit, Ausdauer, Mut und Zivilcourage sind gefragt.

Ein ernüchterndes Exempel zu diesem Thema aus der Schweiz, das aber wohl eine gewisse Allgemeingültigkeit beanspruchen dürfte: Es zeigt, daß die Umweltschutz-Gesetzgebung im Grunde sehr weit fortgeschritten ist, aber im konkreten Fall verwässert oder nicht angewandt wird. 1987 wurde durch eine Volksabstimmung der Schutz der Moorlandschaften von nationaler Bedeutung in der Bundesverfassung verankert. Heute aber laufen Kantone und Gemeinden, Wirtschaftskreise, Land- und Forstwirtschaft, das Baugewerbe, die Freizeitindustrie und die Grundeigentümer Sturm gegen die notwendigen Gesetzesbestimmungen und Verordnungen zur Durchführung der Schutzbestimmungen - und die Politiker, die wiedergewählt werden möchten, lassen sich einspannen! Für unsere Naturschutzkreise eine höchst unerfreuliche und heikle Situation.

1992 ist das "Europajahr". Ob sich alle Hoffnungen und Erwartungen erfüllen, die sich an diese Nomination geknüpft haben, ist angesichts der politischen Wirren und kriegesischen Auseinandersetzungen mehr als zweifelhaft. Den Bemühungen um wirtschaftliche Integration stehen Bestrebungen zu politisch-nationaler Eigenständigkeit, also Desintegrationerscheinungen gegenüber. Integration ohne Bewahrung der Identität, unter Zwang und zentralistischer Lenkung führt, das hat uns nun auch die neueste Geschichte wieder gezeigt, früher oder später zu Gegenbewegungen. Es ist zu wünschen und zu hoffen, daß - nun auf unser Anliegen bezogen - die Bestrebungen für eine internationale Zusammenarbeit auf dem Gebiet des Naturschutzes von Erfolg gekrönt sein werden. Unerläßlich aber bleiben in jedem Fall die Anstrengungen kommunaler oder regionaler Arbeitsgruppen, die mit den lokalen Verhältnissen und Bedürfnissen vertraut sind. Lebendiger, befruchtender Gedanken- und

Erfahrungsaustausch zwischen Vereinen und Arbeitskreisen und eigennützige Hilfe über die Grenzen hinweg sollten aber zu Selbstverständlichkeiten werden.

Eine Frage, die mehrfach an mich herangetragen worden ist: Könnte in diesem Zusammenhang die OPTIMA-Kommission für Orchideen nicht eine aktivere Rolle spielen? Dazu muß gesagt werden, daß die OPTIMA nicht als Dienstleistungsbetrieb konzipiert worden ist. Gegenwärtig lassen es die Finanzen und der Personalplafond nicht zu, auf Anfrage Informationen irgendwelcher Art an Interessenten zu liefern. Vorläufig müssen wir wohl zufrieden sein, wenn alle eingehenden Meldungen gesichtet und eingeordnet werden. Begrüßenswert sind die periodischen Informationen in den OPTIMA-Newsletters über neue Publikationen und damit über Stand und Fortschritte in der Kartierungsarbeit. Unter diesen Voraussetzungen erscheint es mir daher gegenwärtig sinnvoll und praktikabel, wenn möglichst viele sich bereitfinden, auf ihren Reisen präzise Funddaten zu sammeln und die Ergebnisse zu veröffentlichen - geeignete Publikationsorgane und Musterbeispiele sind ja genügend vorhanden. Dann hat jeder Interessent die Möglichkeit, die Angaben für seine Bedürfnisse zu verwerten.

In vielen wissenschaftlichen Sparten ist heutzutage Teamarbeit für Erfolg und Fortschritt unerlässlich. Auch unter Orchideologen sollten Zusammenarbeit und neidlose Unterstützung selbstverständlich sein. In diesem Zusammen-

hang drängt sich ein Wort zum Verhältnis zwischen professionellen Fachbotanikern und Laien, d.h. Freizeit- und Hobbybotanikern, auf. Mein persönlicher Eindruck ist zwiespältig. Einerseits finden wir Anerkennung, da wir Arbeiten übernehmen, für die der Fachbotaniker heutzutage kaum mehr Zeit findet. Man schätzt den Einsatz der Laien als Orchideenspezialisten beim Erstellen von Inventaren und Artverbreitungskarten, als Berater bei der Bestimmung kritischer Sippen, und natürlich würdigt man auch die Leistungen von Arbeitsgruppen bei der Biotoppflege. Dagegen stößt die bekanntberühmte Tendenz von Superspezialisten, lokale Sonder- oder Extremformen variabler Sippen taxonomisch einzustufen und zu benennen, bei Berufsbotanikern auf Unverständnis und Ablehnung. Auch der Rummel um Hybriden, die Inflation in der Benennung neuer, oftmals sogar zweifelhafter Bastardkombinationen, stößt im Kreis der Fachbotaniker nicht überall auf Zustimmung.

Abschließend wünsche ich der niederländischen Arbeitsgruppe für europäische Orchideen für die Zukunft viel Glück und Erfolg und Ihnen allen eine interessante, anregende und lehrreiche Tagung, an der sicher alte Bekanntschaften und Freundschaften wieder aufgefrischt und neue, menschlich und wissenschaftlich wertvolle Beziehungen geknüpft werden. Damit erkläre ich EURORCHIS 92 als eröffnet.

European orchids, possibilities and probabilities for their protection

Ger van VLIET and Ute GRIMM

Introduction

Although there are relatively few orchid species in Europe, the number of publications on these taxa is impressive. Consequently there are many different opinions about the taxonomy of the European orchids. Probably some 250 species of orchids, belonging to 36 genera, are represented in the European flora (STEWART, 1992), including Turkey and East Europe. BUTTLER (1986) mentions 215 species and 30 subspecies, BAUMANN & KÜNKELE (1988) mention 247 species and 51 subspecies. Many other taxa can be recognized at the subspecies or variety level. Some authors prefer to recognize the subspecific taxa at the species level thus considerably increasing the number of species. In addition there is also the problem of the natural hybrids. For several of them, their origin may be incidental, or be caused by the disappearance of their natural pollination barriers, as a result of human activities. Many are recorded only as single plants or in small populations with a very limited distribution.

Because of this complexity of taxa, we will restrict ourselves to the general aspects of orchid conservation, being aware of the numerous problems when one discusses the possible level of danger for the survival of individual species, and hence the protection measures required. Other speakers will undoubtedly give more attention to this aspect.

Threats

The two main threats to the survival of orchids are habitat destruction and trade.

Habitat destruction can be of many kinds, ranging from water pollution and special agricultural techniques to building development. Of course one cannot ignore the influence of acid rain on the whole environment. Certain species are very susceptible, others seem less troubled by changes in their environment. Habitat destruction in Europe has probably affected, if not destroyed, more than 60-70% of the natural habitats (STEWART, 1992). In certain countries these figures may even be higher.

Great damage has been done to the traditional hay meadows on calcareous soils, so abundant in southern Europe. These vegetation types support a very rich orchid flora. Most of the original vegetation has been cleared for farming, is intensively used for grass production, or is planted with trees. Fertilizer and water management then forms a threat to neighbouring, still unspoiled habitats.

The orchid species which prefer acid soils (such as those of the genus *Dactylorhiza*) are suffering from a great reduction in the extent of their habitats, the heathlands and related wetlands. The areas that still remain are very vulnerable.

In the alpine zones, an additional threat for the meadow flora is the increasing number of skispistes and -lifts. Although these zones have suffered considerably from habitat degradation, their flora is probably the least endangered. Numerous, not very accessible areas that remain on the steeper rocky slopes provide a suitable refuge, because they are hardly affected by the use of fertilizers.

It is evident that the extent of human destruction of the natural vegetation has been phenomenal. One may hope that the statement by POLUNIN & WALTERS (1985) that 'natural and semi-natural plant communities are almost non-existent in the Mediterranean Region' does not apply to orchid habitats. Otherwise a meeting like this one would be rather futile. But one can not ignore the fact that many species are strongly decreasing in number. On the other hand it is not at all clear how many species are truly facing extinction in the European region due to habitat destruction, although several may have disappeared in certain countries.

Trade may be for two purposes, horticultural or nutritional.

In general one may say that the horticultural trade is a less important threat to the survival of orchid species than habitat destruction. But the trade exists, and it does form a threat. The CITES trade statistics record very small numbers of specimens of species of the genera *Orchis*, *Ophrys* and *Serapias* in international trade in Europe. However, as will be discussed later, it is not at all certain that the controls of trade in European orchids are adequately implemented. Intra-European trade seems to exist as well since lists offering these species are regularly distributed. Unfortunately the trade between EC member States is rarely documented. Therefore we have no information about the dimension of this trade.

Only few commercial traders in European orchids are known, mainly in France and in Germany. During a recent investigation by TRAFFIC Europe (final report will soon be published) on the occurrence of CITES plants in European nurseries a French trader was visited. Apparently he refused access to the areas where the plants were growing. Therefore it is not known to what extent he was artificially propagating these species. Yet one may suspect that most of his plants are of wild origin. Commercial propagation of European orchids is hardly developed and is known for very few species only, although successful experiments

(including re-introduction) have been carried out in a number of botanic gardens.

A German nursery openly advertises that the offered orchids come from Czech 'friends'. When investigated by local authorities, the nursery owner claimed that his orchids were artificially propagated and the Czech origin was true only for some alpine species. Another German trader in Eurasian orchids was just recently caught in the United States after having illegally dug up 85 plants of *Goodyera oblongifolia* in a US National Nature Reserve.

It is clear that there is trade in and a market for European orchids, but one may wonder whether the present level of trade is really detrimental. Perhaps only for a limited number of species, including *Cypripedium calceolus*.

In this context it is interesting to note that, in response to a survey by the Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats, only very few respondents mentioned orchids as actually being exploited commercially, although several recognized the potential trade threat. In addition, wild orchids seem to be dug up frequently to be taken into culture by the collector himself. These plants never enter into trade. In German nature reserves with orchid populations, such removals have been observed several times.

The other, more dramatic aspect of orchid collecting is for nutritional and medicinal use: the Salep trade. Many species are used, mainly of the genera *Anacamptis*, *Ophrys*, *Orchis*, *Serapias*, and *Spiranthes*.

Processed, dried, orchid bulbs produce a mixture of starch and mucilage which is used, in particular in Turkey, for flavouring and conserving ice cream. It binds the milk and delays it becoming liquid at higher temperatures. It is also used in a popular Turkish beverage, which is consumed during cold winter days.

A recipe for this can be found in COUPLAN (1984), fortunately also mentioning that the

plants are very rare and should not be collected for that purpose. The Larousse Culinnaire also provides recipes for Salep-soup and Salep-jelly (cf. LAWLER, 1984). Salep is or was also reputed to be a tonic in local medicine and even to have aphrodisiacal powers. Specifically the tubers of species of *Ophrys* were used for this purpose.

Orchid tubers, in particular from species of *Orchis*, were also reputed to be very nutritious. The consumption of a few slices of bread made from these tubers was reputed to be able to sustain a hard working person for a full day. Nowadays this folklore has disappeared.

In Scandinavia, and also in Switzerland, orchid tubers were (at least until recently and may be even nowadays) fed to cattle to improve their fertility or, ironically, to suppress it (LAWLER, 1984).

The quantities of Salep traded over the past decades are astonishing. Already in 1892 19,000 kg of dried Salep was exported from Istanbul, probably only a fifth of what was locally used in Turkey. VOTH (1973) mentions figures of 125 tons of tubers as being collected each year. In his paper he also included a photograph of a heap of tubers for sale in a Turkish market.

Unfortunately, it is not clear at the moment how much is collected. An article in the Turkish Daily News (22-12-1989), including an interview with a leading Turkish orchidologist, Prof. Dr Ekrem Sezik, mentions an export of 10 to 15 tons and double this amount for domestic consumption. The villagers who collect the tubers need a full day to collect 1 kilogram, which includes approximately 300 tubers. It takes 7 kilograms of fresh tubers to produce 1 kg of dried Salep, 2000 bulbs at least. As a very conservative estimate, this would mean that at least 50,000,000 orchids are harvested annually.

The international part of this trade is not shown in the CITES trade statistics, although Germany and Cyprus (Parties to CITES) and Greece

(implementing CITES through the EC regulation) are known to be among the importers of Salep. The Wildlife Trade Monitoring Unit of the World Conservation Monitoring Centre is currently carrying out research to investigate the quantities in trade in recent years.

The Salep trade seems very destructive for the orchid populations. But on the other hand, one cannot deny that there is an economic value for orchid tubers. It is therefore very important to establish the exact level of collection of tubers that particular orchid populations can sustain without threat to their survival. In addition, programmes should be developed for large-scale propagation of those species which are of value for the Salep trade. Such an approach is similar to the one which is currently being developed for the trade in tubers of *Cyclamen* and *Galanthus*.

A final remark about collecting should be made with regard to the botanists. It may be true that we owe it to their collecting zeal that we are able to establish how sadly large is the reduction in the distribution of the orchid populations. But on the other hand the rareness of species does not inhibit them sufficiently to stop their collecting. Or even worse, the rarer the species, the more, apparently, they feel the need to collect for scientific studies.

Possibilities for legal protection

Legal protection can be provided at the international level and at the national level. Internationally, two conventions are important for the protection of European Orchids. The Washington Convention and the Bern Convention, both named after the city where the treaty was finally negotiated and signed.

The Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats (the Bern Convention) has only few orchid species listed in its Annex I, the strictly protected species (*Cephalanthera cucullata*, *Comperia comperia*, *Cypripedium calceolus*, *Dactylorhiza chu-*

hensis, *Goodyera macrophylla*, *Liparis loeselii*, *Ophrys argolica*, *Ophrys isaura*, *Ophrys kotschyi*, *Ophrys lunulata*, *Ophrys lycia*, *Orchis scoloporum*, *Platanthera obtusata* subsp. *oligantha* and *Spiranthes aestivalis*). Parties to this Convention are obliged (under the provisions of Article 4) to protect those habitats in which the strictly protected species occur. The Annexes II and III refer to animals only. But a list of plant species threatened by trade is currently being developed. Suggestions made by the member states have been compiled and will be discussed soon. The proposals include 64 orchid species of 24 genera.

Although, as mentioned above, only very few orchid species are included in the Annexes, several may favour from the protection of non-orchid species included in the list. The question remains whether the provisions of this convention will be sufficiently implemented for the purpose of the protection of orchid species.

CITES, the Convention on International Trade in Endangered Species of wild Fauna and Flora (Washington Convention), has all the European species of Orchidaceae listed in its Appendix II. This means that international trade in specimens of wild origin is permitted only on the condition that the country of origin issues an export permit. If such a document is absent, the trade is illegal, and the customs at the border of the exporting country or the importing country should halt those shipments. Unfortunately, probably as from 1993, the basic provisions of this Convention will be of limited value within the external borders of the European Community, an area which includes a large part of the valuable orchid habitats. The EC intends to abolish all its internal frontier controls. From then on, only specimens coming from outside the EC, or leaving the EC, will be controlled at the external EC borders.

The current EC-Regulation 3626/82 is the measure for implementing CITES inside the EC, including in those countries which are currently not Parties to CITES (Greece and Ireland). In this

regulation the European orchids are treated under a much stricter regime than required under CITES. They are treated in the same way as other orchid species listed in CITES Appendix I, such as the Asian Slipper Orchids of the genus *Paphiopedilum*. This means that trade in specimens (and their parts and derivatives) of wild origin is not permitted for commercial purposes. One may, however, question the quality of the implementation of this regulation in certain EC countries. Salep is available in several European countries, and it seems very likely that most of it is coming from Turkey. Yet no trade is reported in the CITES statistics. One has to assume that this trade is not controlled at all. In 1994 a new regulation will probably enter into force, which will also include provisions to limit the possession of specimens of species which are strictly protected. Possible positive effects from this regulation can only be expected once it is adopted by the EC.

National legislation is in our view the most important tool for the protection of European orchids. The German Law on Nature Conservation, for example, provides very strict protection measures for European orchids species. It is not only prohibited to import or export either wild or artificially propagated specimens (exemptions for scientific purposes only), but also to destroy orchids in the wild, to cut their flowers, to dig them up or to collect their seeds. Other countries have similar strict rules to protect their national flora.

First of all, good national legislation is required for the implementation of the above-mentioned international conventions (or the EC Regulation). And secondly the national legislation should be capable of extending the controls beyond the species listed by the Bern or Washington Convention. The main problem, and this has unfortunately to be repeated frequently, is how these laws are implemented in the individual countries. Many examples can be given of cases where, although a species was protected, the legislation has been waived (or, even worse, never taken into consideration) when

houses, factories or roads had to be made. Economic and political factors sometimes seem to have an overriding priority.

Probabilities

In the foregoing part, some doubts have been expressed about the effectiveness of the implementation of existing legislation, and with good reason. That does, however, not mean that nothing is done at the moment with regard to orchid protection. Several countries have well protected orchid reserves. The huge efforts put into the protection of the last remaining specimens of *Cypripedium calceolus* in the United Kingdom are illustrative of the willingness to contribute to the protection of orchid species. Many countries have also developed national nature conservation programmes.

It is not easy to extract from the conservation programmes of governments and of non-governmental organizations (such as the UK-based "Plant Life") those elements which specifically apply to orchids. It is neither the time nor the place to give a detailed analysis of each and every one of these individual plans, but it would be appropriate to consider what one would expect in such programmes with regard to the protection of the orchids.

There are two approaches that we would like to mention.

a) Each country can, where appropriate, decide to give special attention to general values of the landscape. Such measures are not aimed at one or more particular species, but at larger ecosystems. Often these conservation measures do not include specific requirements for orchids. On the other hand they ensure that the general habitat values receive adequate attention, thus creating an environment for successful species protection.

b) Since orchids form the main subject, we

could consider in more detail an adequate policy for species protection.

In many countries so-called Red Lists are produced by the government or other agencies. The species mentioned in these lists are endangered or vulnerable species, which require specific attention to ensure their survival in the countries concerned. In many of these Red Lists orchids are present. For instance, in the German Red List (BLAB et al., 1984) 48 species of orchids are included; one species is listed as having become extinct already, 6 are threatened with extinction and 41 are endangered.

The most important step is to select a number of indicator species from these lists, relevant for the protection of certain habitats, and which need to be protected in order to ensure that the habitats concerned are protected as well. For these indicator species, 'passive' conservation is not sufficient. Their protection will always require specific measures. The indicator species demand conservation measures within their ecological niche as well as outside it. These special requirements will direct the decisions taken for the management of the habitat, and the increase or decrease of the population will also indicate the success of the management programme. The indicator species thus receive a special status because they represent a specific value for conservation.

The resulting conservation policy should include specific requirements for management, technical provisions to maintain the environmental conditions (which in the case of orchids may be rather complicated) as well as special legal requirements to prevent any sort of damage. In particular with orchids it is necessary to adopt legal measures to ensure the stability of the environmental conditions. The conservation policy should be supported by research as well as means to increase awareness among farmers, land owners and others who can actively contribute to the conservation of the species concerned.

The disadvantage of such a species-selective

approach is the possibility that existing habitats containing species of orchids that are not yet endangered may be overlooked.

A combination of a) and b) seems therefore the only sensible approach.

Irrespective of the choice of approach, measures should not be restricted to the national level only. In particular with regard to the conservation of orchids it is important to maintain some form of international co-operation, which should result in protection of all the different orchid habitats. Inherent in such co-operation each individual species may not receive equal protection over its whole range of distribution, but it would be assured of at least some areas of intensive protection, as mentioned under b), and of various possibilities for protection on a more general basis under the measures mentioned under a).

Further developing the Bern Convention in this direction (in accordance with Article I, paragraph 1, and Article 4) would seem the logical route and would secure habitat protection for all orchids (and, for that matter, all other species of the European flora). This does not mean that all orchid species must be included in Annex I of the Convention. Not all species are endangered in such a way that strict protection is required. An alternative could be to make a separation in the Annexes similar to that for animals: one part could be for strictly protected species and one for protected species.

Again this suggestion does not mean that all orchid species should automatically be included in these annexes (as suggested by STEWART, 1992). The listing of species in Annexes of any Convention should be as realistic as possible. Only then one could expect countries to implement the requirements of the conventions concerned. In addition it is possible to challenge a country if it does not.

The role of CITES (be it through the special EC Regulation or through the implementation of the Convention itself by non-EC states) would be to

assure that non-sustainable trade in orchids no longer takes place. This refers in particular to the Salep trade.

Samenvatting

Biotoopvernietiging en handel zijn de belangrijkste bedreigingen voor de Europese orchideeën. Biotoopvernietiging is er in vele vormen, van milieuvervuiling en verandering van landbouwtechnieken tot urbanisatie en toerisme (Alpen). Handel lijkt van minder belang, maar het effect ervan is moeilijk te overzien. Dramatisch is echter het verzamelen van orchideeën voor voeding of medicinaal gebruik: de handel in salep, waarvoor veel soorten worden gebruikt. Vooral in Turkije vallen hieraan enorme hoeveelheden orchideeën ten offer (schattingen van 50.000.000 stuks per jaar).

Internationale bescherming is vastgelegd in de verdragen van Bern en Washington. CITES (verdrag van Washington) noemt alle Europese orchideeën in Appendix II, waardoor voor handel een uitvoervergunning is vereist. Het is duidelijk, dat het openen van de Europese binnengrenzen nadelig is voor de bescherming. Nationale wetgeving lijkt het belangrijkste instrument voor bescherming te zijn. Een combinatie van biotoopbescherming en soortbescherming (Rode Lijsten) op nationaal niveau moet als de enige zinvolle benadering worden beschouwd.

Zusammenfassung

Biotoopzerstörung und Handel bilden die wichtigsten Bedrohungen für die europäischen Orchideen. Biotoopzerstörung gibt es in vielen Formen, von Umweltverschmutzung über Änderungen der landwirtschaftlichen Techniken bis zur Urbanisation und zum Tourismus (Alpen). Der Handel scheint weniger wichtig, aber der Effekt läßt sich schwer einschätzen. Dramatisch ist aber das Sammeln von Orchideen für Nahrung oder zu medizinischen Zwecken: der Salephandel, für den viele Arten verwendet werden. Vor allem in der Türkei fallen diesem

Handel Unmengen von Orchideen zum Opfer (Schätzungen von jährlich 50.000.000 Pflanzen).

Internationaler Schutz wurde in den Verträgen von Bern und Washington festgelegt. CITES (Washingtoner Vertrag) erwähnt alle europäischen Orchideen im Appendix II, was zur Folge hat, daß man für den Handel eine Exportgenehmigung braucht. Es ist deutlich, daß die offenen europäischen Binnengrenzen ungünstig für den Schutz sind. Eine Kombination von Biotopschutz und Artenschutz (Rote Listen) auf nationaler Ebene muß als die einzige sinnvolle Methode betrachtet werden.

References

- BLAB, J., NOWAK, E., TRAUTMANN, W. & SUKOPP, H. (1984): Rote Liste des gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland, 4. Auflage. Greven.
- BUTTLER, K.P. (1986): Orchideen, Steinbachs Naturführer. München.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. (1988): Die Orchideen Europas. Stuttgart.
- COUPLAN, F. (1984): *Le Régal Végétal*, Vol. 2. p. 84.
- LAWLER, L.J. (1984): Ethnobotany of the Orchidaceae. In: *Orchid Biology: Reviews and Perspectives III*, J. Arditti (ed.), Cornell University Press. p. 27-149.
- POLUNIN, O. & WALTERS, M. (1985): *A guide to the vegetation of Britain and Europe*. Oxford University Press.
- STEWART, J. (1992): The conservation of European orchids. *Nature and Environment*, no. 57. Council of Europe Press.
- VÖTH, W. (1973): Salep im türkischen Speiseeis. *Die Orchidee* 24. p. 29-31.

Europäische Orchideen - Anmerkungen zum aktuellen Wissensstand

Eckhard WILLING

Einleitung

Es gibt nur wenige Pflanzenfamilien, über die so viele Arbeiten veröffentlicht werden wie über die Familie der *Orchidaceae*. Gemeint sind hiermit nicht einmal die Myriaden von Arbeiten über tropisch-subtropische Orchideen, deren Kultur und Vermehrung. Allein über die Orchideen Europas wurden seit mehreren Jahrzehnten jährlich etwa 100 Arbeiten veröffentlicht. In den letzten Jahren ist diese Zahl auf etwa 120-150 gestiegen. Diese Publikationen werden nun nicht in einer begrenzten Zahl von Fachzeitschriften abgedruckt; von Linné bis heute verteilen sich Aufsätze über europäische Orchideen auf deutlich mehr als 1.000 Zeitschriften aus allen Ländern Europas. Die vielen Hobby-Botaniker, die sich mit Orchideen beschäftigen, aber auch die Berufsbotaniker haben fast keine Chance, den Wissensfortschritt anhand der Veröffentlichungen zu verfolgen. Sie bekommen immer nur einen ganz kleinen Ausschnitt zur Kenntnis. Dies ist einer der wesentlichen Gründe, warum wir uns seit fast 20 Jahren bemühen, die gesamte Literatur über europäische Orchideen zu sammeln, auszuwerten, in Bibliographien zusammenzustellen und in Form eines Literatur-Dienstes der interessierten Öffentlichkeit vorzustellen. Anhand dieses Literatur-Dienstes, der zweimal im Jahr in den Berichten aus den Arbeitskreisen Heimische Orchideen erscheint, kann man recht gut den Wissensfortschritt beobachten.

Bezeichnend für die Orchideen Europas ist es, daß sich überwiegend Amateure und Hobby-Botaniker um sie kümmern. Manchmal entsteht der Eindruck, als seien Orchideen für Berufsbotaniker zu schön, zu extravagant, auf

jeden Fall uninteressant. Entsprechend negativ wird oft über Orchideen-Veröffentlichungen geurteilt. Doch muß man gerechterweise feststellen, daß die Qualität vieler Arbeiten in nichts der Qualität professioneller Veröffentlichungen nachsteht. Gäbe es nicht die vielen Hobby-Botaniker, wäre der Wissensstand über die Orchideen Europas bei weitem nicht so gut, wie er tatsächlich heute ist. Und dennoch würde man es sich oft wünschen, daß die Hobby-Botaniker mehr fachliche Unterstützung seitens der botanischen Institute und Museen erhalten würden. Dies würde sicherlich dazu beitragen, das enorme Reise- und Arbeitspotential der Amateure gezielter und effizienter im Sinne der Wissenschaft zu nutzen.

Anläßlich des Symposiums Eurorchis 92 soll hiermit ein kurzer Überblick über den Wissensfortschritt unterschiedlicher Teilgebiete der europäischen Orchideen gegeben werden. Naturgemäß kann nicht stärker auf Details eingegangen werden. Täte man dies, müßte zu jeder Überschrift, zu jedem Teilgebiet ein eigenständiger Beitrag geliefert werden, so daß das Thema "Fortschritte der Orchideenkunde" den gesamten Kongreß ausfüllen würde.

Neue Gattungen, Arten und Unterarten

In Nord- und Mitteleuropa ist die Orchideenflora von Linné an kontinuierlich sehr gut untersucht worden. Neue Arten sind hier daher in jüngerer

Zeit kaum zu erwarten. Und doch gibt es dank chemischer, karyologischer, morphologischer und ökologischer Feinuntersuchungen einige überraschende Ergebnisse.

Aufgrund chemischer Untersuchungen an Blütenfarben innerhalb der Gattung *Orchis* kommen E. Klein und D. Strack zu dem Ergebnis, daß die Arten *Orchis coriophora* und *O. sancta* aus der Gattung *Orchis* ausgegliedert und zu einer neugeschaffenen Gattung *Anteriorchis* gestellt werden sollten. Dies deckt sich mit zahlreichen, schon seit langem diskutierten, morphologischen Beobachtungen.

Ebenfalls auf der Grundlage von Farbumtersuchungen und von karyologischen Untersuchungen ist die Gattung *Nigritella* wesentlich bereichert worden; *Nigritella archiducis-joannis*, *N. widderi* und *N. rhellicani* sowie eine aus *Gymnadenia* und *N. nigra* entstandene Art aus Skandinavien haben deutlich mehr Klarheit in diese schwierige Gattung gebracht. Nun ist zu erwarten, daß ähnlich intensive Arbeiten bei der Gattung *Gymnadenia* ansetzen werden.

In der Gattung *Dactylorhiza* ist *Dactylorhiza lapponica* abgesichert worden. Daneben sind einige regional begrenzte und durchaus diskussionswürdige Arten wie *D. savogiensis*, *D. delphinensis* und *D. brennensis* beschrieben worden.

Während die Situation in Mitteleuropa noch einigermaßen übersichtlich ist, muß einen die Vielfalt der Neubeschreibungen aus dem Mittelmeergebiet und aus Kleinasien verwirren. Man hat den Eindruck, daß es einen unbeschreibbaren Drang gibt, das Gesamtareal nach mehr oder weniger stark abweichenden Sippen abzusuchen und ohne Rücksicht auf genetische Zusammenhang im Artrang zu beschreiben. Dementsprechend gibt es unter den Neubeschreibungen nur wenige Sippen, die vorher noch überhaupt nicht bekannt waren. Die Mehrzahl der neuen Sippen wurde vorher allgemein anerkannten Sammelarten zugeordnet. Die Vielzahl der neuen Sippen kann hier nicht

aufgeführt werden. Ausgewählte Beispiele müssen für eine kritische Behandlung des Wissensfortschrittes ausreichen.

Aus der Gattung *Barlia* ist 1982 die *B. mettesiciana* und aus der Gattung *Cephalanthera* die *C. kotschyana* neubeschrieben worden, zwei sicherlich unbestrittene Sippen.

Für die Gattung *Dactylorhiza* wurden neben einer nahezu unüberschaubaren Zahl von Umkombinationen einige neue Artnamen geschaffen. Hier gab es einen Schwerpunkt in Griechenland. Aus der Art *D. cordigera* wurde überflüssigerweise eine *D. lagotis* abgetrennt, die sich als nicht haltbar zeigte. Eine gute Neubeschreibung war *D. baumanniana*, deren morphologische Beschreibung zwar nicht dem tatsächlichen Erscheinungsbild entsprach, die aber in vielen griechischen Gebirgen reichlich vertreten ist. *Dactylorhiza macedonica* wiederum erwies sich als voreilig und überflüssig, da sie mit *D. kalopissii* identisch ist. Ebenfalls aus floristisch gut untersuchten griechischen Gebirgen stammen *D. pindica* und *D. smolikana*; die Entstehungsgeschichte beider Arten sollte noch genauer untersucht werden, da ihr hybridogener Ursprung in *D. cordigera*, *D. baumanniana* und *D. kalopissii* nicht gänzlich ausgeschlossen werden kann. Ohne Hinweis auf hybridogenen Ursprung wurde *D. graeca* aus dem Ori Vrontous in NO-Griechenland beschrieben; eine genauere Untersuchung des Areals und seiner Arten ergab unzweideutig, daß es sich hier um Bastarde zwischen *D. cordigera* und *D. kalopissii* handelt und die Neubeschreibung als eigene Sippe nicht zu halten ist. Alle anderen Namen im Bereich der Gattung *Dactylorhiza* gehen auf Statusänderungen oder Umkombinationen zurück.

Eine Flut von neuen Arten ist in der Gattung *Epipactis* zu verzeichnen. *Epipactis cretica*, *greuteri*, *gracilis*, *latina*, *lusitanica*, *meridionalis*, *renzii*, *subclausa*, *olympica*, *halacsyi*, *danubialis* und *nausaensis* sind neu beschrieben worden, beziehen sich oft auf äußerst kleine Areale oder sehr wenige Pflanzen. An den Neubeschrei-

bungen zeigt sich eine Schwäche, die besonders auch für die Gattung *Ophrys* gilt. Es werden meist isolierte Artbeschreibungen gegeben, ohne auf die Abgrenzungen zu nahestehenden Sippen einzugehen und ohne Bestimmungshilfen und -schlüssel zu liefern. Dem Leser ist es daher oft nicht möglich, die tatsächlichen Sippenunterschiede zu erkennen. Aber auch persönliche Rängeleien werden bei Neubeschreibungen offenkundig. Aus Griechenland werden *E. thessala* und *E. subclausa* neu beschrieben; für *E. subclausa* wird mit Hilfe eines Sonderdruckes die nomenklatorische Priorität erreicht. Dennoch propagieren die Autoren weiterhin die Gültigkeit des Namens *E. thessala*.

Auf die vielen Neubeschreibungen innerhalb der Gattung *Ophrys* einzugehen, verbietet sich hier. Nur einzelne Beispiele können genannt werden. Die schon immer umstrittene Sammelart *Ophrys arachnitiformis* wird je nach Autor und Fundort unter den Namen *O. arachnitiformis*, *praecox*, *exaltata*, *morisii*, *splendida*, *tyrrhena* und *archipelagi* geführt. Einzelne Autoren erheben sogar *O. sphegodes* subsp. *cephalonica* in den Artrang und ziehen sie zur Gruppe der *O. arachnitiformis*. Im Einzelfall dürfte es außerordentlich schwierig sein, einzelne Pflanzen und Sippen, die aufgrund ihrer regionalen Verteilung einzelnen Namen zugeordnet werden, tatsächlich zu unterscheiden. Die Erarbeitung eines nachvollziehbaren Bestimmungsschlüssels würde unter Umständen schnell zeigen, daß eine Unterscheidung im Artrang nicht sinnvoll ist.

Das Gleiche dürfte für die zahlreichen neuen Namen im Bereich der *Ophrys bertolonii* bzw. *bertoloniiiformis* gelten, wobei der unsinnigerweise ausgegrabene Name der *O. pseudobertolonii* zusätzlich für Verwirrung sorgt. Die Namen *benacensis*, *saratoi*, *drumana*, *catalaunica* und *aurelia* dürfen nicht die letzten sein; ob sie aber eine kritische Überarbeitung im Artrang überstehen würden, bleibt dahingestellt.

Eine große Unsicherheit bei Feldbotanikern muß die Vielzahl der Kleinarten im Bereich der *Ophrys*

fusca und *O. omegaifera* verursachen. Dies zeigt sich unter anderem in aktuellen Bestimmungsbüchern, die auf einer Seite *O. fusca* ssp. *vasconica*, *O. omegaifera*, *O. fleischmannii*, *O. israelitica* und *O. dyris* mit nahezu den gleichen Beschreibungen und austauschbaren Farbbildern behandeln. Eine weitere Aufspaltung ist zu befürchten, da offensichtlich regionale Sippen unterschiedliche Bestäuber besitzen, aber morphologisch kaum oder nicht zu unterscheiden sind.

Unübersichtlich ist der gesamte Bereich der *Ophrys sphegodes*. Daß eine Art, die über ganz Europa verbreitet vorkommt, regionale Eigenheiten hervorbringt, verwundert nicht. Ob alle diese regionalen oder ökologischen Varianten mit eigenem Namen im Artrang belegt werden müssen, ist zumindest zweifelhaft. Auch bemüht sich kein Autor, vergleichende Studien anzustellen und die tatsächlichen Sippenunterschiede in Form von Bestimmungsschlüsseln deutlich zu machen. Wie verwirrend dieser Artenkomplex selbst für die Bearbeiter einer *Ophrys*-Monographie ist, zeigt sich an den griechischen Vertretern des Kreises *Ophrys sphegodes*. Die kretischen Vertreter von *O. sphegodes* werden untereinander unzulänglich und mit den Festlandsvertretern überhaupt nicht verglichen. Unter *Ophrys hebes* wird *O. sphegodes* subsp. *epirotica* abgebildet und wahrscheinlich auch subsp. *sphagodes* behandelt, die subsp. *sphagodes* wird unter dem Namen subsp. *epirotica* geführt, die subsp. *sphagodes* wird unter dem Namen subsp. *epirotica* abgebildet, typische subsp. *sphagodes* vom Festland werden, wie gesagt, zwar abgebildet, aber nicht beschrieben.

Ähnliche unausgewogene Verhältnisse herrschen bei vielen Kleinarten aus dem Bereich der *Ophrys holoserica*, *ferrum-equinum*, *argolica* und *scolopax* einschließlich *attica* und *umbilicata*. Insgesamt werden zu vorschnell und zu isoliert neue Sippen beschrieben, werden zu selten nachvollziehbare Abgrenzungen zu nahestehenden Sippen vorgenommen. Für die Gattung *Ophrys* ist zwar in den letzten Jahren

eine "taxonomische Übersicht" veröffentlicht worden, diese war aber eher eine nomenklatorische Übersicht. Eine wirkliche taxonomische Revision dieser heterogenen Gattung dürfte im Augenblick noch nicht möglich sein, muß aber in naher Zukunft in Angriff genommen werden. Es ist zu erwarten, daß dann zahlreiche Artnamen in der Synonymie verschwinden oder in den Unterartrang oder sogar in den Varietätsrang zurückgestuft werden.

Neukombinationen und Statusänderungen

Geradezu verwirrend ist die Zahl der Neukombinationen und der Statusänderungen. Es gibt offensichtlich eine allgemeine Sucht, alle Sippen, die irgendwann einmal im Unterartrang beschrieben worden sind, in den Artrang zu erheben. Beispielhaft hierfür sind einige russische Arbeiten, in denen systematisch Unterarten und Varietäten aus der Gattung *Dactylorhiza* in den Artrang erhoben wurden, ohne daß der Autor die jeweiligen Sippen aus der Natur kennen konnte und ohne daß es für die Höhergruppierungen triftige Begründungen gab. Da andere Autoren wiederum Arten in den Unterartrang herabstufen oder Unterarten anderen Arten zuordnen, gibt es heute einzelne Sippen in der Gattung *Dactylorhiza*, die sowohl im Artrang geführt werden als auch im Unterartrang den Arten *D. majalis*, *D. incarnata* und *D. praetermissa* zugeordnet werden. Wenn bereits für die wohlbekannten mitteleuropäischen Sippen eine derart verwirrende Situation eintreten kann, wie unübersichtlich muß dann erst das Bild der zahlreichen vorderasiatischen *Dactylorhiza*-Arten sein.

Im Zusammenhang mit Neukombinationen und Statusänderungen kann man insgesamt nur zum Teil von Fortschritten, sondern muß man teilweise leider von Rückschritten sprechen. Man könnte lange über die Gründe dieser Entwicklung diskutieren. Sinnvoller wäre es zu fragen, wer in naher Zukunft eine allgemein akzeptable Revision vornehmen kann und auf

welche Weise. Es stellt sich auch die Frage, ob zu einer Zeit, in der wissenschaftlich nachvollziehbare Kriterien so stark von persönlichen Argumenten überlagert werden, eine namen- und artenreduzierende Revision zum Beispiel der Gattungen *Dactylorhiza*, *Epipactis* und *Ophrys* überhaupt gewünscht wird.

Neubeschreibung von Bastarden

Seit dem letzten Jahrhundert gibt es regelmäßig Berichte über natürliche Bastarde aus der Familie der Orchideen. Seit etwa 20 Jahren gibt es eine zunehmende Flut von Berichten über neue Bastarde, die nicht abreißen will. Diese Flut hat verschiedene Ursachen.

1971 und 1972 haben O. & E. Danesch mit faszinierenden Farbfotos die damals bekannten *Ophrys*-Bastarde dokumentiert und veröffentlicht. Die enorme Vielfalt neuer Formen und Farben hat alle Orchideenfreunde animiert, nicht nur die bereits publizierten Bastarde ebenfalls zu finden und auf den Film der eigenen Kameras zu bannen, sondern auch neue Bastarde zu entdecken. Es gab so sicherlich zahlreiche Reisende, die zwar kein absolut klares Bild der Erscheinungsformen von eindeutigen Arten und von deren Variabilität hatten, die aber jede etwas außergewöhnliche Erscheinungsform als Bastard "erkannten" und leider auch manchmal veröffentlichten.

Es ist zu vermuten und durch persönliche Berichte auch belegt, daß an vielen artenreichen Fundorten systematisch künstliche Bestäubungen vorgenommen worden sind und dies auch zwischen Arten, die normalerweise durch gut ausgeprägte Barrieren getrennt sind. Die hieraus resultierenden Bastarde werden in der Regel als natürliche Bastarde veröffentlicht. Nur in vereinzelten Fällen wird dies von den Autoren nach der Veröffentlichung zugegeben.

Ein weiterer Grund für die enorm angestiegene Zahl von neuen Bastarden liegt in der Zunahme von Klein- und Kleinstarten. Gab es anfangs einen Bastard zwischen *Ophrys scolopax* und

O. sphegodes, so gibt es heute die entsprechenden Bastarde mit den unterschiedlichen Unterarten und Kleinarten aus dem Bereich der *O. sphegodes*. Das Gleiche gilt zum Beispiel für die zahlreichen Arten aus dem *Ophrys bertolonii*- und dem *O. holoserica*-Bereich. Nur selten fragt sich ein Autor, ob diese Bastarde mit unterschiedlichen Kleinsippen aus einem Artenbereich überhaupt morphologisch voneinander unterschieden werden können.

Kritisch kann man sich zur Neubeschreibung und Benennung von Bastarden stellen. Zum einen ist die Mehrzahl der Bastardbeschreibungen so kurz und ungenau, daß die jeweilige Beschreibung durchaus für mehrere Bastardkombinationen gelten kann. Zum anderen muß man sich fragen, ob es wirklich sinnvoll ist, jedem Bastard einen eigen Bastardnamen zu geben. Nach den Nomenklaturregeln ist dies natürlich möglich. Doch muß man sich langsam fragen, ob es noch genug lebende Orchideenforscher und Orchideenfreunde gibt, nach denen die Bastarde benannt werden können. Aber selbst wenn man selbst diese Benennung für überflüssig hält, entgehen die Bastarde ihrer Benennung nicht. Es gibt genügend Amateurforscher, die die Literatur und die Herbare nach unbenannten Bastarden durchforschen und die Benennung nachholen. Dennoch gibt es eine erstaunliche Anzahl von veröffentlichten und abgebildeten Artkombinationen, die noch nicht benannt worden sind. Ein Großteil von ihnen dürfte hinsichtlich ihres Bastardcharakters kritisch zu beurteilen sein. Viele von ihnen, wie auch so mancher gültig beschriebene Bastard dürfte lediglich eine extreme Variante einer guten Art sein. Viele dieser Bastarde sind zwar beobachtet und fotografiert worden, nicht aber mit ordentlich präparierter und hinterlegter Pflanze oder mit Pflanzenelementen als Typus festgelegt worden.

Nomenklatur

Dank der verdienstvollen, äußerst arbeitsintensiven nomenklatorischen Arbeiten von H.

Baumann und S. Künkele sind in den vergangenen Jahren nahezu alle Namen europäischer Orchideen auf ihre nomenklatorische Gültigkeit hin überprüft worden. Dies gilt insbesondere für die nomenklatorischen Typen der von Linné veröffentlichten Namen europäischer Orchideen. Wir haben heute daher ein sehr viel klareres Bild über die tatsächlich gültigen Namen. Dennoch gibt es einige offenen Fragen, die trotz oder gerade durch die Arbeiten der beiden genannten Autoren verursacht worden sind. So gibt es deutlich Hinweise, daß *Pseudorchis* gegenüber *Leucorchis* prioritär ist, aber keine letztendliche Klarheit. Die Autoren plädieren für *Dactylorhiza fistulosa* anstelle von *D. majalis* und *D. latifolia* anstelle von *D. sambucina*, obwohl es gute Gründe gäbe, die alteingeführten Namen beizubehalten. Über die Schreibweise von *Ophrys holoserica* anstelle von *O. holosericea* ist man sich nun einig, dafür gibt es einen dauerhaften Streit, ob es nun *O. holoserica* oder *O. fuciflora* lautet. Auch scheint die Frage *Ophrys speculum-vernixia-ciliata* noch keine insgesamt befriedigende Antwort erhalten zu haben.

Daß die nomenklatorischen Überprüfungen der genannten Autoren nicht immer abschließend sind, zeigt das Beispiel von *Serapias viridis* Perez Chiscano, für das sie keinen älteren gültigen Namen gefunden haben, aber übersehen haben, daß der Name *S. viridis* bereits 1825 vergeben worden ist. Aus diesem Grund wurde der Name *S. viridis* Perez Chiscano im Jahr 1990 durch *S. perez-chiscanoi* C. Acedo ersetzt.

Um innerhalb der Gattung *Serapias* die bisherigen Unterarten zu *S. vomeracea* in den Artrang erheben zu können, haben die bereits genannten Autoren für die bisherige Unterart *laxiflora* einen Namen gewählt, der von Camus für den Bastard *S. longipetala* X *S. parviflora* vergeben worden ist; dieser Bastard gibt es auf Korfu tatsächlich recht häufig, er hat aber mit der eigentlichen subsp. *laxiflora* nichts zu tun. Eine übertriebene und unnötige Aufwertung in den Artrang führt hier zu einer nicht sehr glücklichen

bzw. zu einer nicht haltbaren nomenklatorischen Entscheidung.

Trotz einzelner Unklarheiten haben die letzten Jahre wohl insgesamt zu einem deutlichen Fortschritt auf dem Gebiet der Nomenklatur geführt. Daß nomenklatorische Arbeiten beständig unter der Überschrift "Taxonomie" publiziert werden, ist dabei unerheblich.

Orchideenkartierung

Die Orchideenkartierung hat in den letzten Jahren hervorragende Fortschritte gemacht. Dies ist insbesondere darauf zurückzuführen, daß zahlreiche Hobby-Orchideologen ihre Orchideenreisen nicht nur zum Fotografieren, sondern auch zum genauen Registrieren von Fundstellen genutzt haben.

Die wohl genauesten Kartierungsergebnisse sind dank der Arbeitskreise Heimische Orchideen in Deutschland und in der Schweiz erzielt worden, sehr gute Kartierungsunterlagen liegen für die Niederlande und für Dänemark vor. Welchen Einfluß die Arbeitskreise auf die praktischen Kartierungsarbeiten haben, können wir in verschiedenen Regionen erkennen. In Frankreich hat sich die Arbeit der Société Française d'Orchidophilie sehr positiv auf die systematische Untersuchung der Orchideenvorkommen in den einzelnen Départements ausgewirkt. Hier soll nur auf die Verbreitungsübersichten für die Regionen von Aude, Nièvre, Hautes-Alpes, Ain, Haut-Rhin und Cantal hingewiesen werden. Für andere Regionen hat sich positiv ausgewirkt, daß die Kartierung in Deutschland nicht mehr viele spektakuläre Funde erbringt und daß die vielen Kartierer Lust auf andere Arten haben. Sie ziehen daher in die unterschiedlichsten mediterranen Gebiete, um dort ihre Kartierungsarbeit fortzusetzen. Dies zeigt sich in sehr guten Ergebnissen in nahezu allen Regionen Griechenlands, von Rhodos über ausgewählte Ägäische Inseln, Kreta, Peloponnes und über das Festland bis zu den ionischen Inseln. Aus der Sicht einer flächen-

deckenden Grundkartierung scheint Griechenland dank des Einsatzes mehrerer Kartierer aus Mitteleuropa "auskartiert". Gerade hier zeigt es sich aber, daß überraschende und erfreuliche Kartierungsergebnisse dann erzielt werden, wenn man von der großflächigen Kartierung in die Detailkartierung einsteigt. Hier zeigen sich aber auch die Grenzen vieler Hobby-Kartierer, da die Detailkartierung sehr viel zeitaufwendiger ist, über mehrere Jahre kontinuierlich erfolgen muß und eine stärkere fachliche Auseinandersetzung mit den Arten und ihrer Ökologie voraussetzt.

Trotz des enormen Fortschrittes auf dem Gebiet der Kartierung muß man auf einige Schwachstellen hinweisen. Viele Kartierer wandeln auf gut besuchten, ausgetretenen Pfaden und finden dementsprechend immer dieselben Arten. Sie übersehen dabei, daß die besuchten Gebiete nur wenige Kilometer abseits dieser bekannten Pfade oft hochinteressante Funde bergen. Wir sollten daher viel stärker darauf hinarbeiten, daß in den gut kartierten Gebieten stärker auf ökologische Nischen hin, auf scheinbar nicht vorhandene Arten hin kartiert wird.

Die gleiche Empfehlung gilt auch großräumig für das Mittelmeergebiet. In Italien gibt es "Modegebiete", die regelmäßig besucht werden und gut untersucht sind: Sizilien, Sardinien, Apulien, Mte. Gargano, die Abruzzen, der Monte Argentario und ausgewählte kleinere Gebiete der Südalpen. Dazwischen gibt es große Gebiete, die vielleicht weniger spektakuläre Arten beherbergen, die vielleicht touristisch nicht so attraktiv sind, die es aber wert wären, genauer untersucht zu werden. Um dies auf ganz Europa zu übertragen: wir sollten einen Atlas der schlecht kartierten Regionen erstellen und versuchen, die vielen Hobby-Kartierer in diese Gebiete zur Kartierung zu locken. Dies zu erreichen bedarf einer intensiven fachlichen Unterstützung der Kartierer, also einer zeitintensiven und zugegebenermaßen nicht immer so erfreulichen Betreuung.

Karyologie

Karyologische Untersuchungen werden in der Regel nur im Rahmen von Spezialarbeiten, nicht also systematisch für die Familie der Orchidaceae durchgeführt. Erfreulicherweise gibt es gerade für Italien regelmäßige Berichte über Chromosomenuntersuchungen, die überwiegend am Instituto di Botanica ed Orto Botanica dell'Università Cagliari durchgeführt werden und im *Informatore Botanico Italiano* veröffentlicht werden. Ähnlich systematische Untersuchungen werden ab und zu in den *Anales del Jardin Botanico de Madrid* publiziert.

Nun scheinen die einheitlichen Chromosomenzahlen im Bereich der Gattungen *Orchis*, *Ophrys* und *Dactylorhiza* auch nicht gerade zu intensiveren Untersuchungen anzuregen. Es ist sogar schwer, in Mitteleuropa Institute zu finden oder anzuregen, gesammelte Materialien karyologisch zu untersuchen. Die Untersuchungen von H. Teppner und E. Klein haben aber gezeigt, daß ohne Chromosomenuntersuchungen eine Aufklärung der Zusammenhänge innerhalb der Gattung *Nigritella* nicht möglich ist. Besonders bei der äußerlich so einheitlich erscheinenden *Nigritella nigra* haben diese Untersuchungen hybridogen begründete Sippen in Schweden und eine völlig neue Art im Alpenraum (*N. rhellicani*) ergeben. Auch die Zugehörigkeit der *Leucorchis frivaldii* zur Gattung *Leucorchis* (oder *Pseudorchis*) und nicht zu *Gymnadenia* war nur mit Hilfe von karyologischen Untersuchungen möglich.

Ökologie

Schaut man sich den zum Teil enormen Rückgang der Orchideen in den Industrienationen Europas an, wird einem die besondere Bedeutung ökologischer Untersuchungen deutlich. Wenn es stimmt, daß Orchideen hochsensibel auf Veränderungen der Bodennutzung, der Bodenzusammensetzung und -kontamination, der Schadstoffeinträge aus der Luft und auf Klimaveränderungen reagieren, dann wird ihre Bedeutung als Bio- und Umweltindikator deut-

lich. Diese Einwirkungen und die daraus resultierenden Veränderungen können wir aber erst interpretieren, wenn uns die Abhängigkeiten unterschiedlicher Rahmenbedingungen bekannt sind. Daß dennoch über die Ökologie von Orchideen vergleichsweise so wenig geforscht und berichtet wird, liegt an den hohen fachlichen Anforderungen an die Untersuchenden und an die Untersuchungsprogramme und an der Langwierigkeit der Untersuchungen. Ökologische Untersuchungen entziehen sich danach weitgehend der Masse der Hobby-Orchideologen. Bezeichnenderweise werden ökologische Untersuchungen überwiegend in Staaten Nord-Europas mit ihrem besonderen Druck der Industrie und der Landwirtschaft auf natürliche Biotope durchgeführt.

In der jüngsten Zeit ist eine ganze Reihe systematischer und einander sehr ähnlicher Untersuchungen über die Ökologie der Orchideen Polens, durchgeführt von Mitarbeitern des Institutes für Botanik der Universität Wrocław, berichtet worden. Hier wurden Populationen ausgewählter Arten systematisch vermessen, wurden die Gruppencharakteristika und Altersstrukturen der Populationen, die Blätter der Pflanzen auf Asche, N, P, K, Ca und Mg und die Böden auf N, P, K, Ca, Mg, Fe und S hin untersucht. Diese Untersuchungen sind ein erfreulicher erster Schritt zu umfassenden ökologischen Programmen, die konsequent fortgeführt und erweitert werden sollten. Ähnliche Untersuchungen sind vereinzelt aus Norwegen, Dänemark und Großbritannien berichtet worden. Es zeigt sich, daß dort wo die Artenvielfalt begrenzt ist und wo die Reisemöglichkeiten eingeschränkt sind, Themen wie das der Ökologie und der Populationsdynamik verstärkt aufgegriffen werden. Aus den Ländern mit einer enormen Vielzahl von Arten, wie den Mittelmeerländern werden trotz des auch dort herrschenden anthropogenen Drucks auf die Biotope und ihre Arten kaum entsprechende Untersuchungen berichtet. Und doch wäre hier, wo Feuchtbiotope durch landwirtschaftliche und industrielle Aktivitäten gefährdet, küstennahe Pineten durch den Tourismus bedrängt, Bergregionen durch Entwaldung und hoffnungslose Überbeweidung

beeinträchtigt werden, wo fehlende Maßnahmen zur Luftreinhaltung die Standorte aus der Luft verändern, ein umfassendes ökologisches Untersuchungsprogramm enorm wichtig.

Biometrie

Die Möglichkeiten der Vermessung von Orchideen im Stengel-, Laub- und Blütenbereich, die Auswertung dieser Meßdaten zur Charakterisierung der Arten und zur Ermittlung von Sippenunterschieden sind in der vergangenen 15 Jahren systematisch untersucht und verbessert worden. Wegbereiter auf diesem Gebiet waren insbesondere die beiden Schweizer P. Götz und H.R. Reinhard. Diese biometrischen Untersuchungen haben uns geholfen, den Blick für die wirklich sippenunterscheidenden Merkmale zu schärfen. Wie alle Untersuchungsmethoden bergen aber auch biometrische Untersuchungen die Gefahr in sich, daß sie bei falscher oder oberflächlicher Benutzung zumindest überinterpretiert, im Zweifelsfall aber auch für bestimmte Ziele mißbraucht werden. So sind Pflanzenvermessungen und die aus ihnen abgeleiteten Sippendifferenzen sehr oft benutzt worden, um neue Taxa zu begründen. Dabei wurde leider nicht immer gefragt, ob und in welchem Umfang die Verfahren für bestimmte Gattungen geeignet sind, wurden die Ergebnisse in jede beliebige Richtung interpretiert, wenn es nur half, neue Sippen zu schaffen. Selten wurden die gleichen Daten genutzt, um Zusammenhänge zwischen nahestehenden Sippen aufzuzeigen. Und ausgesprochen oft wurden wenn auch geringe Sippendifferenzen in übertriebene taxonomische Schlußfolgerungen übertragen.

Dies soll nun nicht als Argument gegen die Vermessung von repräsentativen Proben einzelner Populationen dienen; im Gegenteil, die Vermessung ist äußerst hilfreich, weil sie den Untersuchenden zwingt, sich die Pflanzen und die wechselseitigen Abhängigkeiten seiner Einzelmerkmale ausführlicher anzuschauen. Nur sollten wir alle sehr viel vorsichtiger in der

Interpretation der Meß- und Rechenergebnisse sein, sollten vor allem taxonomische Interpretationen und Schlußfolgerungen nicht nur auf biometrische Messungen abstützen, sondern diese nur als eines von mehreren Untersuchungs- und Entscheidungsmethoden nutzen.

Erfreulich ist, daß Orchideen in der Mehrzahl nach einheitlichem Muster vermessen werden. Dennoch muß bedauert werden, daß verschiedentlich nur sehr wenige, ausgewählte Meßwerte aufgenommen werden, ohne daß die Auswahl begründet wird. Ab und zu entsteht sogar der Eindruck, daß bewußt Meßwerte unterdrückt werden, weil sie dem gewünschten Ergebnis im Wege stehen.

Bestäuber und Bestäubung

Untersuchungen über die Bestäubung von Orchideen haben eine lange Geschichte, sind aber aufgrund des notwendigen zoologischen Fachwissens immer auf wenige Wissenschaftler und Institute beschränkt. Nach den grundsätzlichen Untersuchungen von B. Kullenberg und seinen Mitarbeitern sind in den vergangenen Jahren intensive Felduntersuchungen von C. Gack und H.F. Paulus durchgeführt worden. Sie haben uns detaillierte Ergebnisse über die Bestäubung von *Ophrys*-Arten des gesamten Mittelmeergebietes und damit einen enormen Fortschritt auf diesem Gebiet gebracht. Das Ergebnis waren unterstützende Informationen für die Artunterscheidung, waren neue Arten zum Beispiel im Bereich der *Ophrys fusca* und waren Erkenntnisse über die Bedeutung der Bestäubung für die Evolution. Umfangreiche Listen von artspezifischen Bestäubern der einzelnen *Ophrys*-Arten unterschiedlicher Regionen ermöglichen es, Isolationsmechanismen zu erklären, Artenisolierung, aber auch Artenkonvergenz zu interpretieren. Es sollte aber auch diskutiert werden, ob nicht das Vorhandensein unterschiedlicher Bestäuber für äußerlich extrem ähnliche oder kaum zu unterscheidende *Ophrys*-Arten manchmal überinterpretiert wird. Manchmal entsteht der Eindruck, daß das

Element der Bestäubung zum alleinigen Unterscheidungsmerkmal verschiedener *Ophrys*-Arten erhoben wird.

Um Zoologen und Bestäubungsspezialisten bei ihrer schwieriger Arbeit zu unterstützen, sollten alle durch Europa reisenden Amateur-Orchideologen mehr Aufmerksamkeit den Bestäubern widmen; sie sollten versuchen, die Bestäuber soweit wie möglich in wissenschaftlich akzeptabler Weise zu sammeln und zusammen mit den notwendigen Feldbeobachtungen den Spezialisten für Bestäuber und Bestäubung zukommen zu lassen.

Vermehrung und Kultur

Die wissenschaftliche und praktische Arbeit über Vermehrung und Kultur einheimischer Orchideen spielt eine wichtige, nicht zu unterschätzende Rolle und hat eine enorme Zahl von Veröffentlichungen hervorgebracht. M. Weinert (1989) hat in jüngerer Zeit alle einschlägigen Arbeiten zusammengetragen und in Form einer umfassenden Bibliographie veröffentlicht. Diese Zusammenstellung und die große Zahl der jährlich veröffentlichten Arbeiten zeigen, in welchem Umfang weit verbreitete und wenig aufeinander abgestimmte Forschungsarbeiten zur Verbesserung der symbiotischen und der asymbiotischen Vermehrung durchgeführt werden. Viele der veröffentlichten Arbeiten scheinen für die Professionals, aber vor allem für die vielen Amateurgärtner zu wissenschaftlich und kompliziert. Daher sind Bücher wie "Hardy Orchids" von P. Cribb und C. Bailes notwendig und in der Lage, das aktuelle Wissen über die Kultur einheimischer Orchideen im Gewächshaus und im Freiland zusammenzufassen und in einer wissenschaftlich akzeptablen, aber dennoch verständlichen Form zu veröffentlichen.

Trotz der Verlässlichkeit und des wissenschaftlichen Charakters dieser Arbeiten beobachten wir ein weitverbreitetes Unwohlsein über alle Aktivitäten und Veröffentlichungen über dieses Thema. Es wird meist betont, daß alle diese

Studien vor allem dem Schutz der Arten, der bewußten Vermehrung und der Wiederansiedlung der Arten an ihrem ursprünglichen, aber gefährdeten Standort dienen. Dagegen wird oft angeführt, daß derartige Veröffentlichungen über die Vermehrung einheimischer Orchideen Amateurgärtner dazu anregen können, Orchideen im eigenen Garten zu kultivieren und die hierfür notwendigen Pflanzen illegal direkt von Naturstandorten zu entnehmen. Derartige, zum Teil sicherlich berechnete Befürchtungen werden dadurch gestützt, daß einheimische Orchideen selten und vor allem selten mit dem Nachweis der künstlichen Vermehrung von Gartenzentren angeboten werden und zudem oft sehr teuer sind. Grablöcher an natürlichen Standorten von *Cypripedium calceolus*, *Anacamptis pyramidalis*, *Orchis coriophora* und unterschiedlichster Arten der Gattung *Ophrys* zeigen die äußerst unangenehmen negativen Begleiterscheinungen der Orchideenkultur. Deswegen reagieren nicht kultivierende, dafür aber kartierende und nur fotografierende Amateur-Orchideologen ausgesprochen unfreundlich auf Veröffentlichungen über Vermehrung und Kultur. Diese Reaktionen können auf nahezu allen nationalen Orchideenseminaren und -kongressen beobachtet werden. Primär sollten wir daher alle Beteiligten von der Ungesetzlichkeit und der Unsinnigkeit des Ausgrabens wilder Orchideen überzeugen. Auf der anderen Seite sollte niemand ein ganzes Gebiet der Orchideenforschung nur wegen möglicher, negativer Begleiterscheinungen verdammen. Ganz im Gegenteil sollten sich alle an der Beobachtung und am Schutz einheimischer Orchideen Interessierten dafür einsetzen, daß Vermehrung und Kultur überall dort, wo es möglich ist, zum tatsächlichen Nutzen und zum Erhalt einheimischer Arten weiterentwickelt und genutzt werden.

Schlußwort

Wie zu Beginn betont, werden die meisten Arbeiten über einheimische Orchideen von Hobby-Botanikern und nicht von botanischen

Instituten und ihren Mitarbeitern durchgeführt. Dementsprechend ist der Fortschritt auf dem Gebiet der Orchideen überwiegend von Amateuren, von deren Engagement und von deren Fachwissen abhängig. Um das enorme Leistungspotential der Amateure optimal im Sinne der Orchideenforschung zu nützen, wäre es wünschenswert, wenn botanische Institute und einzelne Botaniker sich stärker als in der Vergangenheit üblich der fachlichen Betreuung der Orchideen-Arbeitskreise und -vereinigungen widmen und so helfen würden, die Qualität der verschiedenen privaten Orchideenforschungen zu verbessern.

Samenvatting

Uit onze bibliografieën en literatuurdienst blijkt, dat er steeds meer publikaties over Europese orchideeën verschijnen, in de laatste jaren wel 120-150 per jaar, waarvan de meeste van de hand van amateurbotanici stammen. Aan de hand van de literatuur is het mogelijk om de vorderingen op de diverse terreinen van onderzoek te volgen. Er worden door verfijnd onderzoek (o.a. chemisch, karyologisch en geobotanisch) nog steeds nieuwe taxa beschreven en genera of soorten opgesplitst. Verwarrend zijn de naamswijzigingen, die ontstaan door de talrijke omzettingen van soort naar ondersoort en vice versa. Kritische kanttekeningen kunnen worden geplaatst bij de beschrijving van hybriden. Het lijkt zeker, dat een aantal bastaarden die als natuurlijk worden beschreven, door kunstmatige bestuiving van goed geïsoleerde soorten is verkregen. Ook de nauwkeurigheid van dergelijke beschrijvingen laat te wensen over. De nomenclatorische geldigheid van veel namen is in de laatste jaren uitvoerig onderzocht, maar de resultaten zijn niet onomstreden. Op het gebied van de kartering is veel bereikt, met name door de werkgroepen in de diverse landen. Nu veel grote gebieden goed in kaart zijn gebracht, verdient het aanbeveling, zich op de gedetailleerde kartering van kleinere eenheden te richten. Ook zou men meer de "gebaande paden" moeten verlaten. Oecologisch onderzoek is in een tijd van grote veranderingen in het natuurlijke milieu

voor een zo kwetsbare groep als de orchideeën heel belangrijk. Mede door de vaak lange duur van het onderzoek is dit meestal werk voor vakbotanici. Biometrisch onderzoek is uiterst nuttig, maar dient slechts in combinatie met andere onderzoeksmethoden gebruikt te worden. Onderzoek aan bestuivers en bestuiving kent een lange geschiedenis; het geeft aanvullende informatie voor het onderscheiden van soorten en verschaft inzicht in het proces van de evolutie. De indruk wordt echter wel eens gewekt, dat de bestuiving het enige criterium is voor het onderscheiden van *Ophrys*-soorten. Het vermeerderen en kweken van inheemse orchideeën kent positieve en negatieve kanten. Degenen die dit veld van onderzoek afwijzen, dienen zich te bedenken, dat kweken en vermeerderen ook tot nut en behoud van de soorten kunnen worden gebruikt.

Summary

It becomes clear from our bibliographies and literature-service that the number of publications on European orchids is still increasing. Most of the publications, calculated to be 120-150 per year are written by amateur-botanists. Studying the current literature gives the opportunity to follow the development of the knowledge on European orchids. It is obvious that the working-groups are greatly involved in the augmentation of this knowledge. They lack however in most cases, the scientific approach and tools characteristic of the botanical specialists. The latter are more involved in research concerning chemical, karyological, geobotanical, ecological, or morphological aspects, whereas the amateurs are interested in a different variety of subjects e.g. description of new species or hybrids, mapping, photography, or cultivation and multiplication. As a result one gets confused by the numerous changes in names from species into subspecies and vice versa. critical notes can also be made to the description of hybrids. It must be mentioned that at least a number of so-described "natural hybrids" are in fact the result of artificial pollination of strictly isolated species. Although the validity of the nomenclature of

many names has recently been studied extensively, some of the results are not indisputable. In stead of mapping large and well-known areas, attention must also be paid to detailed mapping of smaller unities during longer periods of time. Biometrical research is very useful, but only in combination with other methods. The same holds for research on pollination and pollinators. One gets sometimes the impression that pollination is the sole criterium for distinguishing

Ophrys species. It surely gives additional information, which can be used together with other results in favour of the distinguishing of species and the insight in evolutionary processes. Multiplication and cultivation of European species is not considered positively by everyone. One must realise however that both cultivation and multiplication can also be applied to the benefit and the preservation of species.

Climate correlations with patterns of appearance of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz

Marilyn H.S. LIGHT and Michael MACCONAILL

Introduction

Epipactis helleborine is a highly variable orchid species found throughout Europe, in North Africa, the eastern Mediterranean, and eastwards to Siberia and the Himalayas (DUPERREX 1961, SUMMERHAYES 1951). It was first reported in North America over 100 years ago and is now common in eastern Canada (SOPER & GARAY 1954). The range of this species in Quebec prior to 1965 has been discussed by DOYON & CAYOUE 1966: it was first reported in the vicinity of Gatineau Park, Quebec in 1961.

This orchid can be found growing in a wide variety of habitats in Gatineau Park including second-growth deciduous upland forest with sugar maple (*Acer saccharum*), hedgerows, fen margins with eastern white cedar (*Thuja occidentalis*), along the edges of shaded ditches and springs with ferns such as *Onoclea sensibilis*, and even in seasonal streambeds. Frequency of occurrence ranges from sporadic to being the dominant understory herb. It commonly occupies otherwise sparsely populated sites. Specimens are highly variable in stature and flower number: most frequently encountered are small plants with two to five leaves and up to 15 flowers: large specimens with nine or more leaves and 30 or more flowers are less frequent, their habitats being more open areas near forest edges and particularly where moisture is plentiful during the growing season. The specimens deposited in the herbaria of Agriculture Canada (DAO) and the Canadian Museum of Nature (CAN) are mostly large plants with numerous flowers. Tall flowering plants may also be found growing in lawns, gardens and

along roadsides in the neighbourhood of Gatineau Park particularly several years after soil, sand or gravel has been brought in for landscaping purposes.

When we first initiated this study in 1985, three plots were chosen representing different light regimes. We have reported evidence suggesting that the determinant of appearance pattern in *E. helleborine* occurred at least one year previous to the event (LIGHT & MACCONAILL 1991): one possible determinant could be climate. Several investigators have reported the correlation of

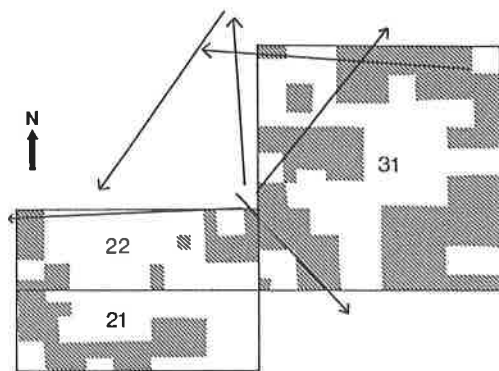


Figure 1. Site plan in Gatineau Park, Quebec, Canada, showing the position of Plots 21, 22, and 31, the location and direction of fallen trees (arrows), and the distribution of exposed rock and boulders (hatched).

rainfall with flowering capacity of terrestrial orchid species (WELLS 1981, INGHE & TAMM 1988, WILLEMS 1989, WELLS & COX 1991, WILLEMS & BIK 1991), while others have reported on the influence of vegetation encroachment and shading on shade-intolerant species (TAMM 1972, FARRELL 1991, VANHECKE 1991). Three additional years of study and further breakdown of the data into patterns of appearance and climatic variables under three different light regimes has given us the opportunity to better understand the relationship between the environment and this interesting orchid, and to appreciate the importance of site description in the interpretation of results.

Site description

The principal study area has been previously described (Site 1: LIGHT & MACCONAILL 1991). The study area is divided into three plots: #31 (81 sq m), #21 (27 sq m) and #22 (27 sq m). Plot 31 is a forest light gap formed when five mature trees fell (Figure 1,2). The terrain is open, mostly flat: exposed fissured rock and boulders cover approximately 60% of the ground. Plot 21 is adjacent to and slopes up from #31 (4% slope), containing several large boulders, eight small trees and sharing one Sugar Maple (*Acer saccharum*) measuring 39 cm dbh (diameter breast height) with Plot 22. Rocks and boulders comprise approximately 48% of its surface area (Figure 3). Plot 22 is adjacent to #21 and #31, containing 12 small trees, is flatter and is bounded to the west by a fallen tree lying on the ground. Rocks cover approximately 30% of the ground (Figure 4). In all plots, canopy litter is concentrated in topographic depressions.

Figure 2. A partial view of Plot 31. Photograph taken facing northwest.



Methods

Meteorological data

Data was obtained from the Canadian Climate Centre, Downsview, Ontario for the Ottawa Meteorological Station, (Lat 45 31 N Long 75 47 W, 100 m elevation), located approximately 18 km from the principal study site. We have treated the climatological data in a Canadian context. Precipitation during the winter months cannot be treated in the same way as precipitation during the spring, summer and autumn. Moisture is less likely to enter the frozen ground in winter. Deviation of daily rainfall from a 30-year mean was calculated for the period May to October and summed on a monthly basis. Because spring thaw and thus the early water-absorptive status of the soil can vary greatly

from year to year, we also calculated the effective date of spring thaw as the date when the 5-day running mean temperature stayed consistently above 5°C. We calculated temperature deviations in degree-days from the 1982-1991 ten-year mean.

Light measurement

Photosynthetically Active Radiation (PAR) at average *E. helleborine* height (20 cm from the ground) in Plots 21, 22 and 31 was measured on a sunny day in mid June using a LI-COR Quantum Photometer Model LI-185B. Measurements were taken at randomly selected, fixed points in each plot at 30 minute intervals (6 readings/point), from 10:00 to 13:30 local solar time and geometric means calculated.

Choice of random points

Areas occupied by exposed rock or trees (where the orchid could not grow) were excluded when choosing these random points.

Edaphic factors

Soil depth was determined at the same randomly selected points as for light measurement. A 3 mm diameter, 32 cm long steel probe was pressed into the soil until it reached rock or until soil depth exceeded the length of the probe. Soil was sampled to determine soil moisture, soil moisture capacity at saturation and pH, a cylindrical core (5 cm dia x 10 cm) being taken at each of these points. Where soil depth was less than 10 cm, the core diameter was proportionally increased. Because of the great variation in soil depth and profile development, a depth of 10 cm was considered adequate to characterize the topo-edaphic gradient. Fresh litter (leaves and branches) was cleared before taking the core. A standard volume (60 ml) of fresh soil collected 24 hrs after a heavy rain was weighed and then dried to constant mass in a warm oven (105°C). The sample was subsequently saturated with deionized water and re-weighed.

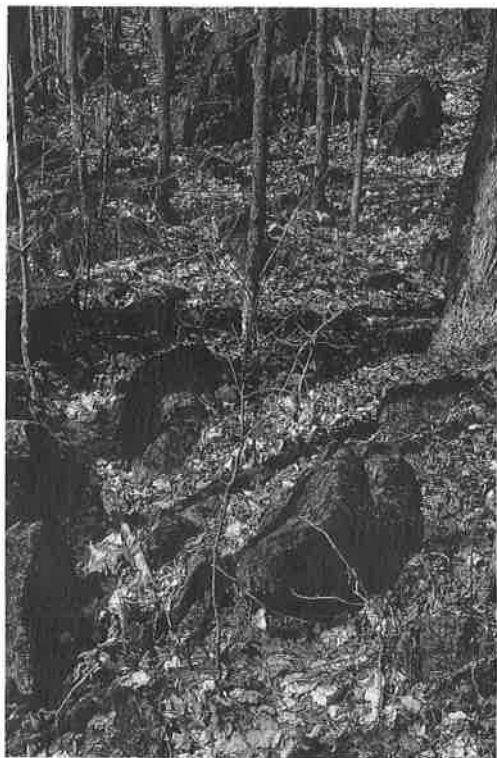


Figure 3. A view of Plot 21. Photograph taken facing west.

Soil pH was determined using a Fisher Accutest meter and all-purpose probe on a slurry of equal volumes of fresh soil and deionized water. Two replicate samples were assessed for each sampling site and the results averaged.

Population data

All emergent plants of *E. helleborine* appearing in each of the years 1985-1992 were marked using the method described in LIGHT & MACCONAILL 1991. The annual count was made on three occasions during June, July and August, to ensure that all emergents were found.

Plants that emerged with attenuated inflorescences or with flower buds arrested in various stages of development were recorded as emergent/early abort (remnant inflorescence with

barely indiscernable flower bracts), emergent/late abort (attenuated inflorescence with flower bracts: remnant flower buds less than 2 mm), or emergent/very late abort (flower buds ceased development only after the inflorescence had expanded: flower buds greater than 5 mm). Plants recorded as emergent/very late abort were included in the flowering class.

Occasionally, two stems have been found to emerge from the same rhizome. These may be both non-flowering, both flowering or one of each. For calculation and discussion in this paper, we have considered a plant to be flowering if any shoots were classed as flowering.

Statistical methods

Linear regression analysis was applied to relate meteorological data to patterns of appearance, significance being tested by analysis of variance. Other standard statistical analyses were applied when appropriate.

Results

Temperature and precipitation

Climate in the study area is highly variable from year to year. There are approximately 90-110 frost-free days annually.

Temperatures ranged from a mean low of -25°C in winter to a mean high of $+32^{\circ}\text{C}$ in summer. During winters of heavy snowfall, few mild spells and many cloudy days, snow accumulation may exceed 2 m. Although total snowfall can be considerable some years, snow accumulation is diminished during periodic warm spells and/or rain, and by sublimation, especially during March and April. Spring thaw begins as early as March 21 (1987) to as late as April 24 (1983, 1989). First frost usually happens during late August to late September. There was not sufficiently clear inter-annual variation in any straightforward measure of temperature with which changes in



Figure 4. A view of Plot 22. Photograph taken facing west.

patterns might be correlated.

Precipitation is highly variable. Seasonal precipitation (May - October) measured during the study period ranged from a high of 760 mm in 1986 to a low of 326 mm in 1991. The driest spring/early summer in 30 years was recorded in 1991, the wettest summer in 1986 (Table 1). When calculating the effect of rainfall on patterns of appearance of *E. helleborine*, we looked carefully into correlations with particular categories of plant life-state, with different times in the growing season, and with patterns by plot location.

Light

The light environment of the site is highly dynamic, even more so at any one plant site. Variations in the sun's angle during the day as well as cloudiness and wind movement of the upper canopy will produce sun flecks from seconds to several minutes long. Mean Photosynthetically Active Radiation (PAR) at the sample points measured on a clear day in mid-June ranged from 16 to 237 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (geometric means). A summary of the data is presented in Table 2. While there was no meaningful consistent variation in PAR values found between readings within plots or over the time course of measurement, a difference was found between plots ($F = 11.37$; 5% $F = 3.19$). The mean PAR values for Plots 21 and 22 were found to be not significantly different from each other with respect to light regime ($F = 2.66$; 5% $F = 4.04$) but together were significantly different from Plot 31 ($F = 20.09$; 5% $F = 4.04$).

Edaphic Factors

Median soil depth, soil moisture, soil moisture capacity at saturation, and soil pH within and between plots were found to be not significantly different by the Kruskal-Wallis test.

Patterns of appearance

One thousand one hundred and eight plants of *E. helleborine* have been recorded as having appeared on an annual cumulative basis over the period 1985 to 1992 (Table 3). The most

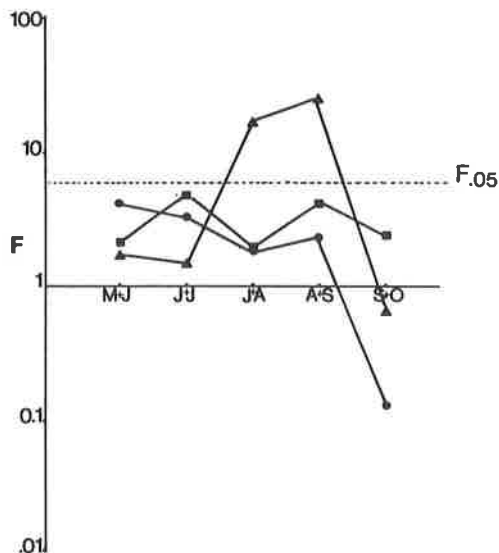
frequent pattern observed has been one appearance only. One plant has appeared for seven consecutive years out of the eight and three plants re-appeared after a five year absence.

Plants of *E. helleborine* never emerged earlier than the second week of May, even in 1987 when the spring thaw occurred March 21. During the dry springs (1989/1990/1991), the orchid emerged somewhat sporadically until the drought was broken in mid to late June. Despite the considerable variation in timing of emergence from year to year, the orchid flowered reliably from July 15 each year.

Patterns of appearance and rainfall

Although total annual variation in rainfall one year prior to emergence was not found to significant-

Figure 5. Relationship between the total number of flowering plants of *E. helleborine* by plot and rainfall summed in paired months (May to October) of the previous year. Plot 21 (solid square); Plot 22 (solid triangle); Plot 31 (solid circle).



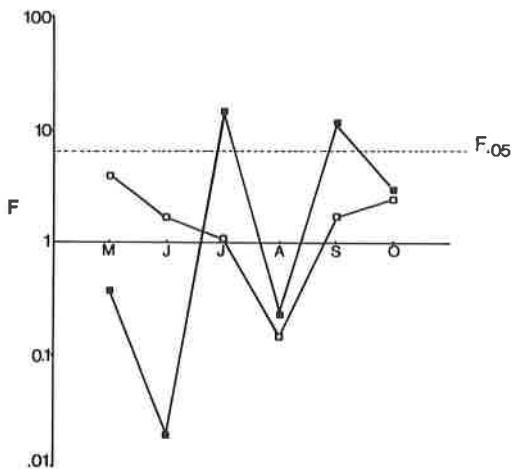
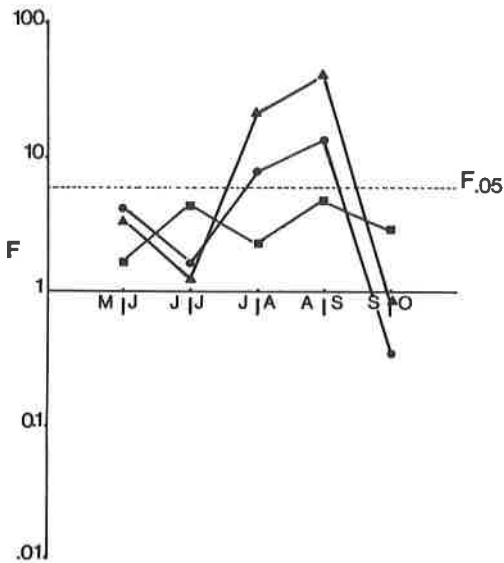
ly affect patterns of appearance of flowering, non-flowering or total emergent plants, variation in certain months in the year prior to emergence did. We found a strong correlation between the total number of flowering plants in Plot 22 and rainfall summed in the months of August and September of the previous year ($F_{obs} = 25$; $df = 6$: Figure 5). We found no correlation between flowering response and rainfall summed during the same period in Plots 21 and 31, but when we compared flowering response to the highest precipitation in either August or September of the year prior to emergence rather than summing rainfall for those months, we found a stronger correlation for Plot 22 ($F = 41$; Figure 6) together with a significant correlation of the Plot 31 response ($F = 12$). There was no significant correlation for Plot 21 ($F = 5$). We examined the proportion of plants flowering,

both as presumed first time (new) emergents and as known reemergents. We classified all the 1985 year-class plants as new emergents because there was no reliable way of knowing which ones had emerged in previous years. The proportion of new emergents flowering ranged from a low of 21% in Plot 21 to a high of 35% in Plot 31. The proportion of reemergents flowering was similar, ranging from 25% in Plot 21 to 36% in Plot 31. The proportion of new or reemergent plants flowering in any one plot was similar: Plot 31 consistently had the highest proportion of flowering plants (Table 4).

We examined the response of new and reemergent flowering plants in Plots 21, 22, and 31 to rainfall by month and by paired months, from May to October in the year prior to emergence. For these analyses, the 1985 data were omitted.

Figure 6. Relationship between the total number of flowering plants of *E. helleborine* by plot and rainfall calculated as the highest of two readings in paired months (May to October) of the previous year. Plot 21 (solid square); Plot 22 (solid triangle); Plot 31 (solid circle).

Figure 7. Relationship between the total number of new emergent and reemergent flowering plants of *E. helleborine* in Plot 21 and monthly rainfall (May to October) of the previous year: new emergents (open symbol), reemergents' (solid symbol).



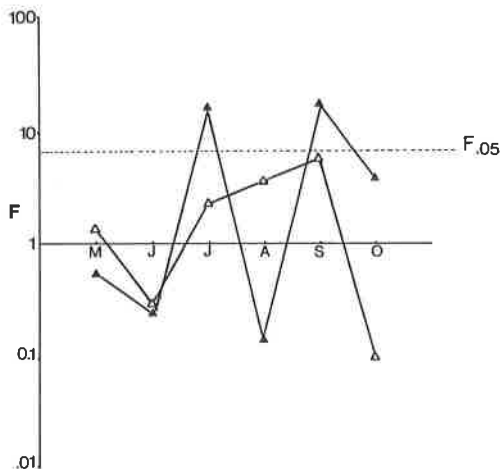


Figure 8. Relationship between the total number of new emergent and reemergent flowering plants of *E. helleborine* in Plot 22 and monthly rainfall (May to October) of the previous year: new emergents (open symbol), reemergents (solid symbol).

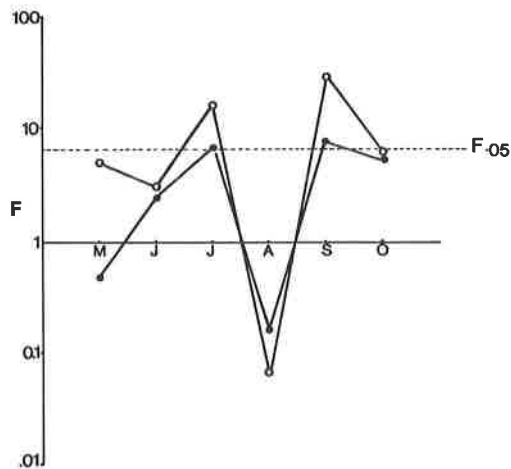


Figure 9. Relationship between the total number of new emergent and reemergent flowering plants of *E. helleborine* in Plot 31 and monthly rainfall (May to October) of the previous year: new emergents (open symbol), reemergents (solid symbol).

We found that the number of new, first time emergent flowering plants in Plot 31 was strongly correlated with rainfall in July ($F = 16$) and in September ($F = 30$) of the previous year, and that the number of reemergent flowering plants in Plots 21 ($F = 14$; 12) and 22 ($F = 17$; 18) were strongly correlated with rainfall in those same months (Figures 7-9).

Aborted inflorescences and rainfall

From the beginning of the study, we had recorded a small number of emergent plants with aborted inflorescences. The most obvious examples were easy to record: we called them "late abort". These plants have a short although easily recognized inflorescence with one or more flower bracts: flower buds if present did not exceed 2 mm in length (Figure 10). The less obvious examples are those emergents with an attenuated inflorescence barely discernable to the naked eye: we refer to these plants as "early abort" (Figure 11). We have considered only the

count of late aborts as reliable. Because of the small numbers involved, we summed data for all three sectors (Table 5). There was a strong linear correlation of the number of late aborts with rainfall in May and June one year previous summed ($F = 18$). When we calculated the values using only the highest rainfall in either May or June as the summed deviation from the 30-year mean, the correlation was found to be more pronounced ($F = 23$).

Aborted inflorescences - other possible causes

Flowering plants of *E. helleborine* sometimes abort a few or all flower buds after the inflorescence has expanded but before anthesis. For this study, these plants have been recorded as flowering. Possible causes for flower bud abortion are predation, physical damage and drought. In 1991, a severe drought lasting more than six weeks through the months of May and June was probably the major cause of flower bud abortion shortly before anthesis. No plants

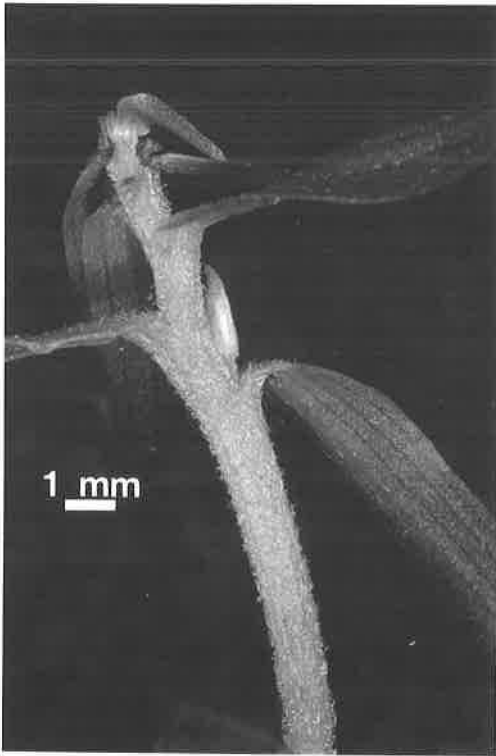


Figure 10. Aborted inflorescence development in *E. helleborine* showing reduced bracts and flower buds less than 2 mm long (late abort).



Figure 11. Aborted inflorescence development in *E. helleborine* showing an attenuated inflorescence (early abort).

in the study site or in similarly situated nearby sites flowered successfully although plants observed in nearby seasonally moist sites did bloom.

The weevil *Stethobaris ovata* LeConte can be found feeding or ovipositing on plants or flower buds. These insects also feed on and/or oviposit in the ovary shortly before or after anthesis. Damaged flower buds wither and abort.

Discussion

As a long term study of a population progresses, the opportunities to test the effects of climate on the behaviour of that population increase. The greater the variation of precipitation or temperature from a long term mean, the greater the chance of finding a discriminating event that correlates with population behaviour. The summer of 1986 was the wettest and the spring of 1991 the driest over the past 30 years. As *E. helleborine* was first reported from the vicinity of Gatineau Park, Quebec only in 1961, this

means that the colonizing population has been challenged with at least two significant meteorological events in its recent history.

Insufficient moisture at critical times has been found to negatively affect flowering of a number of terrestrial orchid species. WELLS (1981) found that with *Herminium monorchis*, not only did summer drought negatively affect flowering in the same year but also in the following year. HUTCHINGS (1987) reported that the mean flower spike height of *Ophrys sphegodes* was correlated with summed rainfall during the period of emergence (October to May) but no other measures of population performance or recruitment showed convincing correlation with climatic variables. INGHE & TAMM (1988) found that the flowering response of *Dactylorhiza sambucina* and *Listera ovata* was negatively affected by summer drought in the previous year. WELLS & COX (1991) found that insufficient water supply at critical times in the growing season could decrease the number of flowers or even prevent all plants from flowering in a population of *Ophrys apifera*. WILLEMS & BIK (1991) suggested that the probability of *Orchis simia* flowering or remaining vegetative strongly depends upon weather conditions in the current year. WHIGHAM & O'NEILL (1991) did not find a significant relationship between precipitation and flowering of *Tipularia discolor*.

Our findings are similar to those of SALMIA (1986) who found that populations of achlorophyllous and normal green forms of *E. helleborine* were similarly affected by rainfall during critical development stages. In a dry summer, white individuals were found only in moist places: all the white plants in the early bud stage located in a drier location had disappeared. SALMIA (1986) found a similar proportion of achlorophyllous individuals emerging once only (70%) when compared to our data for the Gatineau Park site (65%).

CURTIS (1954) investigated the annual fluctuation of flower production by seven native North American *Cypripedium* species during two

decades (1933-1952). He reported annual fluctuation in flower production in all species but was not able to correlate high flower production in one species with high production in the other species studied. Two plants growing side by side under garden conditions behaved independently and even oppositely during the study. He concluded that the environmental factors which might be correlated with behaviour of a species were so complicated an inter-relationship that correlation of observational data and behaviour would be next to impossible.

TAMM (1972) found that individual specimens of *Orchis mascula*, *Listera ovata* and *Dactylorhiza incarnata* have a marked ability to survive a long time, especially if they are vigorous. He attributed the causes of variation in flowering of all species studied to weather conditions although both direct and indirect effects are possible.

INGHE & TAMM (1988) observed climate correlations with populations of *Dactylorhiza sambucina* in a mesic site and in a drier site, finding a positive correlation between flowering and precipitation in May and June the previous year at the drier site, and a negative correlation between flowering and precipitation in April the previous year at the mesic site. They were cautious in drawing conclusions.

We have found a linear correlation between the abortion of primordial inflorescence development and lack of precipitation during the months of May and June summed (approximately 10 weeks post-thaw) of the preceding year suggesting that initiation of flower primordia occurs before this time. A linear correlation has also been found between the number of flowering plants and rainfall during the months of August and September summed of the preceding year although a stronger correlation was found when the highest monthly rainfall of the paired months was used in place of the summed rainfall in the calculations. This suggests that a threshold quantity of rainfall over that

eight-week period is required for inflorescence development to continue.

The proportion of plants flowering in any year showed significant differences from year to year although there was no meaningful difference in the proportion of plants flowering as new emergents or as reemergents over all the years summed. The proportion of plants flowering in any plot over all the years summed was found to be significantly higher in the plot located in a light gap but the proportion of plants flowering in a shaded plot appeared to be more affected by rainfall in August and September of the previous year. The flowering of reemergents growing in the light gap was also correlated with rainfall in July and in September of the previous year whereas in the other plots, it was the new emergents whose flowering was correlated with rainfall in the same months. It was not possible to separate the influence of these two months because their rainfall during the study period was so highly correlated ($r = 0.96$). We have shown that rainfall does play an important role in flowering success of *E. helleborine* but we are cautious in drawing any further conclusions at this time.

BAKER (1972) observed that drought-tolerant aliens commonly prosper because disturbance often involves removal of a plant canopy and the enhancement of xeric conditions. VANHECKE (1991), studying *Dactylorhiza praetermissa*, observed that it is the creation of open space by what ever means which is essential to trigger a population explosion of this species. Was *E. helleborine* dependent upon such a disturbance to become established in Gatineau Park? We know *E. helleborine* does spread with human assistance but it also can colonize new sites or apparently undisturbed sites without human intervention. It is not clear, however, whether these invasions require an initial disturbance such as treefall to create a focus of establishment.

The underlying question of our study is: Why is *Epipactis helleborine* seemingly so successful? To be successful, an invader or colonizer should

have a generalized pollinization system and encounter a reception area climate, soil and vegetation pattern similar to that at source (BAKER 1986). *Epipactis helleborine* growing in Eastern Canada is pollinated by several species of wasp including *Vespula arenaria*, *V. consobrina* and *V. vidua* (JUDD 1972). STUCKEY (1967) observed that light of a certain intensity is required for normal development of *E. helleborine* but that the presence of free carbonates in the soil is more important. BIERZYCHUDEK (1982) reasoned that herbs of grasslands, hedgerows, dunes and rocky ledges often invade light gaps and may be considered primordially native to light gaps. Is *E. helleborine* a species primordially native to light gaps?

We have evaluated the effect of some climate parameters, in particular rainfall during the growing season (May to October), on the patterns of appearance of a local population of *E. helleborine* in Gatineau Park, Quebec, Canada. These findings not only suggest a complex relationship existing between flowering, the accumulation of food reserves and drought tolerance but also underline the importance of site selection in drawing meaningful conclusions.

Acknowledgements

We wish to acknowledge the assistance of Raymond Tremblay with field observations, Dr. David Currie for loan of a LI-COR Photometer, Anne Howden for identification of the weevil, the Atmospheric Environment Service, Canadian Climate Centre, for providing the archival climate data, and the National Capital Commission for permission to conduct the study.

The following additions were given by the author to questions from the audience:

Epipactis helleborine flowers in Quebec from half July up to occasionally the end of September. In South-Ontario, which is two climate-zones warmer, sometimes from the end of June.

For recognition, individual plants are marked with a coded piece of Dymo-tape. In addition the rhi-

zome is photographed and the depth is noted. This takes about 20 minutes per plant. Each year 250 plants are marked and these plants are studied and mapped three times a year.

Summary

Population dynamics of the introduced orchid *Epipactis helleborine* (L.) Crantz have been monitored for eight years (1985-92) in adjacent forest plots in Gatineau Park, Quebec, Canada. One thousand one hundred and eight plants have been counted on an annual cumulative basis. The most frequent pattern observed has been one appearance only. Sixty-two percent of the 1985 year class have not re-appeared, one plant appeared for seven consecutive years and two plants re-appeared after a five-year absence. No correlation was found between temperature and patterns of appearance, but rainfall in certain months in the year preceding to appearance was correlated with the numbers of flowering plants. The overall proportion of plants flowering in any given plot was found to be significantly higher in the plot located in a light gap but the number of plants flowering in a shaded plot appeared to be more affected by rainfall in August and September of the preceding year. The flowering of reemergent plants in the light gap was also correlated with rainfall in July and in September of the preceding year. These findings not only suggest that a complex relationship exists between flowering, the accumulation of food reserves and drought tolerance but also underline the importance of site selection and analysis in drawing meaningful conclusions from patterns of appearance with this species.

Samenvatting

De populatiedynamiek van de in Canada geïntroduceerde orchidee *Epipactis helleborine* (L.) Crantz is gedurende acht jaar (1985-92) gevolgd op aan elkaar grenzende proefvlakken in bos in het Gatineau Park in Quebec

(Canada). Er zijn op cumulatieve jaarbasis in totaal 1108 planten geteld. Eénmalige verschijningen werden het frequentst waargenomen. Tweenzestig procent van de jaargroep van 1985 verscheen niet opnieuw, één plant verscheen zeven achtereenvolgende jaren en twee planten kwamen terug na een afwezigheid van vijf jaar. Er is geen correlatie gevonden tussen de temperatuur en de verschijningspatronen, maar regenval in bepaalde maanden in het jaar voorafgaand aan het verschijnen was gecorreleerd aan de aantallen bloeiende planten. Het totale aandeel aan planten die in enig gegeven proefvlak bloeiden, was significant hoger in het vlak dat het meeste licht ontving, maar het aantal planten dat op een beschaduwde vlak bloeide, leek meer beïnvloed te worden door regenval in de maanden augustus en september van het voorafgaande jaar. Het bloeien van opnieuw opgekomen planten op de lichtplek bleek ook gecorreleerd te zijn aan regenval in juli en september van het voorafgaande jaar. Deze bevindingen suggereren niet alleen, dat er een complexe relatie bestaat tussen bloei, de opeenhoping van voedselreserves en tolerantie tegenover droogte, maar benadrukken ook het belang van de keuze van de groeiplaats en van een goede analyse om zinnige conclusies uit de verschijningspatronen bij deze soort te trekken.

Zusammenfassung

Die Populationsdynamik der in Kanada eingeschleppten Orchidee *Epipactis helleborine* (L.) Crantz ist während acht Jahre (1985-92) auf aneinander grenzenden Waldflächen im Gatineau Park, Quebec (Kanada) untersucht worden. Auf kumulativer Jahrbasis wurden 1108 Pflanzen gezählt. Einmalige Erscheinungen wurden am häufigsten festgestellt. Zweiundsechzig Prozent der Jahresgruppe von 1985 erschienen nicht wieder, eine Pflanze erschien in sieben aufeinander folgenden Jahren und zwei Pflanzen erschienen nach fünfjähriger Abwesenheit wieder. Es wurde kein Zusammenhang zwischen der Temperatur und den Erscheinungsmustern gefunden, aber der Regenfall in bestimmten

Monaten des Jahres, das dem Erscheinen voranging, hing mit der Anzahl der blühenden Pflanzen zusammen. Der Gesamtteil der Pflanzen, die auf irgendeiner Fläche blühten, war auf der Fläche, die das meiste Licht erhielt, signifikant höher, aber die Zahl der Pflanzen, die auf beschatteten Flächen wuchsen, schien mehr vom Regenfall in den Monaten August und September des Vorjahres beeinflusst zu werden. Das Blühen wiederaufgekommener Pflanzen an der beleuchteten Stelle hing auch mit dem Regenfall im Juli und im September des Vorjahres zusammen. Diese Ergebnisse deuten nicht nur darauf, daß es ein komplexes Verhältnis zwischen der Blüte, der Ansammlung von Nahrungsreserven und der Trockenheitstoleranz gibt, sondern betonen auch, wie wichtig die Wahl des Wuchsortes und eine gute Analyse sind, um sinnvolle Schlußfolgerungen aus den Erscheinungsmustern dieser Art zu ziehen.

References

- BAKER, H.G. (1972): Migrations of seeds. In: D.H. Valentine (ed.) *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*. pp. 327-347. Academic Press, London.
- BAKER, H.G. (1986): Patterns of plant invasion in North America. In: H.A. Mooney & J.A. Drake (eds.), *Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii: Ecological Studies* 58: 44-57. Springer-Verlag, New York.
- BIERZYCHUDEK, P. (1982): Life histories and demography of shade-tolerant temperate forest herbs: a review. *New Phytologist* 90: 757-776.
- CURTIS, J.T. (1954): Annual fluctuations in rate of flower production by native *Cypripediums* during two decades. *Bull. Torrey Botanical Club* 81: 340-352.
- DOYON, D. & CAYOUTTE, R. (1966): *Epipactis helleborine* (L.) Crantz au Quebec. *Le Naturaliste Canadien* 93: 171-176.
- DUPERREX, A. (1961): *Orchids of Europe*. Translated by A.J. Huxley. Blanford Press, London.
- FARRELL, L. (1991): Population changes and management of *Orchis militaris* at two sites in England. In: T.C.E. Wells and J.H. Willems (eds.), *Population Ecology of Terrestrial Orchids*, pp. 63-68. SPB Academic Publishing, The Hague.
- HUTCHINGS, M.J. (1987): The population biology of the early spider orchid, *Ophrys sphegodes* Mill. I. A demographic study from 1975 to 1984. *Journal of Ecology* 75: 711-727.
- INGHE, O. & TAMM, C.O. (1988): Survival and flowering of perennial herbs. V. Patterns of flowering. *Oikos* 51: 203-219.
- JUDD, W.W. (1972): Wasps (Vespidæ) pollinating the helleborine, *Epipactis helleborine* (L.) Crantz at Owen Sound, Ontario. *Proc. Ent. Soc. Ont.* 102: 115-118.
- LIGHT, M.H.S. & MACCONAILL, M. (1991): Patterns of appearance in *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. In: T.C.E. Wells and J.H. Willems (eds.), *Population Ecology of Terrestrial Orchids*, pp. 77-87. SPB Academic Publishing, The Hague.
- SALMIA, A. (1986): Chlorophyll-free form of *Epipactis helleborine* (Orchidaceæ) in SE Finland. *Ann. Bot. Fennici* 23: 49-57.
- SOPER, J.H. & GARAY, L.A. (1954): The helleborine and its recent spread in Ontario. *Federation of Ontario Naturalists Bulletin* 65: 4-7.
- STUCKEY, I.H. (1967): Environmental factors and the growth of native orchids. *American Journal of Botany* 54: 232-241.
- SUMMERHAYES, V.S. (1951): *Wild Orchids of Britain*. Collins, London.
- TAMM, C.O. (1972): Survival and flowering of some perennial herbs. II. The behaviour of some orchids on permanent plots. *Oikos* 23: 23-28.
- VANHECKE, L.E.M. (1991): Population dynamics of *Dactylorhiza praetermissa* in relation to topography and inundation. In: T.C.E. Wells and J.H. Willems (eds.), *Population Ecology of Terrestrial Orchids*, pp. 15-32. SPB Academic Publishing, The Hague.

- WELLS, T.C.E. (1981): Population ecology of terrestrial orchids. In: H. Synge (ed.). The Biological Aspects of Rare Plant Conservation, pp. 281-295. Wiley, Cichester.
- WELLS, T.C.E. & COX, R. (1991): Demographic and biological studies on *Ophrys apifera*: some results from a 10 year study. In: T.C.E. Wells and J.H. Willems (eds.). Population Ecology of Terrestrial Orchids, pp. 47-61. SPB Academic Publishing, The Hague.
- WHIGHAM, D. & O'NEILL, J. (1991): The dynamics of flowering and fruit production in two eastern North American terrestrial orchids, *Tipularia discolor* and *Liparis lilifolia*. In: T.C.E. Wells and J.H. Willems (eds.). Population Ecology of Terrestrial Orchids, pp. 89-101. SPB Academic Publishing, The Hague.
- WILLEMS, J.H. (1989): Population dynamics of *Spiranthes spiralis* in South-Limburg, The Netherlands. *Mém. Soc. Roy. Bot. Belg.* 11: 115-121.
- WILLEMS, J.H. & L. BIK (1991): Long term dynamics in a population of *Orchis simia* in The Netherlands. In: T.C.E. Wells and J.H. Willems (eds.). Population Ecology of Terrestrial Orchids, pp. 33-45. SPB Academic Publishing, The Hague.

Table 1. Summed Precipitation Deviations from 1951-80 Average for Ottawa Meteorological Station Ottawa, Canada (Lat 45°31' N, Long 75°47'W)

From	To	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991
05-01	05-31	50.4	.2	96.4	-.5	-35.5	33.3	-13.9	-13.9
06-01	06-30	-16.8	21.4	33.6	17.0	20.6	-2.6	-35.4	-59.4
07-01	07-31	-32.7	-18.7	58.5	31.2	-7.7	-18.7	28.4	-36.8
08-01	08-31	83.7	-17.3	10.6	-51.6	32.8	-35.2	46.6	-24.8
09-01	09-30	-63.9	-33.1	88.3	42.3	-11.3	-18.1	23.7	-26.9
10-01	10-31	-15.3	24.7	9.9	-.7	44.7	27.1	27.8	24.5
05-01	10-31	5.4	-22.8	297.3	37.7	43.6	-14.2	77.2	-137.3

Table 2. Photosynthetically Active Radiation (PAR) in uE.m-2.s-1 at 20 cm above soil: 10:00 - 13:30 local solar time on a clear day in mid-June 1989. (Geometric means; 6 observations at each point)

Plot Loc	21 PAR	Plot Loc	22 PAR	Plot Loc	31 PAR
U	22	B	18	1	65
M	49	E	21	3	37
L	28	H	16	5	99
				7	29
				9	237

Sector Mean: 31 18 70

Observations: 18 18 30

(31 significantly greater than 21/22: $P < 0.05$)

Table 3. Appearance and reappearance of *Epipactis helleborine* plants in study site (Flowering/Total)

Year Class	1985	1986	1987	Observation Year		1990	1991	1992
				1988	1989			
1985	81/232	11/54	25/55	12/40	3/12*	2/6*	1/4*	0/5*
1986		22/83	15/43	9/19	0/1+	0/1+	0/2+	0/2+
1987			62/222	29/88	8/26	1/10	2/14	1/11
1988				38/123	9/21	0/7	8/11	0/4
1989					27/96	4/8	0/10	1/12
1990						20/99	17/38	5/20
1991							23/134	5/40
1992								19/119
Totals	81/232	33/137	102/320	88/270	47/156	27/131	51/213	31/213

Grand Totals: 460/1672 (for 1108 individual plants)

+: 27 appearances from 20 different plants

*: 6 appearances from 5 different plants

Table 4. Comparison of percentage flowering in plants on first observation as compared to known re-emergents (Flowering/Total: % Flowering)

	Year	First Record		Reemergents		Total	
	1985	81/232	(35%)			81/232	(35%)
	1986	22/83	(27%)	11/54	(20%)	33/137	(24%)
	1987	62/222	(28%)	40/98	(41%)	102/320	(32%)
	1988	38/123	(31%)	50/147	(34%)	88/270	(33%)
	1989	27/96	(28%)	20/60	(33%)	47/156	(30%)
	1990	20/99	(20%)	7/32	(22%)	27/131	(21%)
	1991	23/134	(17%)	28/79	(35%)	51/213	(24%)
	1992	19/119	(16%)	12/94	(13%)	31/213	(15%)
Plot:	21	96/457	(21%)	46/183	(25%)	142/640	(22%)
	22	76/307	(25%)	44/164	(27%)	120/471	(25%)
	31	120/344	(35%)	78/217	(36%)	198/561	(35%)
Total:		292/1108	(26%)	168/564	(30%)	460/1672	(28%)

Table 5. Aborted Inflorescences in Study Site
(Bracts reduced: Flower buds < 2mm)

Plot:	21	22	31	Total
1985	0	0	2	2
1986	4	0	2	6
1987	0	0	3	3
1988	3	3	4	10
1989	3	3	5	11
1990	4	0	3	7
1991	9	5	4	18
1992	5	6	7	18

Signalfälschung als Bestäubungsstrategie in der mediterranen Orchideengattung *Ophrys* - Probleme der Artbildung und der Artabgrenzung

H.F. PAULUS und C. GACK

1. Einleitung

Die Arten der mediterranen Orchideengattung *Ophrys* sind schon lange als besonders fremdartig aussehende Pflanzen bekannt. Ihre Blüten zeigen eine gewisse Insektenähnlichkeit, die ihnen schon früh Bezeichnungen wie Bienen-, Hummel- oder Fliegenragwurz eingebracht haben, um nur die in Mitteleuropa bekanntesten Arten zu nennen. Welche biologische Bedeutung hinter diesen Blütenformen steckt, war lange Zeit gänzlich unbekannt. Selbst der versierte Kenner der Bestäubungsbiologie der Orchideen, der Evolutionsbiologe Charles Darwin, widmet in seinem Buch "The various contrivances by which orchids are fertilized" (1862/1888) kaum mehr als wenige Zeilen der Gattung *Ophrys*. Er zitiert einige eher merkwürdig klingende Schilderungen, nach denen Bienen die Blüten "angegriffen" hätten und sie wie einen "Teufel" behandelt hätten, den man "bekämpfen" müsse. Daß in den vermeintlichen Angriffen ein Stückchen Wahrheit steckt, konnte Darwin noch nicht ahnen. So ist sein damaliger Kommentar, daß "er sich darauf keinen Reim machen könne". Tatsächlich hat erst der Franzose POUYANNE (1916) in Marokko als erster erkannt, welches Geheimnis hinter den Blüten der Gattung *Ophrys* steckt. Er beobachtete, daß als einziger Besucher der Blüten der Spiegelragwurz *Ophrys vernixia* (= *speculum*) die sehr bienenähnliche Dolchwespe *Dasyscolia ciliata* (= *Campsoscolia*) (Hymenoptera, Scoliidæ) auftritt. Da es sich bei den Besuchern ausschließlich um Männchen handelte, die auf der Blüte ganz offensichtlich Paarungsversuche

ausführten und nicht etwa nach Nahrung suchten, schloß er daraus folgerichtig, daß diese Männchen die *Ophrys*-Blüte für ihr Weibchen halten. Auch wenn ihm dies natürlich zunächst niemand geglaubt hatte, so hatte Pouyanne ein neues Bestäubungsprinzip entdeckt, das ihm zu Ehren gelegentlich "Pouyanne'sche Mimikry" genannt wird (PASTEUR 1982), häufiger aber als "Pseudokopulation" bezeichnet wird (CORREVON & POUYANNE 1916, 1923, POUYANNE 1917; GODFERY 1925, 1929, AMES 1937). KULLENBERG (1961) hat schließlich in einer umfangreichen Studie das Phänomen im Prinzip geklärt und bekannt gemacht. Alle *Ophrys*-Arten erlangen Bestäubungen über diesen Mechanismus der Sexualtäuschung. Nur zwei Arten haben sich sozusagen etwas anderes einfallen lassen: *O. apifera* macht zusätzlich obligatorische Selbstbestäubung und *O. helenae* betreibt Schlafplatzmimikry für Männchen der Langhornbienen-Gattung *Tetralonia* und *Eucera* (PAULUS & GACK, in Vorbereitung). Es ist interessant zu erwähnen, daß Sexualtäuschung auch bei anderen Orchideen in Australien (COLEMAN 1927, STOUTAMIRE 1975, BEARDSSELL & BERNHARDT 1982), Südamerika (VAN DER PIJL & DODSON 1966) und neuerdings auch in SO-Asien (SASAKI et al. 1991) verbreitet ist. Es stellt sich nun die Frage, wie *Ophrys*-Blüten diese Sexualtäuschung erreichen, wie sich die einzelnen Sippen darin unterscheiden und welchen Einfluß dies alles auf die Evolution und Artenbildung der Gattung gehabt hat.

2. Das Prinzip der Bestäubung

Als Bestäuber der Gattung *Ophrys* sind bislang Männchen der aculeaten Hymenopteren (Stechimmen) und in einem Fall ein Käfer der *Scarabaeidae* (*Blithopertha lineolata*, PAULUS & GACK 1990c) beobachtet worden. Als seltene Ausnahme treten aber auch der Blatthornkäfer *Phyllopertha horticola* und die Schwebfliege *Microdon* (ENGEL 1985, eigene Beobachtung) bei *Ophrys holosericea* (Mitteleuropa) auf. Möglicherweise ist eine andere Schwebfliege (*Merodon velox*) Bestäuber von *O. regis-ferdinandii* in der östlichen Ägäis (PAULUS & GACK 1990c). Ansonsten sind aber in erster Linie Arten der Bienenfamilien (*Apoidea*) Bestäuber. Lediglich *Ophrys vernixia* wird von der Dolchwespe *Campsoscolia ciliata* (*Scoliidae*) (POUYANNE 1917, KULLENBERG 1949, 1961) und *O. insectifera* von der Grabwespe *Argogorytes mystaceus*, seltener auch *A. fargei* (*Sphecidae*) (WOLF 1950, KULLENBERG 1956) besucht. Wahrscheinlich wird auch *O. ciliata* in SO-Anatolien ebenfalls von *Argogorytes* bestäubt (Fotobeleg durch Herrn Kurze, Böblingen). Unter den Bienen sind es vor allem die *Andrenidae* mit vielen Arten der Gattung *Andrena* (*O. fuscilutea* aggr., *O. sphegodes* aggr.), die Seidenbiene *Colletes cunicularius* ssp. *infuscatus* (*Colletidae*), Pelzbienen der Gattung *Anthophora*, Kuckucksbienen der Gattungen *Melecta* und *Eupavlovskia*, Langhornbienen der Gattungen *Eucera* und *Tetralonia* (*O. holosericea* s.lat. aggr.), die Kleine Blauschwarze Holzbiene *Xylocopa iris* und die Schmarotzerhummel *Psithyrus vestalis* (*O. chertmanii*, Sardinien, PAULUS & GACK 1993 in Vorbereitung). Eine Zusammenfassung der Bestäuberbefunde findet sich bei KULLENBERG et al. (1984), PAULUS & GACK (1986, 1990a,b,c,d) und WARNOCKE & KULLENBERG (1984). Der Blütenbesuch selbst läuft fast immer nach einem bestimmten Schema ab. Gerät ein auf Weibchensuche befindliches Bestäubermännchen in den Duftkreis einer auf ihn passenden *Ophrys*-Blüte (ab ca. 10-15 m), so beginnt ein Suchflug in Richtung Duftquelle. Dieser ist meist

mehr oder weniger zickzackförmig, um dann ab etwa 1-2 m vor der Blüte immer enger zu werden. Schließlich sieht das Männchen das vermeintliche Weibchen und stürzt sich blitzschnell auf die Blüte, landet, sucht nach der richtigen Position und beginnt mit heftigen Kopulationsbewegungen. Dazu wurde der Begattungsapparat meist schon vor der Landung weit ausgestülpt. Das getäuschte Männchen versucht immer und immer wieder mit stechenden Hinterleibsbewegungen, die Geschlechtsöffnung des Pseudoweibchens zu finden. Dann sitzt das Tier oft ganz ruhig, um mit heftigem Flügelschwirren eine erneute Stimulation zu versuchen. Bei diesen heftigen Bewegungen kommt das Männchen sehr schnell mit den Klebscheiben der Pollinien in Berührung, die dann auch aus den Fächern herausgezogen werden. Meist fliegt das Tier nach 10-30 sec ab, um dann aber oft auf einer weiteren Blüte zu landen. Dann wiederholt sich das Spiel wieder, wird aber in der Regel schneller abgebrochen. Um hierbei Selbstbestäubungen zu vermeiden, haben die Blüten einen einfachen Trick erfunden. Die entnommenen Pollinien stehen zunächst noch ca. 1 Minute senkrecht in die Höhe, bevor sie sich nach einem Trocknungsprozess der Stielchen nach vorne senken. Erst dann sind sie für eine Pollination einsatzbereit. In dieser Zeit kann sich also ein Männchen ohne Gefahr der Selbstbestäubung auf derselben Blüte oder Pflanze zu schaffen machen oder zu ihr zurückkehren. Diese Pollinien kleben im übrigen so fest am Kopf oder Hinterleib, daß trotz heftiger Putzbewegungen sie nicht mehr zu entfernen sind. Solche Männchen sind dann viele Tage oder auch einige Wochen sozusagen markiert. Vor dem letzten Abflug streifen viele Männchen mit ihrem Vorderbein-Putzkamm über die Fühler. Danach können besonders die Langhornbienen noch sekundenlang im Schwirrfly vor der Blüte stehen. Regelrecht "ungläubig" scheinen sie sich die Blüte noch einmal genau anzuschauen und zu riechen, um sie sich einzuprägen. Sie kehren dann fast nie wieder zu derselben Blüte zurück, da sie diese offenbar individuell wiedererkennen können, sondern besuchen neue Blüten. Tatsächlich

konnten wir zeigen, daß die getäuschten Bestäubermännchen nach kurzer Zeit sogar den Blütenschwindel durchschauen und auf die Attrappe nicht mehr hereinfliegen (PAULUS et al. 1983, PAULUS 1988a). Zunächst vermeiden sie individuell diejenigen Pflanzen, die sie schon einmal besucht haben, um später überhaupt keine *Ophrys*-Blüten mehr zu beachten. Neue Anflüge erhalten *Ophrys*-Blüten daher meist nur von noch blüten-unerfahrenen anderen Männchen. Dies erklärt auch, warum man das Phänomen der Pseudokopulation bisher so selten beobachtet hat. Die Wahrscheinlichkeit, bei der Pseudokopulation gerade dabei zu sein, ist sehr gering, da sie in der Blühzeit einer Pflanze mit viel Glück gerade ein einziges Mal passiert. Ein bestimmtes Pflanzenindividuum blüht ca. 3-4 Wochen lang. Die Bestäubungsrate in einer *Ophrys*-population ist kaum je höher als 5-10% ! Dennoch reicht diese Rate bei weitem aus, um den Fortbestand der Population zu sichern. Wenn Bestäubungen auch selten sind, so sind sie doch sehr effektiv. Jede bestäubte Blüte kann bis zu 12 000 Samen liefern. Doch mit welchen Tricks ist eine *Ophrys*-Blüte in der Lage, die Bestäubermännchen zu täuschen und sogar nur solcher ganz bestimmter Arten?

2.1. Methoden der Signalfälschung

Die Arten der Orchideengattung *Ophrys* müssen, um angefliegen und bestäubt zu werden, mit ihren Blüten die wichtigen kopulationsauslösenden Signale imitieren (KULLENBERG 1961, KULLENBERG 1973a,b, PAULUS & GACK 1980, 1990b). Diese Signale sind primär von den Bestäuberinsekten in Ihrer eigenen Evolution entwickelt worden. Sie dienen ihnen als gut funktionierende Mechanismen zur spezifischen Arterkennung und zur Verhinderung von Hybridisierungen. Drei Grundtypen von Signalen oder Reizen spielen hierbei eine wichtige Rolle:

- Duft- oder olfaktorische,
- optische,
- taktile Reize,

die jeweils als mehr oder wenige komplexe Muster den Charakter von Schlüsselreizen

haben und in der Regel in angeborener Weise von einem sogenannten AAM (angeborener Auslösemechanismus) erkannt werden.

Aus der Fortpflanzungsbiologie vieler Insekten weiß man, daß zur Anlockung des Geschlechtspartners vielfach chemische Lockstoffe (Sexualpheromone) eingesetzt werden, die von den Männchen in artspezifischer Weise mit Hilfe ihrer Geruchsrezeptoren auf den Fühlern angeborener Maßen erkannt und mit Suchflügen nach ihren Weibchen beantwortet werden. Die Männchen besitzen einen in ihrer Evolution erworbenen artspezifischen AAM, der ihnen ermöglicht, unter Tausenden von Duftstoffreizen genau diejenige Duftstoffmischung zu erkennen, die von ihren Weibchen als Arterkennungsabzeichen eingesetzt wird.

In der Nähe der Weibchen angekommen können dann vom Männchen optische Signale ihrer Weibchen wahrgenommen und wiederum in artspezifischer Weise erkannt werden. Auf dem Weibchen niedergelassen tritt eine dritte Sorte von Reizen in Aktion, nämlich taktile Reizen, an denen die Männchen weitere Signale erhalten, ob es sich um die "richtigen" Weibchen handelt und z.B. am Strich der Körperbehaarung blitzschnell entscheiden können, wo hinten und vorne am Körper ist. Sie müssen dies, weil auch andere Männchen identische Absichten verfolgen und es dann darauf ankommt, wer der Schnellste ist (sexuelle Selektion). Wir werden sehen, daß *Ophrys*-Blüten alle diese Signale imitieren, um erfolgreich spezifische Bestäubermännchen anzulocken, sie zu täuschen und für ihre Pollinienübertragung zu benutzen.

Duftsignale

Eine *Ophrys*-Blüte produziert über das Labellum verteilt in vielen Drüsenzellen Hunderte verschiedener Duftkomponenten, deren jeweilige Mischungsverhältnisse und Konzentrationen ein für die *Ophrys*-Arten spezifisches Duftbouquet ("Parfüm") ergibt. Die Stoffe selbst sind vor allem Terpene, langkettige aliphatische Kohlenwasserstoffe, Aldehyde, Ketone und 1-, 2-Alkohole sowie cyclische (aromatische) Verbindungen, also Stoffe, die auch sonst im Tier- und Pflanzenreich häufig als Duftstoffe eingesetzt

werden. Untersuchungen dieser Duftstoffe in *Ophrys*-Blüten liegen VON AGREN et al. (1984), BERGSTRÖM (1978) und vor allem von BORG-KARLSON (1987, 1990) und BORG-KARLSON et al. (1985, 1987) vor. Sie haben gezeigt, daß bei Beachtung der korrekten Systematik alle Arten tatsächlich ein jeweils hochspezifisches Duftstoffgemisch besitzen. Bemerkenswert daran ist, daß diese Mischungen nie oder höchstens in einzelnen Komponenten mit den entsprechenden Duftstoffmischungen der Bestäuberweibchen übereinstimmen. Die *Ophrys*-Arten betreiben daher echte Duftmimikry, indem sie mit chemisch anderen Stoffgemischen dieselben physiologischen und verhaltensbiologischen Reaktionen bei den Männchen auslösen, wie dies ihre arteigenen Weibchen tun (KULLENBERG 1973a). Die Männchen sprechen auf diese gefälschten bzw. signalkopierten Düfte mit ihren AAM's an, so als wären es die echten Auslösersignale ihrer Weibchen. Allerdings muß dazu bemerkt werden, daß zwar einige Untersuchungen der Duftstoffe von verschiedenen Bienen vorliegen (z.B. BERGSTRÖM & TENGÖ 1974, 1978, BERGSTRÖM et al. 1982, FRANCKE et al. 1981, 1984, TENGÖ & BERGSTRÖM 1976, 1977, BORG-KARLSON 1990 u.v.a.), daß aber offenbar noch nie biologisch adäquate Objekte, nämlich unbegattete Bestäuberweibchen untersucht worden sind. Nur sie sind das tatsächliche Mimikry-Vorbild zu den *Ophrys*-Blüten. Statt dessen liegen bislang nur Duftuntersuchungen an Männchen (!) oder bereits begatteten Weibchen vor. Solche Weibchen sind aber für Männchen normalerweise völlig uninteressant, da Weibchen sich nur ein einziges Mal begatten lassen.

Optische Signale

Nachdem Insekten- oder hier Bienenmännchen der Duftfahne folgend ihren Weibchen so nahe gekommen sind, daß sie diese auch sehen können, folgen in der Kette der Paarungsauslöser optische Signale, die dem Männchen nicht nur genauer zeigen, wo das Weibchen sich befindet, sondern auch durch besondere optische Merkmale weiter signalisiert, ob es sich tatsächlich um ein arteigenes Weibchen han-

delt. Insekten haben zwar häufig große Facettenaugen, doch weiß man, daß sie ihre Welt anders sehen und verarbeiten als dies wir Menschen mit unseren Augen und unserem Gehirn tun. Etwas vereinfacht gesagt, nehmen wir unsere Welt als komplexe Bilder wahr, während Insekten offenbar ihre optische Welt wesentlich "abstrakter" sehen. Objekte setzen sich aus einer Summe von Signalen zusammen, die danach bewertet werden, ob sie "interessant" oder "uninteressant" sind, die Auslösecharakter oder eben nicht haben. Dies mag für unsere Vorstellungswelt etwas schwierig nachzuvollziehen sein, ist aber für die Interpretation des Aussehens und der Färbungen der *Ophrys*-Blüten mit ihren Zeichnungsmustern von wesentlicher Bedeutung.

Auch wenn es bis heute kaum systematischen Untersuchungen der Rolle der optischen Signale bei *Ophrys* gibt (KULLENBERG 1961, PAULUS 1988a), so können dennoch einige allgemeine Aussagen gemacht werden, die aber mehr Analogie- und Plausibilitätsschlüsse darstellen und erst experimentell genauer geprüft werden müssen. Wenn man Bestäuberweibchen mit den sie imitierenden *Ophrys*-Blüten vergleicht, so kann man drei Blütentypen unterscheiden, die vermutlich widerspiegeln, welche Rolle optische Signale für die Weibchenerkennung im normalen Leben der Bestäubermännchen spielen. Grundlage dieser Hypothese ist die Annahme, daß Bestäubermännchen zumindest diejenigen optischen Signale bei ihren Blüten selektieren, die sie aufgrund ihrer Weibchen Erwartung (also der optischen AAM's für ihre Weibchen) als Minimum für die Weibchenerkennung benötigen. Wenn die Weibchenimitation detailliert ist, nehmen wir an, daß dies auch im normalen Leben dieser Bestäubermännchen von großer Bedeutung ist. Evolution arbeitet opportunistisch bzw. ökonomisch und das bedeutet, daß sie nur soviel durch Selektion hervorbringt, wie unbedingt notwendig ist.

Beim Typ 1 scheinen optische Signale im Sexualleben der Bestäubermännchen eine große Rolle zu spielen, so daß die *Ophrys*-Blüten darauf hin selektiert worden sind, auch

für unser Auge nachvollziehbar bedeutend weibchen-ähnlicher zu sein. Hierher gehört als Paradebeispiel *Ophrys vomixia* als diejenige Art, an der POUYANNE (1917) sicherlich bezeichnenderweise das Phänomen als erster entdeckt und richtig erkannt hatte (PAULUS 1978, PAULUS & GACK 1980). Abbildung 6 zeigt das Artenpaar *O. vernixia* und das Bestäuberweibchen *Dasyscolia ciliata*. Hier kann man leicht erkennen, daß der blaue Spiegel der Blütenlippe eine Imitation des blauen Flügelglanzes, die fuchsrote Labellumbehaarung eine solche der Körperbehaarung des Weibchens darstellt. Die Seitenlappen sind vermutlich die Mittel- und Hinterbeine des Weibchens. Welche weiteren Details hier ebenfalls wichtig sind, ist nicht untersucht. Auffällig sind bei vielen *Ophrys*-Arten die rundlichen, meist glänzenden Basalschwien (Staminodialpunkte). Sie wurden von DARWIN (1904) fälschlich als die Sprengel'schen Scheinnectarien oder später häufig als Augen interpretiert. Tatsächlich handelt es sich wahrscheinlich um die Imitation der Schüppchen über der Flügeleinlenkung des Bestäuberweibchens, um die sogenannten Tegulae. Der zweite Typ repräsentiert solche *Ophrys*-Arten, die für unser Auge bereits deutlich weniger Insektenähnlichkeit aufweisen. Sie zeigen aber Farb- und Zeichnungsmuster, die mit den Bestäuberweibchen verglichen doch noch klare Hinweise erkennen lassen. Beispiele sind *Ophrys cretica* oder *O. kotschyi*, die mit ihren schwarz-weiß gemusterten Lippen die entsprechende Färbung und Musterung der Bestäuberweibchen der Gattung der Kuckucksbienen *Melecta* (*Anthophoridae*) imitieren (PAULUS & GACK 1983b, 1990a,b, PAULUS 1988b). Ähnliches gilt auch für *O. reinholdii* mit der mit *Melecta* sehr nah verwandten Gattung *Eupavlovskia* (BAUMANN & HALX 1972, PAULUS & GACK 1990a,b). Die Weibchen der Mörtelbienen-Gattung *Chalicodoma* (*Megachilidae*) sind meist blauschwarz gefärbt und haben dunkelblau schillernde Flügel. Entsprechend dunkel sind die Lippen von *O. atlantica*, *O. bertolonii* oder *O. ferrum-equinum* gefärbt. Sie haben alle außerdem ein leuchtend dunkelblaues Mal. Sie werden nämlich von

Chalicodoma parietina bestäubt, deren Männchen allerdings rotbraun gefärbt sind (Abb. 8; BÜEL 1978, PAULUS & GACK 1981, VÖTH 1984). Der dritte *Ophrys*-Färbungstyp imitiert nur noch die allgemeine Grundfärbung der Bestäuberweibchen. Hierher gehören die meisten von Vertretern der Sandbienen-Gattung *Andrena* bestäubten *Ophrys*-Arten (*O. fusca*-aggr., *O. sphegodes*-aggr.). So entsprechen die Lippen von *O. sphegodes* (s.str.) dem rotbraunen oder graubraunen Kolorit des Bestäuberweibchens *Andrena nigroaenea* (PAULUS & GACK 1986, PAULUS 1988b), während das sehr dunkle schwarzbraune Kolorit von *O. mammosa* oder *O. incubacea* der schwarzen Färbung von *Andrena fuscata* bzw. *A. morio* entspricht (PAULUS & GACK 1983b, 1986). Ähnliches gilt auch für *O. spruneri* oder *O. sipontensis*, die beide von der blauschwarzen kleinen Holzbiene *Xylocopa iris* bestäubt werden (Abb. 7; PAULUS & GACK 1990b,c). Besonders schön zu sehen ist dieses Prinzip auf Kreta bei dem Artenpaar *O. omegaifera* (Lippengrundfarbe kastanienbraun) und *O. fleischmannii* (Grundfarbe dunkelolivbraun). Die der Pelzbienengattung *Anthophora* sind entsprechend gefärbt: *Anthophora atroalba* als Bestäuber von *O. omegaifera* ist rotbraun, *A. sicheli* als der von *O. fleischmannii* ist graulivbraun (Abb. 1; PAULUS & GACK 1983a, 1986).

Andere Zeichnungsbesonderheiten scheinen die sogenannten "Brillenmale" (*O. argolica*-aggr.: *O. argolica*, *delphinensis*, *biscutella* oder *morisii*) bzw. "Omega-Male" von *O. omegaifera* und *O. fleischmannii*, die alle von Arten der Gattung *Anthophora* bestäubt werden. Experimente hierzu liegen allerdings nicht vor.

Taktile Reize

Wenn Bienen- oder Wespenmännchen ein Weibchen gefunden haben und nach einer Landung Kopulationsversuche machen, treten weitere wichtige Auslösersignale in Aktion: Durch Berührung mit den Tarsen und dem Körper wird das Weibchen-Haarkleid, sein Haarstrich, sicherlich auch weitere kontaktchemosensorische Signale wahrgenommen. Über den Haarstrich kann das Männchen sofort ent-

scheiden, wo bei dem Weibchen hinten und vorne ist. Das kann sehr wichtig sein, wenn viele Männchen sich auf ein Weibchen gestürzt haben. Auch hier kommt es darauf an, wer der schnellste ist und seinen Kopulationsapparat einführen kann. Der Apparat selbst scheint ebenfalls eine Reihe wichtiger taktiler Sinnesorgane zu besitzen, mit denen weitere spezifische Eindrücke registriert werden können. Leider gibt es auch hierüber keine genaueren Untersuchungen. Die *Ophrys*-Blüten scheinen auch hier wesentliche Signale zu imitieren (AGREN et al. 1984). Eindrucksvoll und auch leicht festzustellen ist der Einfluß des Haarstriches auf der Blütenlippe. Wie bereits KULLENBERG (1961) festgestellt hatte, zeigen alle *Ophrys*-Arten der *O. fuscilutea*-Sektion einen umgekehrten Haarstrich auf dem Labellum. Hier verlaufen die kurzen Drüsenhärchen von der Labellum-Spitze in Richtung Narbe. Bei allen anderen *Ophrys*-Arten sind diese Härchen von der Narbe zur Labellumspitze gerichtet. Dabei ist das Mal meist glatt. Der Effekt dieser Form der Behaarung ist sehr eindrucklich. Die Bestäubermännchen registrieren diesen Haarstrich nach der Landung sofort und drehen sich bei den *Ophrys*-Arten der *fuscilutea*-Sektion sofort um und kopulieren sozusagen verkehrt herum. Dies führt zu einer Pollinienentnahme mit der Hinterleibsspitze (Abdomenpollination). Alle anderen *Ophrys*-Arten haben den "normalen" Haarstrich, so daß die Männchen einfach so sitzen bleiben und die Pollinien mit dem Kopf entnehmen (Kopfpollination).

Sehr wesentlich in diesem Zusammenhang ist außerdem die Größe des Labellums. Dieses muß ebenfalls gut mit der Körpergröße des Bestäubers zusammenpassen. Männchen, die zu groß oder zu klein sind, sind kaum in der Lage, Pollinien zu entnehmen und damit als erfolgreiche Bestäuber zu fungieren. So kann man im Freiland gelegentlich Anflüge durch fremde Bienen oder sogar andere Insekten beobachten, die aber nicht in der Lage sind, eine geeignete Position auf der Lippe einzunehmen. Sie tänzeln dann meist auf der Blüte herum, um dann wieder abzufliegen, ohne mit den

Klebscheiben der Pollinien in Berührung gekommen zu sein.

3. Die Spezifität der Bestäuber

Da normalerweise jede *Ophrys*-Art die spezifischen artisoliierenden Signale einer Bestäuberart (selten auch weniger verwandter Arten) kopiert, ist auch die Beziehung *Ophrys*-Art/Bestäuber-Art ja beinahe notgedrungen hochspezifisch. Eine Mimikry funktioniert dann am besten, wenn der Nachahmer sich auf eine einzige Art als bestimmtes Vorbild beschränkt. Die Imitation von mehreren Bestäuberweibchen-Arten kann notgedrungen als Kompromiß nur schlechter sein als diejenige von nur einer einzigen Art. Durch diesen Besitz von nur einer Bestäuberart nutzt die betreffende *Ophrys*-Sippe den gut funktionierenden Artisolationsmechanismus des Bestäubers für sich (sie parasitiert sozusagen an den AAM's der Bestäuber). Bestäuber stellen daher für die *Ophrys*-Arten einen prägamen Isolationsmechanismus dar, der normalerweise durch seine hohe Spezifität eine Hybridisierung verhindert (PAULUS & GACK 1983b, 1990c). Genauer gesagt handelt es sich um einen Mechanismus, der sogar bereits vor der Bestäubung wirkt. Solche Mechanismen werden als "prepollinating mechanisms" bezeichnet (LEVIN 1978, STEBBINS 1966) und sind eine spezielle Form der prägamen Isolation.

Der Nachweis für die hohe Spezifität der *Ophrys*-Bestäuber-Beziehungen ist bereits für eine ganze Reihe von *Ophrys*-Arten erbracht worden (KULLENBERG et al. 1984, PAULUS 1988b, PAULUS & GACK 1981, 1983a,b, 1986, 1990a, Zusammenfassung 1990b,c,d, VÖTH 1984, 1985, 1986, 1987, WARNOCKE & KULLENBERG 1984). Sie haben gezeigt, daß die These: eine *Ophrys*-Art - eine Bestäuberart in der Regel erfüllt ist. Besonders unsere Freilandtests der vergangenen 10-12 Jahre im gesamten Mittelmeergebiet haben uns klar gezeigt, daß diese Bedingung praktisch immer gegeben ist. Dazu haben wir nicht nur die jeweiligen Bestäuber ermittelt, sondern stets auch, wo immer es möglich war, unter natürlichen

Bedingungen im Freiland Wahltests gemacht. Eine bestimmte Bestäuberart konnte zwischen verschiedenen *Ophrys*-Arten frei wählen. Die Entscheidungen waren praktisch immer zu 100% für eine einzige *Ophrys*-Sippe!

3.1. Die Bestäuber der *Ophrys sphegodes* aggr.

Die Verwandtschaft der Spinnenragwurz wird überwiegend von Vertretern der artenreichen Sandbienenengattung *Andrena* über Kopfpollination bestäubt. Diejenigen *Ophrys*-Arten mit einem dunkel- oder gar schwarzbraunen Labellum werden von schwarzen oder blauschwarzen *Andrena*-Arten besucht. Beispiele sind *O. mammosa* - *A. fuscata*, *O. incubacea* - *A. morio*, *O. garganica* - *A. carbonaria* oder *O. transhyrcana* - *A. morio*. Mit anderen Sippen mit hell- oder mittelbraunem Lippenkolorit pseudokopulieren entsprechend heller gefärbte *Andrena*-Arten. Beispiele sind *O. sphegodes* - *A. nigroaenea*, *O. araneola* - *A. lathyri*, *O. cretensis* - *A. vachali*. Vielfach sind wir aber über die Bestäuberbeziehungen weiterer Sippen aus dieser Verwandtschaft nicht oder zu schlecht informiert. So sind die Bestäuber von *O. aesculapii* (Südgriechenland, Rhodos), *O. hebes* (Griechenland), *O. cephalonica* (Insel Kephallonia) oder *O. epirotica* nicht (sicher) bekannt. Dort, wo diese Sippen mit der Nominatart *O. sphegodes* zusammen vorkommen, ist ihre Eigenständigkeit neben der blütenmorphologischen Divergenz auch fast immer in der abgesetzten Phänologie belegt. Insofern kann *O. epirotica* auch ohne Kenntnis des Bestäubers bereits jetzt klar als eigene Art deklariert werden:

Ophrys epirotica (Renz) Paulus stat.nov.
Basionym: *Ophrys araneola* f. *epirotica* Renz in Fedde, Rep.sp.nov. 25: 248 (1928). Synonym: *Ophrys sphegodes* subsp. *epirotica* (Renz) (GÖLZ & REINHARD 1983). Blühzeit: Ende April-Ende Mai.

Eine besondere Stellung nehmen die schwierig abzugrenzenden Arten des durch sein in der Regel buntes Perigon auffallenden sogenannten *O. arachnitiformis*-Kreises ein (DEVILLERS-TER-

SCHUREN & DEVILLERS 1988, GÖLZ & REINHARD 1980), der bestäubungsbiologisch gesehen in zwei Gruppen zerfällt. Die eine sind früh blühende Sippen (März), die von der Seidenbiene *Colletes cunicularius* bestäubt werden. Hierher gehören *O. integra* (Südfrankreich), *O. archipelagi* (Süditalien: Monte Gargano) und *O. exaltata* (Süditalien: Kalabrien, Sizilien). Die zweite Gruppe wird von Arten gestellt, die meist später (April, Mai) blühen und wieder von verschiedenen *Andrena*-Arten besucht werden. Hierher gehören z.B. *O. splendida* (SO-Frankreich), *O. provincialis* (Südfrankreich), *O. tyrrhena* (NW-Italien), *O. aveyronensis* (Cevennen), *O. panormitana* (SW-Italien, Sizilien) oder *O. castellana* (östl. Zentralspanien). Über die *Andrena*-Arten im einzelnen sind wir hier noch schlecht unterrichtet (PAULUS & GACK 1990d).

3.2. Bestäuber der *O. argolica* Artengruppe

Wie PAULUS & GACK (1986, 1990b,c) gezeigt haben, werden alle Sippen dieser Gruppierung von Arten der Pelzbienenengattung *Anthophora* bestäubt. Hierher gehören *O. argolica* (Südgriechenland), *O. aegaea* (Rhodos), *O. lucis* (Karpathos), *O. elegans* (Zypern), *O. biscutella* (Süditalien, Abb. 5), *O. morisii* (Korsika, Sardinien), wahrscheinlich auch *O. crabronifera* (Westitalien) und *O. delphinensis* (Südgriechenland; Abb. 4) (Tabelle I, Seite 68).

Nach GÖLZ & REINHARD (1989) sollte auch *Ophrys lesbis* von der Insel Lesbos hierher gehören. Doch ihr Bestäuber ist die große *Andrena curiosa* (PAULUS & GACK 1990c). *Anthophora*-Arten treten weiterhin als Bestäuber in der *O. fusca*-aggr. auf, auf die weiter unten eingegangen wird.

3.3. *Osmia* als Bestäuber von *Ophrys tarentina-promontorii-lunulata*

Alle drei genannten Arten werden von Vertretern der Mauerbienenengattung *Osmia* (*Megachilidae*) bestäubt. *Osmia auralenta* konnte bereits von KULLENBERG (1977) als gelegentlicher Besucher von *O. splendida* festgestellt werden. Doch nur die drei genannten *Ophrys*-Arten

haben Mauerbienen als reguläre Bestäuber. Der von Forster (in WARNOCKE & KULLENBERG 1984) für *O. araneola* konstatierte Fall mit *Osmia bicolor* (N-Schweiz) stellte sich bei Überprüfung des Fotomaterials als Fehlbestimmung heraus. Es handelt sich vielmehr wahrscheinlich um *Andrena lathyri* (det. P. Westrich) (Tab. II, S. 68). *O. promontorii* (Abb. 11) wird von DANESCH & EHRENDORFER (1975) als mutmaßlich hybridogenen Ursprungs aus *O. bertolonii* und *O. incubacea* oder *O. garganica* betrachtet.

3.4. Bestäuber der *Ophrys bertolonii-bertoloniformis*-Gruppe

Nach bisheriger Kenntnis werden die Sippen dieser Gruppe von Arten der Mörtelbiengattung *Chalicodoma* (*Megachilidae*) bestäubt. BÜEL (1978) war der erste, der dies für *O. bertolonii* in Italien entdeckt hat. Er fand *Chalicodoma parietina* als Bestäuber. Wir konnten dies später ausgiebig bestätigen (PAULUS & GACK 1986). Darüber hinaus konnten wir auch die These von DANESCH & DANESCH (1972), DANESCH & EHRENDORFER (1975) und GÖLZ & REINHARD (1975, 1979) bestätigen, daß *O. bertolonii* mehrere abgegrenzbare Sippen enthält. *O. bertoloniformis* vom Monte Gargano wird von *Chalicodoma benoisti* bestäubt (PAULUS & GACK 1986). In Sizilien findet sich neben *O. bertolonii* eine der *O. bertoloniformis* sehr ähnlich Sippe (GÖLZ & REINHARD 1979), die nach PAULUS & GACK (1990d) aber von *Chalicodoma sicula* besucht wird, nicht jedoch von *C. benoisti* oder *C. parietina*. DELFORGE (1989) hat für diese Sippe den alten Namen *Ophrys explanata* (LOJACONO 1908) revalidiert. Von den vielen neu benannten anderen Sippen (*O. aurelia*, *O. drumana*, *O. saratoi*: alle Südfrankreich, *O. balearica*: Balearen) (DELFORGE et al. 1989) muß sich erst zeigen, ob sie wirklich eigenständige Arten darstellen. Von keiner ist bislang der Bestäuber bekannt. Dies gilt im Prinzip auch für *O. benacensis* (Südalpen: Gardasee, Comersee) und *O. catalaunica* (NO-Spanien). *Chalicodoma parietina* tritt als Bestäuber noch bei *O. ferrum-equinum* (Griechenland, VÖTH 1984) und *O.*

atlantica aus der fusca-Gruppe (Südspanien, PAULUS & GACK 1981) auf.

3.5. Bestäuber von *Ophrys cretica*, *O. kotschy* und *O. reinholdii*

Diese schwarz und weiß gemusterten *Ophrys*-Sippen werden von Kuckucksbienen der Gattungen *Melecta* und *Eupavlovskia* (*Anthophoridae*) besucht. Bei den Gattungen *Anthophora* (*Melecta*) (PAULUS & GACK 1983a, PAULUS 1988, VÖTH 1986) und *Habropoda* (*Eupavlovskia*) (BAUMANN & HALX 1972, PAULUS 1988) treten diese Bienen als Nestparasiten auf. Auf Kreta konnten wir schließlich zeigen, daß es zwei verschiedene *cretica*-Arten gibt, die zum einen von der früh fliegenden *Melecta albifrons*, zum anderen von der später fliegenden *M. tuberculata* bestäubt werden (PAULUS 1988b, PAULUS & GACK 1990b). Entsprechend sind ihre Blühzeiten getrennt. Natürlich gibt es auch Unterschiede in der Blütenmorphologie, auf die bereits NELSON (1962) hingewiesen hatte. Interessant ist, daß die sehr ähnlich aussehende *O. kotschy* von Zypern ebenfalls von *Melecta tuberculata* besucht wird. Es handelt sich hier um einen besonders schönen Fall von Konvergenz aufgrund eines identischen Bestäuberselektionsdruckes (PAULUS & GACK 1986, 1990a). *O. kotschy* ist sehr wahrscheinlich eine Art aus der *O. oestriifera-umbilicata*-Verwandtschaft (GÖLZ & REINHARD 1985). *O. reinholdii* wird dagegen von einer Art der nächst verwandten Gattung, nämlich *Eupavlovskia obscura* besucht.

3.6. Bestäuber der *Ophrys holosericea-scolopax-oestriifera*-Verwandtschaft

Mit wenigen Ausnahmen werden alle Arten dieser Artengruppe von Langhornbienen der Gattungen *Eucera* und *Tetralonia* (*Anthophoridae*, *Eucerini*) bestäubt. So pseudokopuliert *Eucera longicornis* in Mitteleuropa mit *O. holosericea*, *E. nigrilabris* mit *O. tenthredinifera* im Mittelmeergebiet, *E. barbiventris* mit *O. (scolopax) apiformis* in Südspanien, *E. nigrescens* mit *O. parvimaculata* in Süditalien, *E. dimidiata*

mit *O. flavomarginata* in Zypern oder *E. paulusi* mit *O. bornmuelleri* in Zypern. Die Gattung *Tetralonia* ist *Eucera* sehr ähnlich und wird von manchen Autoren auch nicht von *Eucera* getrennt. *T. berlandi* ist der Bestäuber von *O. heldreichii* (Südgriechenland, Kreta; Abb. 9), aber auch von *O. apulica* (Süditalien). *T. cressa* pseudokopuliert mit der kretischen "Form" von *O. holosericea*, *T. salicariae* mit der spät blühenden "Kleinen Hummelragwurz" in SW-Deutschland, *O. holosericea* ssp. *elator*, von der nicht klar ist, ob sie *O. tetraloniae* (TESCHNER 1987; Abb. 12) heißen muß, da sie vermutlich konspezifisch mit der Sippe von Istrien ist (REINHARD 1987, PAULUS in Vorbereitung). Ausnahmen in dieser Verwandtschaftsgruppe sind die schon erwähnte *O. kotschyi* und, wie PAULUS & GACK (in Vorbereitung) kürzlich in Sardinien festgestellt haben, *O. chestermanii*, die von der Schmarotzerhummel *Psithyrus vestalis* (Apidae, Bombinae) bestäubt wird.

Diese wenigen Beispiele mögen genügen. Das Bestäubungsbild in dieser Verwandtschaftsgruppe ist allerdings noch bei weitem nicht klar genug. Gerade hier haben wir einige Fälle von einem Wechsel der Bestäuberarten innerhalb derselben *Ophrys*-Art je nach deren Verbreitung, ohne daß dies mit wesentlichen Änderungen in der Blütenmorphologie verbunden ist. So wird *O. tenthredinifera* im westlichen Mittelmeergebiet und in Südgriechenland von *Eucera nigri-labris*, in Kreta jedoch von *E. dimidiata*, in Süditalien wahrscheinlich von *E. algira* bestäubt. *O. bombyliflora* wird in Spanien und Süditalien von *E. oraniensis*, in Kreta dagegen von *E. algira* besucht. Bestäuberdaten sind in KULLENBERG et al. (1984) und PAULUS & GACK (1986, 1990a,b) zusammengestellt.

3.7. Bestäuber der *Ophrys fusci-lutea* aggr.

Alle Bestäuber dieser Artengruppe entnehmen die Pollinien stets mit dem Hinterleib und führen danach Abdomenpollination aus. Die meisten Sippen werden von Arten der Gattung *Andrena* besucht. Lediglich *O. omegaifera*, *O. fleischmannii* (Kreta) und *O. basilissa* (Kreta) werden wie die *O. argolica*-Gruppe von *Anthophora*-

Arten bestäubt. Mit *O. atlantica* (Nordafrika, Südspanien) pseudokopuliert die Mörtelbiene *Chalicodoma parietina* (PAULUS 1988b, PAULUS & GACK 1981, 1986, 1990b). *Ophrys lutea* wird im Mittelmeergebiet vor allem von verschiedenen Arten der Untergattung *Chlorandrena*, die kleinblütige *O. sicula* (= *O. lutea* ssp. *minor*) dagegen von *Chrysandrena* bestäubt (KULLENBERG 1961, PAULUS & GACK 1983a, 1990a, WARNOCKE & KULLENBERG 1984). Die weiteren Sippendifferenzierungen innerhalb der beiden Taxa sind nicht geklärt. So ist *O. lutea* im westlichen Mittelmeergebiet deutlich großblütiger als im Osten. Auf Kreta oder Karpathos ist sie kaum größer als *O. sicula*, auf Rhodos wieder deutlich großblütiger, wird aber dennoch stets von nah verwandten *Chlorandrena*-Arten besucht. *O. sicula* hat im gesamten Mittelmeergebiet vor allem *Andrena* (*Chrysandrena*) *hesperia* als Bestäuber. Auch wenn sich die beiden Arten nicht immer leicht trennen lassen, so ist es ganz eindeutig, daß sie getrennte biologische Arten darstellen. Ähnliches gilt für *O. melenae*, die ebenfalls eine gut abgesetzte eigene Art darstellt. Sie wird von *Andrena* (*Sinandrena*) *transitoria* (VÖTH 1985) besucht.

Ein ebenfalls nicht geklärtes und wesentlich schwierigeres Problem stellen die Sippen um *Ophrys fusca* s.str. dar. Im Gegensatz zu *O. lutea* hat hier die Erschließung neuer Bestäuber meist zu abgrenzbaren Veränderungen in der Blütenmorphologie und damit zu nachvollziehbaren Artbildungen geführt. So besteht die einfache als *O. fusca* geführte Sippe (NELSON 1960, SUNDERMANN 1980, BUTTLER 1986, BAUMANN & KÜNKELE 1986, 1988) aus einem Konglomerat von vielen weiteren Arten. In Spanien, Südfrankreich und Italien finden sich stets im Frühjahr zwei bis sogar drei "Typen" (Arten), die sowohl in der Lippendimension als auch in ihrer Blühphänologie abgesetzt sind ("große" und "kleine" *fusca*, PAULUS & GACK 1980, 1981). Ähnliches gilt für Sizilien (5 *fusca*-Typen, PAULUS & GACK 1990c), Kreta (mindestens 6 *fusca*-Typen) oder Rhodos (4-5 Typen). Eine vorläufige Benennung erfolgt durch den Bestäubernamen als Präfix vor *fusca* (PAULUS 1988b, PAULUS & GACK 1990b), soweit

nicht geklärte Namen für die jeweilige Sippe verfügbar sind. Nur zwei dieser "Typen" scheinen im Mittelmeergebiet weiter verbreitet zu sein: *O. flavipes-fusca* (= "kleine" *fusca* in PAULUS & GACK 1980, 1981) und *O. nigroaenea-fusca* (= "große" *fusca*). Die sehr kleinblütige *O. cinereophila-fusca* dagegen ist im östlichen Mittelmeergebiet weit verbreitet: Südgriechenland, gesamte Ägäis, Westanatolien, Zypern, Libanon. Andere Sippen sind in ihrer Verbreitung sehr lokal und stellen Endemiten ihrer Gebiete dar. So kommen *O. obaesa*, *O. sabulosa-fusca* und *O. florentina-fusca* offenbar nur auf Sizilien, *O. creberima-fusca* und zwei *O. thripti-fusca*-Typen nur auf Kreta, *O. funerea* nur auf Korsika/Sardinien vor.

Andere Arten der *fusca*-Gruppe dagegen sind klar trennbar. *O. iricolor* aus dem östlichen Mittelmeergebiet und interessanterweise auch in Korsika-Sardinien (PETERECK 1987 in litt., PAULUS & GACK in Vorbereitung) wird stets von der großen schwarzen *Andrena morio* bestäubt. *O. pallida* als sehr kleinblütige Sippe findet sich nur in Sizilien und im benachbarten Nordafrika. Sie wird von der kleinen *Andrena orbitalis* bestäubt.

In diese Verwandtschaft gehören auch Arten, die von Peilbienen der Gattung *Anthophora* bestäubt werden. So pseudokopuliert *atroalba* mit *O. omegaifera* in Kreta, Rhodos, Naxos, Südsanien (dort auf der subsp. *dyris*). Die nah verwandte *O. fleischmannii* wird von *A. sicheli* bestäubt. Die von *O. omegaifera* vermutlich introgressiv beeinflussten *O. sitiaca* und *O. israelitica* werden dagegen von *Andrena*-Arten besucht.

4. Was ist eine Sippe bzw. biologische Art?

Arten, Spezies, in der Botanik auch Sippen, sind Populationen von ähnlichen Pflanzen oder Tieren, die eben diese Ähnlichkeit durch geschlechtliche Fortpflanzung in die nächsten Generationen weitergeben und beibehalten. Diese Ähnlichkeit drückt sich für unser Auge zunächst vor allem in der Morphologie, Gestalt,

also im detaillierten Aussehen aus. Im einfachsten Fall ist eine Art durch eine Summe von nur ihnen eigenen Merkmalen abgrenzbar und durch einen Merkmalsprung von den nächsten Arten getrennt. Man spricht von einer Morphospezies. Es handelt sich hierbei um denjenigen Artbegriff, der in der Praxis Anwendung findet. Er ist in der Regel brauchbar, weil er dem sogenannten biologischen oder evolutionären Artbegriff untergeordnet ist. Die Morphologie ist deshalb ein meist gutes Kriterium, weil sie der Ausdruck bzw. die Konsequenz der Selektion auf Artbildung und der damit verbundenen Einnischung ist. Solche Arten sind genetische Einheiten, die von anderen solchen Einheiten getrennt sind. Eine Art oder Biospezies besitzt daher einen nur ihr eigenen Genbestand oder Genpool. Die Trennung beruht auf einer reproduktiven Isolation. Die Mechanismen, die für die Aufrechterhaltung der genetischen Trennung sorgen, werden als Isolationsmechanismen bezeichnet. Bei Tieren findet hierzu eine angeborene Arterkennung statt. Man bezeichnet die bereits vor einer möglichen Paarung einsetzenden Arterkennungsmechanismen als prä- oder auch progame Isolationsmechanismen. Sie sorgen in den allermeisten Fällen dafür, daß es nicht zu Fehlpaarungen und damit zur Gefahr der Hybridisierung kommt. Falls es doch zu Fehlpaarungen kommt, setzen meta- oder postgame Isolationsmechanismen ein, die eine Befruchtung oder eine Embryonalentwicklung verhindern. Kommt es dennoch zu seltenen Nachkommensbildungen, sind die Hybriden in aller Regel steril (MAYR 1975). Ein Beispiel wäre Maultier oder Maulesel als künstliches Paarungsprodukt aus Pferd mit Esel. Bei Pflanzen wird ein vergleichbares System als Präpollinations-Isolationsmechanismus (also vor der Bestäubung) und als Postpollinations-Isolationsmechanismus (nach der Bestäubung) bezeichnet (LEVIN 1978, STEBBINS 1966). Blütenpflanzen bedienen sich der Bestäuber als Pollenüberträger, um Befruchtungen zu erlangen. Eine Blüte muß daher ihre vor der Bestäubung wirksamen Isolationsmechanismen so signalisieren, daß die Bestäuber sie bereits erkennen und danach entscheiden, ob sie die

Blüte besuchen oder nicht. Dies führte im Laufe der gesamten Blüten evolution zu einer sehr diversen Signalevolution, deren Ergebnisse die heutige Blumenvielfalt ausmacht. Da die meisten Blütenbesucher in der Wahl der Blüten aber nicht sehr spezifisch sind, sind die metagamen Mechanismen bei Pflanzen zusätzlich noch sehr effektiv ausgebildet (z.B. Pollen-Inkompatibilität). Die *Ophrys*-Arten imitieren, um bestäubt zu werden, mit ihren Blüten nun ausgerechnet solche Signale, die bestimmte Hymenopterenarten anlocken, sexuell stimulieren und kopulationsauslösend sind (KULLENBERG 1961, PAULUS & GACK 1980, 1990b). Diese Signale sind primär von den Bestäuberinsekten in ihrer eigenen Evolution entwickelt worden. Sie dienen ihnen als gut funktionierende Mechanismen zur spezifischen Arterkennung und zur Verhinderung von Hybridisierungen. Von diesen prägamen (vor der Befruchtung wirkenden) Isolationsmechanismen der Bestäuber "profitieren" die *Ophrys*-Arten, indem sie diese durch Imitation für ihre eigene genetische Isolation nutzen. Da normalerweise jede *Ophrys*-Art die spezifischen artisolierenden Signale einer Bestäuberart (manchmal weniger verwandter Arten) kopiert, ist auch die Beziehung *Ophrys*-Art/Bestäuber-Art, wie bereits geschildert, hochspezifisch. Bestäuber stellen daher für die *Ophrys*-Arten einen prägamen Isolationsmechanismus dar, der normalerweise durch seine Spezifität eine Hybridisierung verhindert (PAULUS et al. 1983, PAULUS & GACK 1990a). Dieser Mechanismus hat in der Evolution der Gattung offenbar so gut funktioniert, daß es fast keine Selektion auf metagame Isolation gegeben hat. Nur so ist erklärbar, daß die meisten *Ophrys*-Arten künstlich oder durch "Fehlritte" von Blütenbesuchern kreuzbar sind und es daher, wenn auch selten, immer wieder zu Hybridbildungen kommt. Diese hohe Spezifität der Bestäuberanlockung eröffnete für die *Ophrys*-Systematik ganz neue Möglichkeiten, nämlich die oft willkürlichen Artabgrenzungen besser zu objektivieren. Der Nachweis eines eigenen Bestäubers für eine fragliche Sippe ist gleichzeitig der Nachweis ihres Artstatus. Dazu muß natürlich sichergestellt sein, daß dieser Bestäuber auch wirklich für die

reproduktive Isolation der *Ophrys*-Sippe sorgt. Glücklicherweise ist der Besitz eines eigenen Bestäubers wohl immer mit einer entsprechenden morphologischen Divergenz gekoppelt. Daß dem so ist, haben ganz unabhängig die biometrischen Analysen und ihre Anwendung als Abgrenzungskriterium über die sogenannte "Sippendifferenz" durch GÖLZ (1976), GÖLZ & REINHARD (1979) sehr gut belegt. Viele ihrer durch entsprechende Sippendifferenzen etablierten (auch neuen) Arten konnten durch den Nachweis eines eigenen Bestäubers bestätigt werden. So wurde *O. aegaea* von *O. argolica* abgetrennt und als neue Art beschrieben. Tatsächlich haben beide als Bestäuber verschiedene *Anthophora*-Arten. Daß hierdurch der Artenbestand in der Gattung *Ophrys* sich drastisch erhöht hat, hat nichts mit einem "splitting"-Verhalten zu tun, sondern ist die Konsequenz, die nicht auf willkürlicher Gruppierung beruhenden biologischen Fakten auch in der Taxonomie auszudrücken.

5. Artbildung und Einnischungsphänomene bei *Ophrys*

Wie bereits geschildert ist der Erwerb eines neuen Bestäubers für eine *Ophrys*-Sippe verbunden mit einem Artbildungsprozess. Das liegt daran, daß der neue Bestäuber zwischen den vielen Orchideenindividuen dieser Population nur denjenigen zur Bestäubung und damit zur Fortpflanzung verhilft, die seiner Weibchen-Erwartung am nächsten kommen. Voraussetzung dafür ist, daß es eine natürliche Variabilität auch in diesen Signalen gibt und daß die Bestäubermännchen diese erkennen und bewerten. PAULUS et al. (1983) und PAULUS (1988a) haben gezeigt, daß dies tatsächlich der Fall ist. Auf diesem Weg kann sich unter Umständen sogar relativ schnell das Duftmuster und die Gestalt der Blüte durch die scharfe Selektion der Bestäuber ändern. Die so neu entstandene *Ophrys*-Spezies hat durch den neuen Bestäuber einen neuen prägamen

Isolationsmechanismus. Daß hier Bestäuber tatsächlich sehr wesentlich bei der Artbildung und damit am Aussehen der Blüten beteiligt waren, zeigen einige interessante Fälle.

6. Bestäuberbefunde und Artaufklärung

6.1. Bestäuber als Artkriterium

Es gibt eine Reihe sehr ähnlicher *Ophrys*-Sippen, über deren Artstatus man verschiedener Meinung war und ist. Vielfach werden sie als Unterarten deklariert, obwohl die betreffenden Sippen vielfach sogar zusammen (= syntop) vorkommen und gleichzeitig blühen. Beispiele sind *O. lutea* ssp. *lutea* und *O. lutea* subsp. *minor*, *O. insectifera* subsp. *insectifera* und *O. insectifera* subsp. *aymoninii*, *O. sphegodes* subsp. *sphegodes* und *O. sphegodes* subsp. *cretensis* oder *O. holosericea* subsp. *holosericea* und *O. holosericea* subsp. *elatior* u.v.a. (siehe z.B. SUNDERMANN 1980, BAUMANN & KÜNKELE 1986, 1988, BUTTLER 1986). Diese Vorgehensweise ist zumindest dann rein typologisch, wenn die betreffenden Sippen tatsächlich zusammen vorkommen und dennoch ihre Eigenheiten aufrecht erhalten können. Wenn sie sich in ihrer Verbreitung ausschließen, können sie tatsächlich geographische Rassen sein. Wenn die betreffenden Sippen syntop und sogar synchron, zumindest jedoch mit breiten Überlappungen blühen, dennoch aber ihr jeweiliges Verschiedensein aufrecht erhalten können - deswegen hat man sie ja benennen können - dann muß zwischen ihnen eine wie auch immer geartete genetische Barriere existieren. Diese besteht daher mit großer Wahrscheinlichkeit in einem Isolationsmechanismus, der bei der Gattung *Ophrys* der Bestäuber ist. Daraus folgt, daß solche Sippen, die unterscheidbar sind und auch ein bestimmtes Verbreitungsareal einnehmen, als eigene Arten zu betrachten sind. Der Beweis für diese These kann über das Aufzeigen eigener Bestäuber geführt werden. Wir haben in der Vergangenheit viele solcher Tests gemacht.

Im südlichen Mitteleuropa wurde *O. araneola* (*litigiosa*) als eine von *O. sphegodes* verschiedene Art wieder eingeführt (BAUMANN & KÜNKELE 1980). Herr Götz (Winterthur) (Fotobelege) konnte zeigen, daß der Bestäuber *Andrena lathyri* (nicht *Osmia bicolor* wie fälschlich gemeldet: FORSTER in WARNCKE & KULLENBERG 1984) ist. Der Bestäuber von *O. sphegodes* ist *Andrena nigroaenea* oder auch *A. limata* als nah verwandte Art. In SW-Deutschland wurde von GUMPRECHT (1973, 1980) eine kleinblütige, sehr spät blühende (Juli/August) Hummelragwurz-Sippe entdeckt, die er unter dem Namen *O. fuciflora* subsp. *elatior* bzw. *holosericea* subsp. *elatior* eingeführt hat. PAULUS & GACK (in Vorbereitung) haben die Bestäubung studiert und die kleine Langhornbiene *Tetralonia salicariae* gefunden (Abb. 12). Andere *Tetralonia*-Arten wie *T. macroglossa* oder *T. dufourii* (Test mit Pflanzen aus SW-Deutschland am Bisamberg bei Wien 1992) zeigten kein Interesse. Die Annahme von BAUMANN & KÜNKELE (1986), *O. panormitana* und *O. exaltata* seien artidentisch, konnten wir (PAULUS & GACK 1990d) in Sizilien durch den Fund von zwei ganz verschiedenen Bestäubern widerlegen. *O. exaltata* wird von *Colletes cunicularius*, *O. panormitana* von *Andrena florentina* und *A. thoracica* bestäubt. Besonders gravierend wirkt sich unser Artkonzept in der *O. fusca* s.str. Artengruppe aus. Wie PAULUS & GACK (1980, 1981, 1983, 1986, 1990b,c,d) und PAULUS (1988b) gezeigt haben, besteht *O. fusca* s.str. aus einem Konglomerat von

- 1) durch phänologische und mehr oder weniger ausgeprägte blütenmorphologische Differenzen ausgezeichneten Sippen,
- 2) durch verschiedene, spezifische Bestäuber der Gattung *Andrena* (nur in Südspanien wird eine früh blühende, großblütige Sippe von *Colletes* bestäubt) bestäubten und damit durch einen vor der Bestäubung einsetzenden Isolationsmechanismus auch genetisch getrennten Arten.

Diese können wohl alle nach besserer Kenntnis ihrer Verbreitung und Variabilität als eigenständige biologische Arten begründet werden. Die große Variabilität in der Blütengröße, Malge-

staltung, Färbung und Blühzeit ist demnach nicht eine Konsequenz des Wachstums in verschiedenen Habitaten oder einer von Jahr zu Jahr bedingten unterschiedlichen Ausprägung einzelner Populationen ("Ökotypen"), sondern der Ausdruck von bisher nicht richtig in ihrer diskontinuierlichen Merkmalsausprägung und Verbreitung beachteten eigenständigen Sippen. Es ist interessant und bemerkenswert, daß einige der alten Autoren hier bereits ganz anders gedacht und die Verhältnisse der Formengliederung, wenn auch rein typologisch, vielfach bereits völlig richtig gesehen hatten. So hat LOJACONO (1908) allein in Sizilien vier *O. fusca* Sippen unterschieden, die nach heutiger Kenntnis der Bestäuber wohl alle eigene Arten darstellen (PAULUS & GACK 1990b). Um in der Zukunft diesen Artenkreis auch taxonomisch besser fassen zu können, müssen die fraglichen Sippen einerseits daraufhin überprüft werden, ob sie von älteren Autoren bereits gültig beschrieben und benannt worden sind, andererseits Differentialdiagnosen erarbeitet werden, die solche Sippen nicht nur als eigenständige Arten definieren, sondern dies soweit wie möglich auch im Gelände nachvollziehbar machen (Tabelle III, Seite 69).

Andere Beispiele sind bereits oben genannt worden.

Im Zusammenhang mit dem Erwerb neuer Bestäuber als Modus der Artbildung und Einnischung stehen oft weitere Methoden der Artentrennung: Verschiebung der Blühzeit und morphologische Differenzierung in Blüten-Größenklassen. Die Wahrscheinlichkeit einer Hybridisierung sinkt, wenn nah verwandte *Ophrys*-Sippen nicht nur möglichst verschiedene Bienenarten, sondern sich zusätzlich auch verschieden große Bestäuber erschließen. Wegen der damit verbundenen taktilen Passung können die Pollinien nur dann mit hoher Sicherheit entnommen oder zur Bestäubung in die Narbe gedrückt werden, wenn die Bestäuber die passende Körpergröße aufweisen. In Tabelle IV (Seite 70) sind einige Beispiele zusammengestellt, in denen jeweils nah verwandte *Ophrys*-Sippen sich in der

Labellumlänge unterscheiden. Oft sind es Artenpaare, gelegentlich sogar mehrere Sippen. Schöne Beispiele aus Mitteleuropa sind die Artenpaare *O. sphegodes* - *O. araneola* oder *O. holosericea* - *O. elatior*. In beiden Fällen sind die Sippen zusätzlich auch phänologisch getrennt.

6.2. Artverschiedenheit trotz identischen Bestäubers

In den Ausführungen wurde mehrfach gezeigt, daß es eine Reihe *Ophrys*-Sippen gibt, die obwohl sie identische Bestäuber haben, dennoch als artverschieden behandelt werden. Nach dem bisher Ausgeführten bedarf dies einer besonderen Erläuterung. Für die Einstufung als eigene Spezies bei zwei Sippen mit identischem Bestäuber können zwei prinzipiell unterschiedliche Prinzipien verantwortlich sein:

- Kopf- und Abdomenpollination
- allopatrische Verbreitung der beiden Sippen.

Wenn von den zwei *Ophrys*-Sippen eine aus der *O. fuscilutea*-, die andere aus den anderen Sektionen stammt, können sie sich denselben Bestäuber leisten, ohne daß es zu einer Hybridisierung trotz syntopen Vorkommens kommt. Durch die entsprechende taktile Stimulation entnimmt die Biene im einen Fall die Pollinien mit dem Kopf, im anderen Fall mit dem Hinterleib. Beim Besuch der jeweiligen Blüten werden wiederum durch die entsprechenden taktilen Reize nur die richtigen Pollinien in die Narbe gebracht. Beide *Ophrys*-Sippen sollten dann sehr ähnliche Duftausstattungen und auch optische Signale haben. Wir kennen inzwischen eine ganze Reihe solcher Fälle, in denen identische Bestäuber in dieser Weise angelockt werden (Abb. 2,3). In Tabelle V (Seite 70) sind sie aufgelistet.

Es gibt auch einige Fälle, in denen derselbe Bestäuber einmal mit Kopf-, zum anderen mit Abdomenpollination wirksam ist, die betreffenden *Ophrys*-Arten dabei aber nicht zusammen vorkommen (allopatrisch verbreitet sind). In Tabelle VI (Seite 71) sind die bisher bekannten Fälle zusammengestellt.



1



2



3



4

5



6





7



8



9



10



11



12

1. Blüten von *Ophrys omegaifera* (rechts) und *Ophrys fleischmannii* (links) neben den jeweiligen Bestäuber-Weibchen *Anthophora atroalba* (rechts) und *Anthophora sicheli* (links) (*Anthophoridae*). Man sieht sehr schön die Farbtonunterschiede beider *Ophrys*arten als Folge der Imitation der Grundfarbe der jeweiligen Bestäuberweibchen. (Foto: Ostkreta, Tripti, 9.4.1987).
2. *Andrena morio*-Männchen (*Andrenidae*) bei der Pseudokopula auf *Ophrys transhyrcana*. Die Kopfpollinien stammen aus dieser Blüte, die am Hinterleib von *Ophrys iricolor*. (Foto: Südzypem, NW.Limassol, 9.3.1986).
3. *Andrena morio*-Männchen (*Andrenidae*) bei der Pseudokopula auf *Ophrys iricolor*. Die Kopfpollinien stammen von *Ophrys transhyrcana*, die von *O. iricolor* (Abdomen) werden gerade entnommen. (Foto: Südzypem, NW.Limassol, 9.3.1986).
4. *Anthophora plagiata* (*Anthophoridae*) beim Abflug nach einer Pseudokopula auf *Ophrys delphinensis*. Das Männchen hat bereits viele Kopf-Pollinien von mehreren Blütenbesuchen. Dieselbe Bienenart besucht auch *Ophrys argolica*. Es kommt offenbar nicht oder selten zu Hybridisierungen, weil sich beide *Ophrys*arten in ihrer Verbreitung im wesentlichen ausschließen. (Foto: Südgriechenland, Delphi).
5. *Anthophora retusa* (*Anthophoridae*) bei der Pseudokopula auf *Ophrys biscutella*. Alle Arten der *O. argolica*-Gruppe werden von *Anthophora* bestäubt. (Foto: Süditalien, Mte.Gargano, Mte.San Angelo, 21.4.1985).
6. Das Weibchen des Bestäubers *Dasyscolia ciliata* (*Scoliidae*) neben der Blüte von *Ophrys vernixia*. Man erkennt die frappierende optische Ähnlichkeit beider. So entspricht z.B. der blaue Spiegel der Blüte dem entsprechenden blauen Flügelglanz des Weibchens.
7. Männchen der Kleinen Holzbiene *Xylocopa iris* (*Anthophoridae*) bei der Pseudokopula auf *Ophrys spruneri*. Dieselbe Bienenart besucht in Süditalien *Ophrys sipontensis*. (Foto: Zentralkreta, Marathos, 26.3.1989).
8. Männchen der Mörtelbiene *Chalicodoma parietina* (*Megachilidae*) bei der Pseudokopula auf *Ophrys atlantica* (Abdomenpollination). Dieselbe Bienenart bestäubt auch *Ophrys bertolonii* und *Ophrys ferrum-equinum* (jeweils Kopfpollination). (Foto: Spanien, Sierra de Mijas, Alhaurin, 24.3.1981).
9. Männchen der Langhornbiene *Tetralonia berlandi* (*Anthophoridae*, *Eucerinae*) beim Anflug und Pseudokopula auf *Ophrys heldreichii*. Dieselbe Bienenart bestäubt auch *Ophrys episcopalis* (Kreta) und *Ophrys apulica* (Süditalien). (Foto: Ostkreta, bei Neapolis).
10. Blüten von *Ophrys episcopalis* (links, Kreta) und *Ophrys apulica* (rechts, Süditalien). Beide sind sekundär sehr ähnlich aufgrund identischen, aber in der Evolution voneinander unabhängigen Selektionsdruckes durch denselben Bestäuber *Tetralonia berlandi*. Beide *Ophrys*arten entstammen vermutlich einem *Ophrys holosericea*-Vorfahren. Stammesgeschichtlich handelt es sich um einen Parallelismus.
11. Männchen der Mauerbiene *Osmia mustelina* (*Megachilidae*) bei der Pseudokopula auf *Ophrys promontorii*. *Osmia*-Arten bestäuben in Italien auch *Ophrys tarentina* und *Ophrys lunulata*. (Foto: Süditalien, Mte.Gargano, S.Giovanni/Mte San Angelo, 22.4.1985).
12. Männchen der kleinen Langhornbiene *Tetralonia salicariae* bei der Pseudokopula auf der spät blühenden kleinen *Ophrys holosericea subsp. elatior*. Diese Sippe ist wegen des Bestäubers eine eigenständige, von *O. holosericea* verschiedene Art. (Foto: SW.Deutschland, Taubergießen nördl.Freiburg, 17.7.1988).

Bei rein typologischer Betrachtung und bei Berücksichtigung unserer Artkonzeption sind alle diejenigen *Ophrys*-Sippen nicht genetisch isoliert, wenn identischer Bestäubermodus vorliegt. Tatsächlich kommt es hier nur deshalb nicht zu einer Hybridisierung, weil die betreffenden Sippen eben nicht zusammen vorkommen, also allopatrisch verbreitet sind. Umgekehrt muß aber dazu gesagt werden, daß sich diese Sippen eben gerade deshalb identische Bestäuber in ihrer Evolution erschließen konnten. Wir betrachten solche Sippen dann als artverschieden, wenn sie einer morphologischen Artdefinition entsprechen, d.h. verschieden aussehen und konstant unterscheidbar sind. Die dahinter stehende Hypothese geht davon aus, daß diese identischen Bestäuber konvergent, also unabhängig voneinander erworben worden sind. Phylogenetisch heißt das, daß die jeweiligen Stammarten dieser Sippen andere Bestäuber besessen hatten, diese aus meist nicht bekannten Gründen dann gewechselt haben.

Ein schönes Beispiel dafür sind aus der *O. fusca*-Gruppe folgende Arten, die alle von *Andrena flavipes* bestäubt werden:

- O. flavipes-fusca* Spanien, Südfrankreich, Italien, Griechenland, Ägäis (incl. Rhodos u.a.) (ohne Kreta, Naxos)
- O. funerea* Sardinien, Korsika
- O. obaesa* Sizilien
- O. israelitica* Naxos, SW- und SO-Anatolien, Zypern, Libanon, Israel, Jordanien

Sie schließen sich alle in ihrer Verbreitung aus. *O. flavipes-fusca* ist im Mittelmeergebiet weit verbreitet und stellt an vielen Orten die häufigste fusca-Sippe dar. *O. funerea* und *O. obaesa* betrachten wir nun deshalb als eigenständige Arten, weil sie blütenmorphologisch so deutlich von *O. flavipes-fusca* abweichen, daß ihr Anderssein nur historisch so erklärbar ist, daß sie aufgrund früherer Selektion durch einen anderen Bestäuber sich primär an diesen angepaßt hatten. *O. israelitica* vertritt *O. flavipes-fusca* im östlichsten Mittelmeerraum. Sie zeigt merkwürdigerweise deutliche Anklänge an *O. omegaifera*, ohne daß es aber zu Problemen in

der Unterscheidbarkeit gibt. Im Übrigen kommen beide Arten fast nie zusammen vor. Auf der Insel Naxos (PAULUS & GACK 1992) und möglicherweise auch im südwestlichen Anatolien könnten sie syntop verbreitet sein. Ein anderes Beispiel stellt die Artengruppe *O. archipelagixaltata-integra* dar, die alle von der Seidenbiene *Colletes cunicularius* ssp. *infuscat* bestäubt werden. Auch hier ist die Unterscheidung der drei Sippen anhand blütenmorphologischer Kriterien unproblematisch. *O. archipelagi* wurde früher als *O. "arachnitiformis"* vom Monte Gargano (Süditalien) betrachtet, *O. exaltata* (= *O. sphegodes* subsp. *sicula* sensu Nelson) aus Sizilien wurde stets mit *O. panormitana* in einen Topf gebracht und *O. integra* ist die sehr früh blühende "arachnitiforme" Variante einer sehr *sphegodes*-ähnlichen Sippe in Südfrankreich (PAULUS & GACK 1990d). Wahrscheinlich sind ihre sonstigen Ähnlichkeiten das Produkt einer konvergenten Selektion durch denselben Bestäuber.

7. Konvergenz und Parallelismus

Dort, wo die optischen Signale für den Bestäuber eine wichtige Rolle spielen, führte dies in der Tat zu sekundären Ähnlichkeiten, die auch für unser Auge nachvollziehbar sind. PAULUS & GACK (1986) haben einige sehr auffallende Beispiele vorgeführt. So haben die von *Chalicodoma parietina* bestäubten Sippen *O. atlantica*, *O. bertolonii* und *O. ferrum-equinum* ein sehr dunkles Labellum mit einer dunkelweinenroten Behaarung. Das Mal ist leuchtend blau. *O. cretica* und *O. kotschy* sind beide schwarz-weiß gemustert und so ähnlich, daß noch SUNDERMANN (1983) sie als Subspezies einer einzigen Art ansah. Beide haben die Kuckucksbiene *Melecta tuberculata* als Bestäuber, den sie aber in der Evolution unabhängig erworben haben. *O. kotschy* gehört nämlich offenbar in die *O. umbilicata*-Verwandtschaft, wie bereits RENZ (1929), NELSON (1962) und DANESCH & DANESCH (1972) vermuteten und schließlich eine biometri-

sche Analyse durch GÖLZ & REINHARD (1985) nahelegt.

Ein drittes Beispiel stellen die Arten *O. heldreichii* - *O. apulica* - *O. episcopalıs* (= *O. holosericea* subsp. *maxima*). Sie alle werden von der großen Langhornbiene *Tetralonia berlandi* bestäubt (Abb. 9). Im Fall von *O. heldreichii* und *O. episcopalıs* bzw. *O. apulica* haben wir eine Konvergenz vor uns. Erstere Sippe stammt aus der *O. scolopax/oestrifera*-, letztere Sippen aus der *O. holosericea*-Verwandtschaft. NELSON (1962) hatte die heutige *O. apulica* aus Süditalien noch als *O. heldreichii* angesehen. Das zeigt, wie ähnlich diese Sippen sich sind. Noch frappierender ist dies im Fall *O. apulica* und *O. episcopalıs*. Beide Arten sind praktisch nur an der Länge ihrer Petalen zu unterscheiden (Abb. 10). Falls nicht beide Sippen in der Vergangenheit ein zusammenhängendes Areal besessen haben, sondern tatsächlich unabhängig sich denselben Bestäuber erschlossen haben und deshalb heute so ähnlich aussehen, dann und nur dann handelt es sich um getrennte Arten, die parallel entstanden sind. PAULUS & GACK (1986) bezeichneten diesen Sonderfall der Konvergenz als Parallelismus.

8. Danksagung

Unsere Untersuchungen waren nur durch Mithilfe und Unterstützungen von Begleitern möglich. Sie haben erfolgreich auf den meisten Reisen mitgearbeitet. Aus der Vielzahl möchten wir Dr. Roland Melzer (Universität München), John Plant (Universität Wien), Dr. Peter Söwig (Universität Freiburg) und Dr. Leo Rupp (Freiburg) nennen. Wichtige Diskussionen führten wir mit den Herren P. Götz (Winterthur), H.R. Reinhard (Zürich) und vor allem unserem Lehrer und Freund Prof. Dr. G. Osche (Freiburg). Die mühevollen Determinationen wichtiger Bienen übernahmen Herr Dr. Grünwald (München), Dr. K. Warncke (Vierkirchen) und B. Tkalcu (Prag). Das summary überprüfte J. Plant. Finanzielle Unterstützungen erhielten wir von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG Pa

163/7) und von der Deutschen Orchideengesellschaft.

9. Zusammenfassung

Blüten der mediterranen Orchideengattung *Ophrys* imitieren wichtige kopulationsauslösende Schlüsselreize aculeater Hymenopteren-Weibchen. Sie locken damit in artspezifischer Weise auf Weibchensuche befindliche Männchen an, die mit Begattungsversuchen (Pseudokopulation) auf den Blüten reagieren. Sie entnehmen dabei die Pollinien, um beim nächsten gelungenen Täuschungsmanöver durch eine andere artgleiche Blüte sie damit zu bestäuben.

- Da die Sexual-Mimikry artspezifisch ist, nutzen die *Ophrys*-Blüten den Isolationsmechanismus ihrer Bestäuber, um selbst von anderen *Ophrys*-Arten genetisch isoliert zu sein (Präpollinations-Isolationsmechanismus). Jede *Ophrys*-Art besitzt so ihre eigene Bestäuberart.

- In zahlreichen Freilanduntersuchungen wurden viele solcher Bestäuber-*Ophrys*-Beziehungen experimentell in Wahltests belegt.

- Artbildung in der Gattung *Ophrys* besteht vor allem im Erschließen eines neuen Bestäubers, der die Blüten mehr und mehr in seine Weibchenerwartung selektiert bzw. nur solche Blüten bestäubt, die seiner Weibchenerwartung am nächsten kommen.

- Bei fraglichen *Ophrys*-Sippen ist der Nachweis eines eigenen Bestäubers gleichzeitig der Nachweis ihres Biospezies-Status.

- Identische Bestäuber bei verschiedenen *Ophrys*-Arten sind möglich, wenn die betreffenden Arten allopatrisch verbreitet sind oder per Kopf- und Abdomenpollination bestäubt werden. Beispiele für beide Fälle wurden vorgeführt.

- In der Evolution unabhängig erworbene, identische Bestäuber bei verschiedenen *Ophrys*-Arten führten nicht selten zu sekundär ähnlichen Blütenerscheinungen (Konvergenz, Parallelismus der Schlüsselreize). Beispiele sind *Ophrys bertolonii* - *O. atlantica* - *O. ferrum-equinum*, *O. cretica* - *O. kotschy* oder *O. heldreichii* - *O. apulica* - *O. episcopalıs*.

Samenvatting

Bloemen van het mediterrane orchideeëngeslacht *Ophrys* bootsen belangrijke specifieke seksuele stimuli van aculeate hymenoptera-vrouwtjes na. Zij trekken mannetjes aan die op zoek zijn naar een vrouwtje, op een manier die specifiek is voor de soort. De mannetjes proberen met het labellum te copuleren. Gedurende deze pseudocopulatie verwijderen de mannetjes de pollinia. Als deze seksuele mimicry goed werkt, kan de volgende bloem van dezelfde *Ophrys*-soort bevrucht worden.

- Omdat de seksuele mimicry soortspecifiek is, benutten de *Ophrys*-bloemen het isolatiemechanisme van hun bestuivers om zich zelf van andere *Ophrys*-bloemen genetisch te isoleren. Iedere *Ophrys*-soort heeft zo op deze wijze haar eigen bestuiver-soort.

- In talrijke onderzoeken in het vrije veld werden vele van dergelijke bestuiver-*Ophrys*-relaties met keuze-experimenten vastgesteld.

- Soortvorming in het geslacht *Ophrys* bestaat vooral uit aantrekken van een nieuwe bestuiver, die de bloemen meer en meer volgens zijn vrouwtjes-beeld selecteert, resp. alleen die bloemen bestuift, die zijn vrouwtjes-beeld het meest benaderen.

- Bij discutabele *Ophrys*-taxa is het aantonen van een eigen bestuiver tegelijk het bewijs van hun soort-status.

- Identieke bestuivers bij verschillende *Ophrys*-soorten kunnen voorkomen, als de betrokken *Ophrys*-soorten een allopatrische verspreiding hebben of als de bestuiving bij de ene soort via de kop en bij de andere via het achterlijf plaatsvindt. Van beide mogelijkheden worden voorbeelden gegeven.

- Als verschillende *Ophrys*-soorten onafhankelijk van elkaar identieke bestuivers hebben gekregen, dan heeft dat niet zelden tot overeenkomsten in het uiterlijk van de bloemen geleid (convergentie, parallelisme van de beslissende stimuli). Voorbeelden zijn *Ophrys bertolonii* - *O. atlantica* - *O. ferrum-equinum*, *O. cretica* - *O. kotschy* of *O. heldreichii* - *O. apulica* - *O. episcopalidis*.

Summary

The flowers of the Mediterranean orchid genus *Ophrys* imitate important specific sexual releasing factors of aculeate hymenopteran females. They attract female-seeking males in a species-specific way. The males attempt to copulate with the labellum. During the pseudocopulation the males remove the pollinia. If sexual mimicry is again successful, the next flower of the same *Ophrys* species can be pollinated.

- As the relationship is species-specific, the pollinators serve as pre-pollinating isolation factors. The flowers use the premating isolation factors of their pollinator species for their own genetic isolation from similar *Ophrys* species. Each *Ophrys* species has its own pollinator species.

- This is illustrated by numerous examples in many experimental choice tests in the field under natural conditions.

- Evolution of new species is always a consequence of a change in pollinator. The new pollinator-species selects those individual flowers for pollination which come nearest to its own female's releasing stimuli.

- If the systematic status of an *Ophrys* type is unclear, discovering its own pollinator is proof for its biospecies status.

- Identical pollinator species in different *Ophrys* species are possible only in those cases where the questionable plants are distributed allopatrically, or if syntopically distributed, if they are visited by bees with head- or abdominal pollinia. Examples for both types are given.

- When different *Ophrys* species have identical pollinator species, then the appearance of the flowers can become very similar. This convergence or parallelism occurs as a result of identical selection.

Literatur

- AGREN, L. & BORG-KARLSON, A.-K. (1984): Responses of *Argogorytes* (Hym., Sphecidae) males to odour signals from *Ophrys* insectifera (Orchidaceae). Preliminary EAG and chemical investigation. - *Nova Acta Reg.Soc.Sci.Upsaliensis*, Ser.V, C, 3: 111-117.
- AGREN, L. & KULLENBERG, B. & SENSEN-BAUGH, T. (1984): Congruences in pilosity between three species of *Ophrys* (Orchidaceae) in their hymenopteran pollinators. - *Nova Acta Reg.Soc.Sci.Upsaliensis*, Ser.V, C, 3: 15-25.
- AMES, O. (1937): Pollination of orchids through pseudocopulation. - *Bot.Mus.Leaft.Harvard Univ.* 5: 1-29.
- BAUMANN, H. & HALX, G. (1972): *Ophrys* - die Pflanze mit "Sex". - *Kosmos* 68: 78-80.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. (1980): *Ophrys araneola* Reichenb. - ein übersehener Artnamen der mitteleuropäischen Orchideenflora. - *AHO Mitt.Bl.Arbeitskr. Heim.Orchid.Baden-Württ.* 12 (4): 287-303.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. (1986): Die Gattung *Ophrys* L. - eine taxonomische Übersicht. - *AHO Mitt.Bl.Arbeitskr. Heim.Orchid.Baden-Württ.* 18 (3): 305-688.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. (1988): Die Orchideen Europas. *Kosmos Naturführer*. Franckh'sche Verlagshandl. Stuttgart, 191 S.
- BERGSTROM, G. (1978): Role of volatile chemicals in *Ophrys*-pollinator interactions. In: Harborne, G. (ed.): *Biochemical aspects of plant and animal coevolution*, p.207-231, Academic Press.
- BERGSTROM, G. & TENGÖ, J. (1978): Linalool in mandibular gland secretion of *Colletes* bees (Hym., Apoidea). - *J.Chem.Ecol.* 4 (4): 437-449.
- BERGSTROM, G. & TENGÖ, J. & REITH, W. & FRANCKE, W. (1982): Multicomponent mandibular gland secretions in three species of *Andrena* bees (Hym., Apoidea). - *Z.Naturforsch.* 37C: 1121-1129.
- BORG-KARLSON, A.-K. (1987): Chemical basis for the relationship between *Ophrys* orchids and their pollinators III. Volatile compounds of species in the *Ophrys* sections *Fuciflorae* and *Bombyliflorae* as insect mimetic attractants/excitants. - *Chemica Scripta* 27: 313-325.
- BORG-KARLSON, A.K. (1990): Chemical and ethological studies of pollination in the genus *Ophrys* (Orchidaceae). - *Phytochemistry* 29 (5): 1359-1387.
- BORG-KARLSON, A.K. & BERGSTROM, G. & GROTH, I. (1985): Chemical basis for the relationship between *Ophrys* orchids and their pollinators. I. Volatile compounds of *Ophrys lutea* and *O. fusca* as insect mimetic attractants/excitants. - *Chemica Scripta* 25: 283-294.
- BORG-KARLSON, A.-K. & BERGSTROM, G. & KULLENBERG, B. (1987): Chemical basis for the relationship between *Ophrys* orchids and their pollinators II. Volatile compounds of *O. insectifera* and *O. speculum* as insect mimetic attractants/excitants. - *Chemica Scripta* 27: 303-311.
- BÜEL, H. (1978): Beobachtungen über die Bestäubung von *Ophrys bertolonii* Mor. - *Die Orchidee* 29: 106-109.
- BUTTLER, K.P. (1986): Orchideen. Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas. - *Mosaik Verl.* München.
- BEARDSSELL, D.V. & BERNHARDT, P. (1982): Pollination biology of Australian terrestrial orchids. In: Williams, E.G. et al. (eds.): *Pollination 1982*. - *Proc.Symp.Plant Cell Biol.Res.Centr. Melbourne*.
- COLEMAN, E. (1927): Pollination of the orchid *Cryptostylis leptochila*. - *Vict.Nat.Melb.* 44: 1.
- CORREVEON, H. & POUYANNE, A. (1916): Un curieux cas de mimétisme chez les *Ophrydées*. - *J.Soc.nat.Horticult.France* 17: 29-31, 41-42.
- CORREVEON, H. & POUYANNE, A. (1923): Nouvelles observations sur le mimétisme et la fécondation chez les *Ophrys speculum* et *lutea*. - *J.Soc.nat.Horticult.France* 24.
- DANESCH, O. & E. (1972): Orchideen Europas: *Ophrys-Hybriden*. - *Hellweg Verl.* Bern u. Stuttgart.

- DANESCH, O. & E. EHRENDORFER, F. & K. (1975): Hybriden und hybridogene Arten aus *Ophrys bertolonii* und *O. atrata* (Orchidaceae). - *Plant Syst.Evol.* 124: 79-123.
- DARWIN, C. (1862): The various contrivances by which orchids are fertilized. J. Murray, London (Edit. 1888).
- DELFORGE, P. (1989): Le group d'*Ophrys bertolonii* Moretti - *Mém.Soc.Roy.Bot.Belg.* 11: 7-29.
- DELFORGE, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS-TERSCHUREN, P. (1989): Le group d'*Ophrys bertolonii* en Provence et en Languedoc - *Les Naturalistes belges (n° spécial "Orchidées" no.3)* 70 (3): 73-84.
- DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. (1988): Les *Ophrys* "arachnitiiformis" du bassin méditerranéen occidental. - *Les Naturalistes belges* 69 (2) (n° spécial "Orchidées"): 98-112.
- ENGEL, R. (1985): La pollinisation d'*Ophrys fuciflora* (Schmitt) Moench par un diptère. - *Bull.Assoc.Philom.Alsace Lorraine* 21: 269-283.
- FRANCKE, W. & REITH, W. & BERGSTRÖM, G. & TENGÖ, J. (1981): Pheromone bouquet of the mandibular glands in *Andrena haemorrhoa* F.(Hym., Apoidea). - *Z.Naturforsch.* 36C: 928-932.
- FRANCKE, W. & SCHRÖDER, W. & BERGSTRÖM, G. & TENGÖ, J. (1984): Esters in the volatile secretion of bees. - *Nova Acta Reg.Soc.Sci.Uppsaliensis Ser.V, C*: 127-136.
- GODFERY, M.J. (1925): The fertilisation of *Ophrys speculum*, *O.lutea* and *O.fusca*. - *J.Bot. (London)* 63: 33-40.
- GODFERY, M.J. (1929): Recent observations on the pollination of *Ophrys*. - *J.Bot. (London)* 67: 298-302.
- GÖLZ, P. (1976): Statistische Untersuchungen an europäischen Orchideen (II). - *Jahresb.Naturwiss.Ver.Wuppertal* 29: 118-130.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. (1975): Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertolonii* I. - *Ber.Schweiz.Bot.Ges.* 85: 31-36.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. (1979): Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertolonii* 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 & Soó - *AHO Mitt.Blatt Arbeitskreis Heim.-Orchid. Baden-Württ.* 17 (3): 446-491.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. (1989): Zur Orchideenflora von Lesbos. - *AHO Mitt. Blatt Arbeitskreis Heim. Orchid. Baden-Württ.* 21 (1): 1-87.
- GUMPRECHT, R. (1973): *Ophrys fuciflora* mit außerordentlicher Blütezeit. - *Die Orchidee* 24: 257.
- GUMPRECHT, R. (1980): *Ophrys fuciflora* ssp. *elator* ssp.nov. - *Die Orchidee* 31: 59-62.
- KULLENBERG, B. (1949): A description in Swedish with two photographs of the visit of the male *Campsoscolia ciliata* on the flower of *Ophrys speculum*. - *Sverig.Natur (Svenska naturskyddsfor.arsbok)* 1949: 96-97.
- 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.
- KULLENBERG, B. (1973a): Field experiments with chemical sexual attractants on aculeate Hymenoptera males II. - *Zoon (suppl.1)*: 31-42.
- KULLENBERG, B. (1973b): New observations on the pollination of *Ophrys*. - *Zoon (suppl. 1)*: 9-14 (Uppsala).
- KULLENBERG, B. (1977): Bestorning og artsdannelse hos flueblomstslægten (*Ophrys*) - *Kaskelot, Biologforbundsblad Nov.* 1977: 6-9.
- KULLENBERG, B. & BÜEL, H. & TKALCU, B. (1984): Übersicht von Beobachtungen über Besuche von Eucera- und Tetralonia-Männchen auf *Ophrys*-Blüten (Orchidaceae). - *Nova Acta Reg.Soc.Sci.Upsaliensis, Ser.V, C*, 3: 27-40.

- LEVIN, D.A. (1978): The origin of isolating mechanisms in flowering plants. - *Evolutionary Biology* 11: 185-317.
- LOJACONO, M.P. (1908): *Flora Sicula*. - Vol. III, Palermo.
- MAYR, E. (1975): *Grundlagen der zoologischen Systematik*. - Paul Parey Verl. Hamburg
- NELSON, E. (1962): Gestaltwandel und Artbildung erörtert am Beispiel der Orchidaceen Europas und der Mittelmeerlande, insbesondere der Gattung *Ophrys*. - Selbstverlag Chernex-Montreux.
- PASTEUR, G. (1982): A classificatory review of mimicry systems. - *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 13: 169-199.
- PAULUS, H.F. (1978): Co-Evolution zwischen Blüten und ihren tierischen Bestäubern. - *Sonderbd.Naturwiss.Ver.Hamburg* 2: 51-81.
- PAULUS, H.F. (1988a): Co-Evolution und einseitige Anpassungen in Blüten-Bestäubersystemen: Bestäuber als Schrittmacher in der Blütenrevolution. - *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* - *omega*lfera - Formenkreis. - *AHO Mittl.Bl.Arbeitskr.Heim.Orchid.-Baden-Württ.* 20 (4): 817-882.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1980): Beobachtungen und Untersuchungen zur Bestäubungsbiologie spanischer *Ophrys*-Arten. - *Jahresber.Naturwiss.Ver.Wuppertal* 33: 55-68.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1981): Neue Beobachtungen zur Bestäubung von *Ophrys* (Orchidaceae) in Südspanien, mit 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 zur Bestäubung des *Ophrys fusca* Formenkreises. Ein Beitrag zum Biospezies-Konzept der Gattung *Ophrys*. - *Jahresber.-Naturwiss.Ver.Wuppertal* 36: 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*. *Jahresber.-Naturwiss.Ver.Wuppertal* 39: 48-86.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1990a): Pollination of *Ophrys* (Orchidaceae) in Cyprus. - *Plant Syst.Evol.* 169: 177-207.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1990b): Pollinators as prepollinating isolation factors: Evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae) - Israel *J.Bot.* 39: 43-79.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1990c): Untersuchungen zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Gattung *Ophrys* im östlichen Mittelmeerraum (Orchidaceae und Insecta, Hymenoptera, Apoidea) (zusammen mit C.Gack). - 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. (1990d): Zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität der Gattung *Ophrys* in Sizilien und Süditalien (Orchidaceae und Insecta, Apoidea) (zusammen mit C.Gack). - 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. (1992): Die Gattung *Ophrys* (Orchidaceae) auf der Kykladeninsel Naxos - Daten zur Bestäubungsbiologie und Floristik. - *AHO Mittl.Blatt Arbeitskreis Heim.Orchid.Baden-Württ.* 24 (3): 403-449.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. & MADDOCKS, R. (1983): Beobachtungen und Experimente zum Pseudokopulationsverhalten an *Ophrys*. Das Lernverhalten von *Eucera barbiventris* ♂ an *Ophrys scolopax* in Südspanien. - *Jahres-*

- ber. Naturwiss. Ver. Wuppertal 36: 73-79.
- PIJL, L. VAN DER & DODSON, C.H. (1966): Orchid flowers. Their pollination and evolution. - Univ. Miami Press, Coral Gables.
- POUYANNE, A. (1917): La fécondation des Ophrys par les insectes. - Bull. Soc. Hist. - Nat. Afr. Noire 8: 6-7.
- REINHARD, H.R. (1987): Untersuchungen an *Ophrys holoserica* (Burm. fil.) W. Greuter subsp. *elator* (Gumprecht) Gumprecht (Orchidaceae). - AHO Mitt. Blatt Arbeitskreis Heim. Orchid. Baden-Württ. 19 (4): 769-800.
- RENZ, J. (1929): Über neue Orchideen von Rhodos, Zypern und Syrien. - Fedde Repert. 28: 193-262.
- SASAKI, M. & ONO, M. & ASADA, S. & YOSHIDA, T. (1991): Oriental orchid (*Cymbidium pumilum*) attracts drones of the Japanese honeybee (*Apis cerana japonica*) as pollinators. - Experientia (Basel) 47: 1229-1231.
- STEBBINS, G.L. (1966): Processes of Organic Evolution. New York/London
- STOUTAMIRE, W.P. (1975): Pseudocopulation in Australian orchids. - American Orchid. - Soc. Bull. 44: 226-233.
- SUNDERMANN, H. (1980): Europäische und mediterrane Orchideen. 3. Aufl. - Brücke Verl. Hildesheim.
- TENGÖ, J. & BERGSTRÖM, G. (1976): Comparative analysis of lemonscented secretions from heads of *Andrena* F. (Hym., Apoidea) bees. - Comp. Biochem. Physiol. 55B: 179-188.
- TENGÖ, J. & BERGSTRÖM, G. (1977): Comparative analysis of complex secretions from heads of *Andrena* bees (Hym., Apoidea). - Comp. Biochem. Physiol. 57B: 197-202.
- TESCHNER, W. (1987): *Ophrys tetraloniae* spec. nov. - eine spätblühende Verwandte der Hummelragwurz in Istrien. - Die Orchidee 38 (5): 220-224.
- VÖTH, W. (1984): Bestäubungsbiologische Beobachtungen an griechischen *Ophrys*-Arten. - AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 16: 1-20.
- VÖTH, W. (1985): Ermittlung der Bestäuber von *Ophrys fusca* ssp. *funerea* (Viv.) G. Camus, Bergon & A. Camus und von *Ophrys lutea* Cav. ssp. *melena* Renz. - AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 17 (3): 417-445.
- VÖTH, W. (1986): Zum Nachweis des Bestäubers *Melecta albifrons albovaria* Erichs. von *Ophrys cretica* (Vierh.) Nelson auf der griechischen Insel Aegina. - AHO Mitt. - Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 18 (2): 243-253.
- VÖTH, W. (1987): Neue bestäubungsbiologische Beobachtungen an griechischen *Ophrys*-Arten. - AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 19 (1): 112-118.
- WARNCKE, K. & KULLENBERG, B. (1984): Übersicht über von *Andrena*- und *Colletes cunicularius*-Männchen auf *Ophrys*-Blüten (Orchidaceae) - Nova Acta Reg. Soc. Sci. - Upsallensis, Ser. V, C, 3: 41-55.
- WOLF, T. (1950): Pollination and fertilization of fly-orchis *Ophrys insectifera* L. in Allindellille fredskov, Denmark. - Oikos 2: 20-59.

Tabelle I. Die Bestäuber der *Ophrys argolica*-Gruppe

Ophrys	Bestäuber	Land	Literatur
<i>argolica</i>	<i>Anthophora plagiata</i>	S.Griechenland	Paulus & Gack 1990a, b
<i>aegaea</i>	<i>A. orientalis</i>	Karpathos	id. 1990b
<i>lucis</i>	<i>A. cf mucida</i>	Rhodos	id. 1990b
<i>elegans</i>	<i>A. erschowi</i>	Zypern	id. 1990c
<i>delphinensis</i>	<i>A. plagiata</i>	S.Griechenland	id. 1990a
<i>biscutella</i>	<i>A. retusa</i>	S.Italien	id. 1986
<i>morisii</i>	<i>A. spec.</i>	Sardinien	id. 1992 unveröff.
<i>crabronifera</i>	?	W.Italien	

Tabelle II. *Osmia* als Bestäuber der *Ophrys tarentina*-Gruppe

Ophrys	Bestäuber	Land	Literatur
<i>tarentina</i>	<i>Osmia tricornis</i>	S.Italien	Gölz & Reinhard 1982
<i>lunulata</i>	<i>O. kohli</i>	Sizilien	Paulus & Gack 1990c
<i>promontorii</i>	<i>O. mustelina</i>	S.Italien	id.

Tabelle III. Liste der bisher bekannten Arten der Sammelart *Ophrys fusca* s.str.

Ophrys-Sippe	Bestäuber	Verbreitung
flavipes-fusca	Zonandrena flavipes	Mittelmeergebiet
creberrima-fusca	Z. creberrima	Kreta
nigroaenea-fusca	Melandrena nigroaenea	Mittelmeergebiet
cinereophila-fusca	Chlorandrena cinereophila	Zypern, SW.Kleinasien, Ägäis, S.Griechenland
merula-fusca	Chrysandrena merula?	Kreta ("Tripti-fusca" bei Paulus 1988)
bicolor-fusca	Euandrena bicolor?	Kreta
Kreta-fusca (großblütig, früh)	unbekannt	Kreta
fusca-großblütig (spät)	unbekannt (A. labialis?)	S.Griechenland (=O. attaviria?)
sabulosa-fusca	Hoplandrena sabulosa	Sizilien
florentina-fusca	Hyperandrena florentina	Sizilien
Colletes-fusca	Colletes cunicularius	S.Spanien
Blithopertha-fusca	Blithopertha lineolata (Coleoptera, Scarabaeidae)	Lesbos, Samos, Chios, Rhodos
benannte Arten		
obaesa	Zonandrena flavipes	Sizilien
funerea	Z. flavipes	Sardinien
Israelitica	Z. flavipes	Naxos, W.Anatolien, Zypern, Naher Osten
attaviria	?	Rhodos
sitiaca	Melandrena nigroaenea	Kreta, Samos
pallida	Rufandrena orbitalis	Sizilien

Tabelle IV. Einnischung über Blütengrößenklassen bei Ophrys **

Ophrys	klein	mittel	groß	Bestäuber	Körperlänge	Labellumlänge
sphegodes		X		A. nigroaenea	11,9	10,4
araneola	X			A. lathyri	10,1	9,1
cretensis	X			A. vachali	9,2	8,5
holosericea		X		T. cressa	14,0	11,0 (Kreta)
elator	X			T. salicariae	9,1	8,1
episcopalis			X	T. berlandi	18,2	12,0
apulica			X	T. berlandi	18,2	12,1
nigroaenea-fusca			X	A. nigroaenea	11,9	10,7
flavipes-fusca		X		A. flavipes	9,7	11,8
cinereophila-fusca	X			A. cinereophila	7,5	9,1
iricolor			X	A. morio	13,7	15,9
lutea			X	A. cinerea	8,6	13,6 (Italien)
sicula	X			A. hesperia	7,8	11,0 (Italien)
lutea			X	A. panurgimorpha	8,0	11,2 (Kreta)
sicula	X			A. hesperia	7,8	8,9 (Kreta)
heldreichii			X	T. berlandi	18,2	12,6
bremifera		X		?	?	9,7
cornuta	X			E. puncticollis	11,0	7,2
umbilicata	X			E. galliæa	10,5	8,0
flavomarginata		X		E. dimidiata	13,8	10,1

** Labellum- und Körperlänge in cm als Durchschnittswert aus ca. 10 Messungen. Labellumlänge gemessen von der Spitze zum Beginn der Narbengrube. Die Größenklassen sind keine absoluten, sondern Relativwerte innerhalb einer Verwandtschaftsgruppe. A=Andrena, E=Eucera, T=Tetralonia.

Tabelle V. Identische Bestäuber (Andrena spp.) mit Kopf (K)- und abdominaler (A) Bestäubung bei syntoper Verbreitung

Bestäuber	Ophrys (K)	Ophrys (A)	Ort
A. nigroaenea	sphegodes	nigroaenea-fusca	S.Europa
A. nigroaenea	sphegodes	sitiaca	Kreta
A. morio	incubacea	iricolor	Sardinien
A. morio	transhyrcana	iricolor	Zypern
A. thoracica	panormitana	florentina-fusca	Sizilien
A. florentina	panormitana	florentina-fusca	Sizilien

Tabelle VI. Identische Bestäuber mit Kopf (K)- und abdominaler (A) Bestäubung bei allopatrischer Verbreitung

Bestäuber	Ophrys(K)	Ophrys(A)	Ort
<i>Andrena morio</i>	<i>incubacea</i>		SW. Europa
<i>A. morio</i>		<i>iricolor</i>	östl. Mittelmeer
<i>A. flavipes</i>		<i>flavipes-fusca</i>	S. Europa
<i>A. flavipes</i>		<i>funerea</i>	Sardinien
<i>A. flavipes</i>		<i>obaesa</i>	Sizilien
<i>A. flavipes</i>		<i>israelitica</i>	Naher Osten, Zypern, Naxos
<i>Colletes cunicularis</i>	<i>integra</i>		S. Frankreich
<i>C. cunicularis</i>	<i>archipelagi</i>		S. Italien
<i>C. cunicularis</i>	<i>exaltata</i>		Sizilien
<i>C. cunicularis</i>		<i>Colletes-fusca</i>	S. Spanien
<i>Melecta tuberculata</i>	<i>cretica</i>		Rhodos, Kreta
<i>M. tuberculata</i>	<i>kotschy</i>		Zypern
<i>Xylocopa iris</i>	<i>spruneri</i>		Griechenland, Kreta
<i>X. iris</i>	<i>sipontensis</i>		S. Italien
<i>Chalicodoma parietina</i>		<i>atlantica</i>	S. Spanien
<i>C. parietina</i>	<i>bertolonii</i>		Italien
<i>C. parietina</i>	<i>ferrum-equinum</i>		Griechenland
<i>Tetralonia berlandi</i>	<i>apulica</i>		S. Italien
<i>T. berlandi</i>	<i>heldreichii</i>		Kreta
<i>T. berlandi</i>	<i>episcopalis</i>		Kreta
<i>Eucera dimidiata</i>	<i>tenthredinifera</i>		Kreta
<i>E. dimidiata</i>	<i>flavomarginata</i>		Zypern
<i>E. nigrescens</i>	<i>scolopax</i>		S. Frankreich
<i>E. nigrescens</i>	<i>parvamaculata</i>		S. Italien

Bottle-necks in establishment and survival of small populations of orchids in Western Europe

J. H. WILLEMS

Introduction

The dynamics in the appearance and disappearance of orchid populations in Western Europe cannot be understood without some knowledge of the agricultural history and the present developments in the mainly man-made landscape in this part of the world.

The felling of large parts of the primeval forest in Western Europe, which started already some 6,000 years ago, created new possibilities for wildlife adapted to open, treeless habitats. Many plant species adapted to the open areas of Southern and Eastern Europe invaded these newly created sites, among them a number of orchids.

Open areas with different ecological conditions and covered by various types of grassland played an important role in the former agricultural economy, for example as common grazing ground for livestock or as moist meadow for fodder during winter time. These semi-natural grasslands consisted of assemblages of a number of plant species from different areas and habitats. This grassy vegetation was fairly constant in species composition over large areas of Western Europe. The local variation in edaphic and climatological conditions mainly determined their variation in species assortment. As a rule, these grasslands were very rich in species. These unmanured grasslands were a natural, fairly constant food resource for many centuries, although the productivity was not very high. The important role of such grasslands in the agricultural economy ceased almost completely in the course of the first half of this century in the greater part of continental Western Europe as a consequence of revolutionary changes in agricultur-

al practices. Especially the widespread application of artificial fertilizer had an enormous impact on these former natural resources. The increased productivity of the grasslands caused a dramatic decrease in species richness (WELLS 1974, ELLENBERG 1978, WILLEMS 1980).

At present, species-rich grasslands are almost exclusively encountered in nature reserves, when managed in an appropriate way. Many plant and animal species have become rare or nearly extinct as a consequence of the rapid changes in the countryside. In this paper the impact of the developments in agronomy on orchid populations will be considered. The following questions will be addressed:

- What are the consequences of the present day situation in the landscape with respect to establishment and survival of orchid populations?

- Are there real chances for the long-term survival of newly established orchid populations?

In this perspective it is important to take into account some characteristic aspects of the life histories of orchids.

Aspects of different life histories of orchids

Based on the relatively few demographic studies on indigenous Orchid species available, it can be stated that vegetative multiplication does not, in general, play an important quantitative role in the population dynamics of the western European terrestrial orchids. Perhaps *Hemimium*

monorchis can be considered a species in which vegetative multiplication by stolons plays a substantial role in the origin of new individuals in a population (GRUBB 1990, REINHARD et al. 1991). However, clonal growth by ramets does not have any direct importance in the long-distance dispersal of Orchid species (WELLS 1967, HUTCHINGS 1990, WILLEMS 1991).

New individuals of orchids plants originate for the greater part from seeds produced by mature plants. It is a well-known feature that orchid seeds are very light in weight and surrounded by tissue structure which enables them to be dispersed by the wind over quite long distances (HARPER et al. 1970). Seed production per individual plant can be very high and sometimes consists of thousands of seeds per inflorescence (ZIEGENSPECK 1936).

Seed dispersal and germination response

In general, seed dispersal can be divided into three different ranges:

1. very short distance (<50 cm from the seed source)
2. medium distance (up to c. 100 m)
3. long distance dispersal (>100 m)

When a seed reaches the soil surface at a short distance from the mature plant, conditions for germination and establishment are often appropriate and the new individual contributes to the local population. Short distance dispersal often leads to clusters of plants in a population, as shown in a demographic study on *Orchis simia* in The Netherlands. Within this population a substantial proportion of the seedlings were found at a distance of less than 25 cm from the main seed producing specimen (WILLEMS 1991).

Medium distance dispersal contributes mainly to the existing local population since this distance is within the range of pollen transport by insects (KWAK, pers.comm. in: WILLEMS 1991).

Long distance dispersal means, in general, the

possibility of a new population. The airborne seeds have to reach an appropriate site where the conditions are in favour of germination, including the right fungus, in order to set up a new population. The fate of these airborne seeds is very uncertain and no information is available on the amount of seeds dispersed over the different distances.

After germination of an orchid seed a period of underground development of a protocorm starts. The duration of this period principally depends on the species and may vary from one or two years (HUTCHINGS 1987), to three years or more (ZIEGENSPECK 1936, WILLEMS 1991). This period can be seen as a bottle-neck in the process of establishment a population has to go through because of the many internal and external factors determining the fate of the developing protocorm (ZIEGENSPECK 1936, HUTCHINGS 1989). It is very likely that the chance of survival decreases as the duration of this underground stage increases (Fig. 1).

Sparse data illustrate that long distance dispersal sometimes means several hundreds of kilometres. For example, a single flowering plant and two vegetative rosettes of *Orchis simia* were found in a dune area in Yorkshire, more than 250 km north of the nearest site of this species in Great Britain, the Thames valley, west of London (CRACKLES 1975). In 1905 one flowering specimen of the same species was found in the dunes near The Hague, The Netherlands (KOPS 1911). This was approximately 200 km north-west of the nearest continental population at that time, the Belgian part of the St. Pietersberg area, a few kilometres south of Maastricht (VAN ROMPAEY & DELVOSALLE 1972). In 1972 again one flowering specimen of *Orchis simia* was encountered in The Netherlands, this time in Zuid-Limburg, about 140 km north of the nearest populations consisting of some hundreds of plants in the upper valley of the River Meuse in southern Belgium and northern France (VAN ROMPAEY & DELVOSALLE 1972). This newly-found population is situated at a distance of but 5 km from a small artifi-

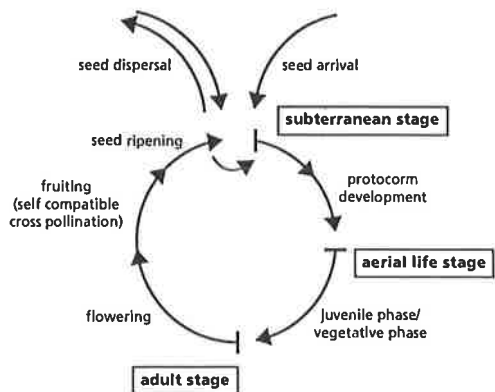


Figure 1. Generalized diagram of the life cycle of orchids. For further explanation see text.

cial population of this species in an "Orchid Garden" (DIEMONT 1969). However, the phenotype of the specimen of the newly-discovered population is considerably different from the plants growing in this garden. The origin of the new Zuid-Limburg specimen is unknown (WILLEMS 1982).

There are similar examples of newly established populations consisting of only a single specimen far away from existing populations. For instance, a single plant of *Ophrys apifera* was found in 1988 in the Dutch dune area south of Zandvoort, c. 25 km west of Amsterdam (KAPTEYN DEN BOUMMEESTER 1990). The distance to the nearest population of this species, the Delta area in the south-western part of the country, is about 75 km and to a small artificial population in the dunes on the former island of Voorne, about 60 km (KREUTZ 1987). It is a striking feature that in the harbour area west of Amsterdam several large populations of *Ophrys apifera* have been found in the past few years. Most of these populations exist on man-made sandy habitats, originating from sand pumped up from deep (> 10 m) sub-soil layers (DEKKER 1991).

It is remarkable that another Orchid species,

also rare in The Netherlands, was met with in the Amsterdam area in recent years, viz. *Anacamptis pyramidalis*. In 1990 two small populations, consisting of 1 and 4 plants respectively, were found in the western harbour area and one population at Schiphol Airport (DEKKER 1991). All these newly-founded populations are situated at a distance of at least some tens of kilometres from the nearest population of this species in the dune area at Wijk-aan-Zee (STERK 1976, KREUTZ 1987).

The establishment of *Anacamptis pyramidalis* in the Amsterdam area followed an expansion of this species in the Delta area of the Province of Zeeland in the eighties. *Anacamptis pyramidalis* was found at three different sites in Zeeland, and in all cases in only one flowering specimen, viz. at Schouwen in 1981 (VAN LEEUWEN, in: KREUTZ 1987), Terneuzen in 1982 (HOFFMANN 1983) and Walcheren in 1986 (JOZIASSE 1986).

Seed arrival and germination conditions clearly are bottle-necks in the establishment of new orchid populations. Species characteristics are of conclusive significance in the eventual increase in individuals of a population after the establishment of a single plant at a distance of more than a hundred meters from other individuals of the same species. If such a plant is genetically isolated from specimens of the same species, and thus pollen exchange must be ruled out, a species has to be autogamous to develop a larger population.

Juvenile stage

Before flowering an orchid plant has an above ground life stage which also varies in duration from species to species. In this period an amount of carbohydrates has to be built up by a rosette of yearly increasing size before the mature stage of flowering can be realised. This process can take several years and depends both on the species involved and on the habitat conditions. External influences, like herbivory of the leaves by rabbits, slugs, snails, etc. can in-

crease the number of years at the juvenile stage (WILLEMS 1982, WELLS & COX 1991).

The fate of the developing plant highly depends on the time span between seed germination and plant maturity. The risk of death will increase with the duration of this stage (Fig. 1).

For short-lived species, like *Ophrys sphegodes*, seed production can start within two years after germination of an individual (HUTCHINGS 1987). This is in contrast to the time between germination and seed production in a species like *Spiranthes spiralis*, which can take more than 10 years (ZIEGENSPECK 1936, WILLEMS 1989). If a plant is the only one of a newly-established population, the fate of the population completely depends on one single specimen. This is another bottle-neck in the process of permanent population establishment.

Information on the life history of species can be obtained almost exclusively from long-term studies on the demography of species in which the fate of individual plants is recorded at least once a year (WELLS & COX 1991). Aiming at rare plant species conservation, it is a serious lack in our knowledge of orchid ecology that even elementary details on the life history of most of the West European species are unknown at present (WELLS & WILLEMS 1991).

The differences in life history can probably explain the differences in abundance of orchid species in Western Europe. For instance, *Ophrys apifera* was, before 1950, mainly found in the south-west part of The Netherlands and in the extreme south-east part, Zuid-Limburg. These areas can probably be seen as the main seed sources of the many newly-founded populations which originated after that given year. Populations consisting of one as well as of tens of specimens were met with in a broad variety of biotopes after 1950: soil deposits in industrial areas, chalk grasslands, moist roadside verges, dikes along canals, abandoned quarries, waste soil deposits, etc. (ZIEGENSPECK 1936, LOTEN 1989, WELLS & COX 1989, DEKKER 1991, KREUTZ 1992). This means that germination conditions, including the appropriate fungal symbiont, are favourable for this species in a wide range of biotopes. The quality of being

autogamous enables the pioneer specimen to multiply in a generative way. Besides, the time between germination and flowering of a plant is only a few years (WELLS & COX 1989). Due to these qualities of the species large populations of *Ophrys apifera* can be built up within a few years at large distances from existing populations.

This is in clear contrast to the closely related species *Ophrys insectifera*, which has never been met with in newly-founded populations in The Netherlands outside the areas where this species has occurred already for a very long time, the Province of Zeeland and Zuid-Limburg (MENNEMA et al. 1980). Dispersal limitation is not exceptional in the indigenous orchids, because this is also characteristic for species like *Orchis ustulata*, *Orchis mascula* and *Orchis purpurea* (MENNEMA et al. 1980, KREUTZ 1987). Because of the incomplete information on the life history of these species, no explanation can be offered for this phenomenon. This is in contrast to a species which shows the same behaviour, *Spiranthes spiralis*, of which no new populations have been encountered in The Netherlands during the last decades. This species, however, has been subject to detailed studies on ecology and life cycle (WELLS 1967, 1981, WILLEMS 1989).

Spiranthes spiralis is restricted to only two sites in The Netherlands, out of about 50 before 1950 (MENNEMA et al. 1980). These remaining sites are situated in the same areas as mentioned for *Ophrys apifera*, before 1950, viz. the south-eastern part of the country and Zuid-Limburg. Both populations have already been known since the beginning of this century. During recent years the number of flowering plants at both sites may have reached thousands and hundreds, respectively each year. Seed production in this species is, in general, rather good: on average 20-50% of the flowers produced seed capsules. Despite these enormous seed sources and the very long period of seed production, no new populations of this species have so far been recorded, neither in the vicinity of the known sites nor elsewhere in The Netherlands, so far. Considering the ecological conditions of

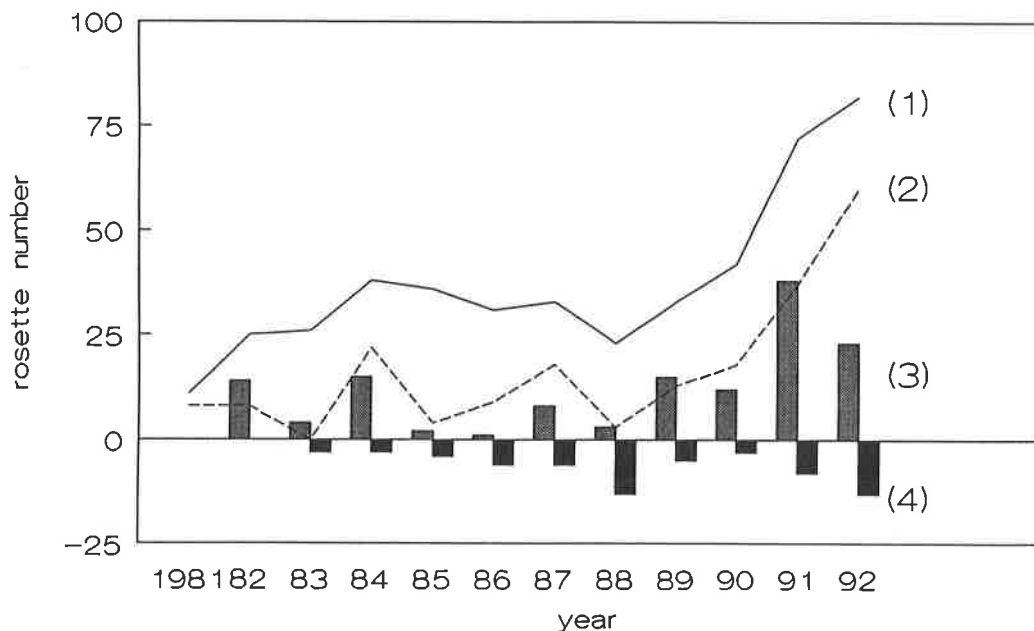
the former and present sites, it is very probable that suitable habitats are present in The Netherlands. However, it may be that the increased activities in the present landscape, compared to the former agro-pastoral countryside, are responsible for hampering the start of new populations of *Spiranthes spiralis*. The management conditions of a suitable site have

Figure 2. Population dynamics of *Spiranthes spiralis* in a permanent plot (8 x 8m) at one of the two remaining sites in The Netherlands, Zuid-Limburg, 1981 - 1992. Management of the site changed in 1980. The increase in rosette number during the starting phase of the monitoring is artificial and due to the fact that non-flowering specimens are hard to find as new individuals. From 1989 onwards a steady increase in rosette number, (2) number of inflorescences, (3) new plants, and (4) dead plants. See text for further explanation.

to be very stable during at least a period of 10-20 years, taking into account the period between germination and maturity of this species. This is not even the case in most of the nature reserves in this country, since the management of the latter often has to be adjusted according to external influences, e.g. eutrophication by atmospheric nitrogen input (VAN DAM 1990). The long-lasting life history of *Spiranthes spiralis* in combination with the continuous changing of the landscape is probably the reason for the lack of newly founded populations.

The problem in re-colonisation capability of *Spiranthes spiralis* is also recorded in the district of Saxony, Germany, where the species occurred previously at several sites. However, after extinction in the early twenties of this century, *Spiranthes spiralis* has never been met with again as a newly-founded population elsewhere in this region (RIETHER 1986).

However, based on the detailed information of the phenology of *Spiranthes spiralis*, presented



by WELLS (1981), the management at the Zuid-Limburg site has been changed in favour of the existing population of this species from the beginning of the eighties onwards. This resulted in a solid increase in plant numbers some ten years later (Fig. 2).

This means that this population, which was rapidly approaching extinction at the end of the seventies, has been secured for the future basically as a result of demographic and phenological research which was the starting point for a newly introduced management of the site (WILLEMS 1990, KREUTZ 1992).

Seed production

The dramatic variation in the number of flowering individuals from year to year as exhibited by most of the orchid species in Western Europe, suggests a parallel variation in seed production (STERK 1976, WELLS 1981, WILLEMS 1989, 1991, TAMM 1991). Seed production can be a limiting factor not only for the establishment of new populations, but also for the survival of existing ones (Fig. 1). In this respect, another important factor has to be taken into account, viz. the pollinating insects. Especially in small or isolated populations near the border of the distribution area, this can be another bottle-neck in both the maintenance of the local population and in the establishment of new ones.

The number of flowers and flowering stalks can be determined by the climatological conditions in a period previous to the flowering season as proven for *Ophrys apifera* in England by WELLS & COX (1989). Many other statements in literature on this "hot spot" in orchid population dynamics, are often only speculations or correlations without any causal relationship.

The different impact of climatological conditions means that favourable conditions for flower realisation do not necessarily include good pollination conditions during flowering or seed ripening afterwards. For instance, calculations in the population of *Spiranthes spiralis* in Zuid-Limburg showed more swollen seed capsules in a year moderately favourable for flowering than in a

year in which the flowering percentage was much higher (Table 1).

Finally, weather conditions, too, have to be favourable during the period of seed ripening and dispersal of seeds, otherwise all previous efforts in a population can be considered to be in vain.

Not much is known about the efficiency of visiting insects and the pollen distribution within and between small populations of orchids often existing in Western Europe near the border of their distribution area. Yet, from a theoretical view-point of genetic differentiation in small isolated populations it can be of great importance for the long-term survival of these populations (FRANKLIN 1980).

After seed set and the ripening of the seed, the dispersal can take place. From the numerous seeds which can be produced by an inflorescence, only a few if any will contribute to the local population, and very rarely to the origin of a new population.

During the last decades the area of suitable habitats has been tremendously decreased by all sorts of modern developments in agricultural economy. The survival of existing populations and extension of the distribution area of orchids by sufficient seed production is, at present, strongly dependent on nature reserves and the appropriate management of these sites.

The restricted number of suitable habitats in combination with the often small and isolated areas can also be considered a bottle-neck in the establishment and survival of orchid populations in Western Europe.

Concluding remarks

The Orchidaceae have probably received more attention from man than any other family within the plant kingdom already from the very early beginning of botanical activities. This is not only due to the very high number of plant species belonging to this family, but also to the often bizarre shape of the flowers and the almost endless variation in life history and ecology of the species involved. In spite of the ample research

carried out on many species, a lot of apparently simple questions on life histories and ecology of species indigenous to western Europe remain unanswered. Much of this information is of great importance in order to develop measures aiming on the preservation of small and/or rare orchid populations. For example, for most species it is unknown for how many years the underground stage of protocorm development lasts. Also the life span of almost all of these orchids is not known, and the same holds for the insight in the age structure of almost all existing populations. Yet, these basic data have to be the starting-point for an appropriate management of the habitats in which the species occur.

Considering this, one has to keep in mind that the behaviour of populations of orchids of the same species may vary considerably depending on the location within their distribution area (WILLEMS 1989).

Data recording has to be extended further than the yearly counting of only the flowering plants of a population. The numbers of flowering plants have been frequently considered as being the whole population. This often explains the surprisingly high "year-to-year variation" in the proportions of an orchid population. Even the recording once a year of all individuals present above ground in a population is not always appropriate to get an entire knowledge of the population structure. Depending on variable climatological conditions of a given year, it can be necessary to carry out census of all individual plants more than once and not only during the flowering season (WELLS & COX 1989).

Appropriate information on the population dynamics of orchids can be obtained by recording the fate of individual plants during a considerable number of years in succession. Especially the study of small or newly-founded populations consisting of only one or a few individuals and spread over the greater part of Europe may be a very rich source of informative and useful data on the ecology, life history, life span and germination conditions of the native species. Therefore, a network of detailed and long-term monitoring of a number of orchids has to be

established by both professional and non-professional botanists. This would develop the right management of the orchid sites aiming at preservation of these species in the future.

Besides, results obtained by such a research program would be of significant scientific interest of which the consequences can be of wider interest than plant ecology. Such a network can be an almost ideal instrument in indicating environmental changes caused by the present industrial society, like the predicted change in climate. A starting point for such a cooperative network of research workers is already available (WELLS & WILLEMS 1991).

As a consequence of the change in the agricultural economy resulting from the tremendous over-production by the European Common Market countries, possibilities for wildlife, includ-

1,2. *The same specimen of Orchis simia, the original "mother plant", of the newly-founded population in Zuid-Limburg in 1978 (left) and 1990 (right). The difference in flowering performance is obvious.*

3. *Herminium monorchis in a chalk grassland near Lac-du-Chalain in the French Jura (1974). This part of the population shows a distribution of the flowering rosettes which is related to the clonal multiplication, characteristic for this species.*

Figs. 4-8, see Claessens & Kleyne pages 108-109.

4. *Epipactis purpurata (cross-section of ovary).*

5. *Epipactis microphylla (longitudinal section of flowers).*

6. *Epipactis muelleri (longitudinal section of flowers).*

7. *Epipactis leptochila (longitudinal section of flowers).*

8. *Epipactis phyllanthes (longitudinal section of flowers).*



1



2



3



4



5



6



7



8

ing orchids, may be increased in these countries in the near future.

For this reason too, it is necessary to know more about the ecology and life history of the West European orchid species to increase the possibility of the establishment of orchids in abandoned arable fields. To obtain this information is an important task for both professional and non-professional botanists.

Summary

Most of the habitats favourable for orchids in the West European lowlands originate from semi-natural vegetation which once played an important role in traditional agriculture. Nowadays a number of these habitats is preserved in nature reserve areas and require management. In spite of this, organisms especially sensitive to environmental changes, like orchids, often show a surprising decline in population size.

To enhance the chance of long-term survival of orchids, more information is urgently needed concerning their ecology and life-history in general, as well as on detailed demographic processes of populations. Research must include at least a number of threatened species on localities spread all over Europe in order to unravel both the mechanisms limiting the increase of individuals in a population and the establishment of new populations elsewhere.

Therefore, a network of research about threatened species should be established in Europe in which individual orchid plants will be monitored at least once a year during a number of years. To start such a network is a challenge for both professional and non-professional botanists for the future.

Samenvatting

De meeste orchideeënbiotopen in het Westeuropese laagland zijn uit half-natuurlijke vegetaties ontstaan, die eens een belangrijke rol in de traditionele landbouw speelden. Een aantal van deze biotopen wordt in natuurreservaten in stand gehouden en heeft een vorm van

beheer nodig. Desondanks vertonen organismen die erg gevoelig voor milieuveranderingen zijn, zoals de orchideeën, vaak een verrassende afname van de populatiegrootte.

Om de kans op overleving op langere termijn te vergroten is meer informatie nodig over de ecologie en levensgeschiedenis van de orchideeën in het algemeen en over de demografische processen in populaties in het bijzonder. Het onderzoek moet zich tenminste bezighouden met een aantal bedreigde soorten op groeiplaatsen verspreid door heel Europa om de mechanismen te ontrafelen die zowel de toename van het aantal individuen in een populatie beperken als de vestiging van nieuwe populaties elders.

Daarom zou er een onderzoeksnetwerk voor bedreigde soorten moeten komen, waarbij individuele orchideeën tenminste éénmaal per jaar gedurende een aantal jaren onderzocht worden. Het starten van zo'n netwerk is in de toekomst een uitdaging voor zowel professionele als niet-professionele botanici.

Zusammenfassung

Die meisten Orchideenbiotope in der westeuropäischen Tiefebene sind aus halb-natürlichen Vegetationen entstanden, die einst eine wichtige Rolle in der traditionellen Landwirtschaft spielten. Eine Anzahl dieser Biotope wird heutzutage in Naturschutzgebieten instand gehalten und bedarf der Pflege. Trotzdem läßt sich oft bei Organismen, die äußerst empfindlich gegen Änderungen ihrer Umwelt sind, wie Orchideen, ein erstaunlicher Rückgang der Populationsgröße feststellen.

Um den Orchideen bessere Aussichten auf eine langfristige Überlebung zu bieten, braucht man dringend mehr Information über ihre Ökologie und Lebensgeschichte im allgemeinen und über die demographischen Prozesse in den Populationen insbesondere. Die Forschung muß sich wenigstens mit einer Anzahl bedrohter Arten an Standorten durch ganz Europa beschäftigen, um die Mechanismen zu entwirren, die sowohl die Zunahme der Individuen einer Population beschränken als auch die Gründung neuer Populationen anderswo.

Deshalb sollte ein Forschungsnetz für bedrohte Arten aufgebaut werden, in dessen Rahmen während einer Reihe von Jahren individuelle Orchideenpflanzen wenigstens einmal jährlich untersucht werden. Der Aufbau eines solchen Netzes wird in Zukunft eine Herausforderung für sowohl professionelle als auch nicht-professionelle Botaniker sein.

References

- BOBBINK, R. & WILLEMS, J.H. (1987): Increasing dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in chalk grasslands: a threat to a species-rich ecosystem. *Biol. Cons.* 40: 301-314.
- CRACKLES, E. (1975): The Monkey orchid in Yorkshire. *The Naturalist* 932: 25-26.
- DEKKER, H. (1991): Orchideeën in het westelijk havengebied van Amsterdam. *Eurorchis* 3: 54-58.
- DIEMONT, W.H. (1969): Zehn Jahre Freilandkultur einiger einheimischer Orchideen im Gerendal, Niederländisch Limburg. *Vegetatio* 18: 330-347.
- ELLENBERG, H. (1978): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 2. Aufl. Stuttgart.
- FRANKLIN, I.R. (1980): Evolutionary change in small populations. In: M.E. Soulé & B.A. Wilcox (eds.) *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Publishers, Sunderland. pp. 135-150.
- GRUBB, P. J. (1990): Demographic studies on the perennials of chalk grassland. In: S.H. Hillier et al. (eds.) *Calcareous grasslands. Ecology and Management*. Bluntisham Books, Bluntingham, U.K. pp. 93-99.
- HARPER, J.L., LOVELL, P.H. & MOORE, K.G. (1970): The shapes and sizes of seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 327-356.
- HOFFMANN, M. (1983): *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich. in Zeeuws-Vlaanderen gevonden. *Gorteria* 11: 211-212.
- HUTCHINGS, M. J. (1987a): The population biology of the early spider orchid, *Ophrys sphegodes* Mill. A demographic study from 1975 to 1984. *Journal of Ecology* 75: 711-727.
- HUTCHINGS, M. J. (1990). The role of demographic studies in plant conservation: the case of *Ophrys sphegodes* in chalk grassland. In: S.H. Hillier et al. (eds.) *Calcareous grasslands. Ecology and Management*. Bluntisham Books, Bluntingham, U.K. pp.106 - 111.
- JOZIASSE, H. (1986): Hondskruid (*Anacamptis pyramidalis*) op Walcheren. *Natura* 83: 275-276.
- KAPTEYN DEN BOUMEESTER, D.W. (1990): Nieuwe orchideeën vondsten in de Amsterdamse Waterleidingduinen. *Eurorchis* 2: 155-157.
- KOPS, J. (1911): *Flora Batava*, Volume 23, Fig. 1772. Nijhoff, Den Haag.
- KREUTZ, C.A.J. (1987): De verspreiding van de inheemse Orchideeën in Nederland. Thieme, Zutphen.
- KREUTZ, C.A.J. (1992): *Orchideeën in Zuid-Limburg*. Stichting Uitgeverij K.N.N.V., Utrecht.
- LETEN, M. (1989): Distribution dynamics of Orchid species in Belgium: past and present distribution of thirteen species. *Mém. Soc. Roy. Bot. Belg.* 11: 131-155.
- MENNEMA, J., QUENÉ-BOTERENBROOD, A.J. & PLATE, C.L. (1980): *Atlas van de Nederlandse Flora*. I. Kosmos, Amsterdam.
- REINHARD, H.R., GÖLZ, P. PETER, R. & WILDERMUTH, H. (1991): *Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete*. Fotorotar AG, Egg.
- RIETHER, W. (1986): Überblick über die Verbreitung, Bestandsentwicklung und Gefährdung der Orchideen in den drei sächsischen Bezirken Leipzig, Karl-Marx-Stadt und Dresden. *Mitt. Arbeitsk. Heimische Orchideen (DDR)* 15: 25-57.
- ROMPAEY, E. & DELVOSALLE, L. (1972): *Atlas van de Belgische en Luxemburgse Flora*. Nationale Plantentuin van België, Brussel.
- STERK, A.A. (1976): *Anacamptis pyramidalis* bij Wijk-aan-Zee. *Gorteria* 8: 1-11.
- TAMM, C.O. (1991): Behaviour of some orchid populations in a changing environment:

- observations on permanent plots, 1943-1990. In: T.C.E. Wells & J.H. Willems (eds.) Population Ecology of terrestrial Orchids. S.P.B. Academic Publishing, The Hague. pp. 1 - 14.
- VAN DAM, D. (1990): Atmospheric deposition and nutrient cycling in a chalk grassland. Thesis, Utrecht University.
- WELLS, T.C.E. (1967): Changes in a population of *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. at Knocking Hoe National Nature Reserve, Bedfordshire 1962-65. *Journal of ecology* 55: 83-99.
- WELLS, T.C.E. (1974): Grasslands and their history. In: E. DUFFEY ET AL. (eds.) Grassland Ecology and Wildlife Management. Chapman and Hall, London. pp. 1-40.
- WELLS, T.C.E. (1981): Population ecology of terrestrial orchids. In: H. Synge (Ed.) The Biological aspects of rare plant conservation. Wiley & Sons, Chichester. pp. 281-295.
- WELLS, T.C.E. & COX, R. (1989): Predicting the probability of the bee orchid (*Ophrys apifera*) flowering or remaining vegetative from the size and number of leaves. In: H.W. Pritchard (ed.) Modern methods in Orchid conservation. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 127-140.
- WELLS, T.C.E. & WILLEMS, J.H. (1991): Population Ecology of terrestrial Orchids. S.P.B. Academic Publishing, The Hague.
- WILLEMS, J.H. (1980): Limestone grassland in North-West Europe. Thesis, Utrecht University.
- WILLEMS, J.H. (1990): Meerjarige populatiestudie aan inheemse orchideeën. *De Levende Natuur* 91 (5): 134-139.
- WILLEMS, J.H. & BIK, L. (1991): Long-term dynamics in a population of *Orchis simia* in The Netherlands. In: T.C.E. WELLS & J.H. WILLEMS (eds.) Population Ecology of terrestrial Orchids. SPB Academic Publishing, The Hague. pp. 33-45.
- ZIEGENSPECK, H. (1936): Orchidaceae. In: O. von Kirchner et al. (ed.). *Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas*. Band 1, Abt. 4. Ulmer Verlag, Stuttgart.

Table 1 *Spiranthes spiralis*, South-Limburg, NL.

Year	1987	1990
Flowering Plants:		
Total rosette number	33	41
Number of inflorescences	18	18
Flowering percentage	54	44
Flowers and seed capsules:		
Number of flowers	244	231
Flowers/inflorescence	14 (9-23)	13 (10-24)
Number of capsules	62	107
Capsules/inflorescence	3.4 (0-16)*	5.9 (4-17)
Capsule percentage	24 (0-84%)	49 (17-95%)

*) 50% of the inflorescences without seed capsules.
4 rosettes (12%) produced 42 seed capsules (68%).

Serial observations on the size of European orchid populations: a technical report on a preliminary survey

Leo VANHECKE

Introduction

It is well known that many orchid species do appear (very) irregularly and that the size of orchid populations¹ can fluctuate to a large extent (see: WELLS & WILLEMS 1991). Information on that matter however is still scarce and is scattered throughout orchid literature. Apart from more or less specific reports and publications on this subject other relevant information can be found in the spin-off of demographic studies (see: HUTCHINGS 1987a,b, TAMM 1948,1972, WELLS & WILLEMS 1991), as well as marginal items in various other types of publications (such as SUMMERHAYES 1951, KREUTZ 1981).

Studies on the behaviour in time of orchid populations are relatively new: 80% of them were published after 1980, 70% even after 1985. So apparently we are just in the beginning of what seems to become a fast developing new sport of orchidology. No doubt the continuous regression of most orchid species in the whole of Europe is at least partly responsible for this growing interest in the behaviour of individuals and populations of orchids. A better knowledge of the biology of these species and of their reactions to environmental conditions might at least in some cases make the difference between survival or loss.

I have tried to put together into one table as much technical information as possible on the published knowledge of the dynamics of European orchid populations. This table was

originally designed for personal use only, namely as a frame to fit in my own observations on *Dactylorhiza praetermissa*. However, many people recently started serial observations on orchid populations, or intend to do so, and the table may contain some useful information for them too, as a short-cut to existing information, and permitting them to compare their own results with those described in literature. Above all this table must be seen as a first, and certainly not complete, synthesis of the published and currently accessible knowledge on this subject. Many of these contributions on the dynamics of orchid populations are written in small, very locally dispersed periodicals, and it is often hard enough to obtain a copy.

In the following pages, I comment on an analysis made on the general characteristics of that knowledge. The full table itself is to long to be included in this paper, but can be obtained on a simple request.

Methods

First I have screened Willing's bibliographies on European orchid literature (WILLING & WILLING

1) A population is defined here from a practical standpoint, namely as a group of individuals belonging to the same species that occur in a certain locality at a certain time (TER BORG 1979).

1977, 1985 and E. WILLING's semi-annual contributions in the "Mitteilungsblatt Arbeitskreis Heimische Orchideen Baden-Württemberg" and the "Berichte aus den Arbeitskreisen Heimische Orchideen") in order to drain a more specific bibliography on these so-called "time-series". Through correspondance with the authors self additional papers were obtained. This resulted in some 58 publications of 56 authors.

Secondly, these papers were analyzed and the following standardized, "technical" characteristics were systematically noted for each of them: the number of examined populations, the duration (years) of the longest, uninterrupted observation-period, the total number of observation-years, the overall-length of the observation period(s), the maximal, minimal and mean size of the observed populations (transformed into 7 size-classes), the fact whether flowering or/and vegetative individuals were counted, the geographical localization of the observations (countries), the fact whether links with vegetation management or with ecological, climatological or morphological data are discussed, or whether information is given on the spatial distribution of the orchids, and finally, the kind of presentation of the results (presence of tables, graphs, maps etc.). The scientific contents of the papers, biological and other "results" were noted separately, according to a set of keywords. These data are not at discussion here. Subsequently the data on the technical aspects were grouped per species, within the species per publication, and within each publication per observation-series, which gave the full table. More details concerning the elaboration and the use of this table as well as specific comments going with some of the publications are given at the end of the table itself.

The analysis was carried out in 1991, and the limit date of the publications that could be incorporated in the analysis was December, 31, 1990, with the exception of a few papers published in WELLS & WILLEMS (1991) and of which I could dispose already in 1990. No lower limit publication date was fixed. Some rather

important papers have been published in 1991 and 1992 already. I have added them to the full synoptic table (VANHECKE 1992), but they were not taken into account for the analysis. The publications mentioned on Table 1 are those which were used for the analysis.

General comments

Circa 0.8% only of the approximately 7500 titles cited in WILLING's pooled bibliographies (before 1991) were found to contain in one way or another serial observations on the size of orchid populations.

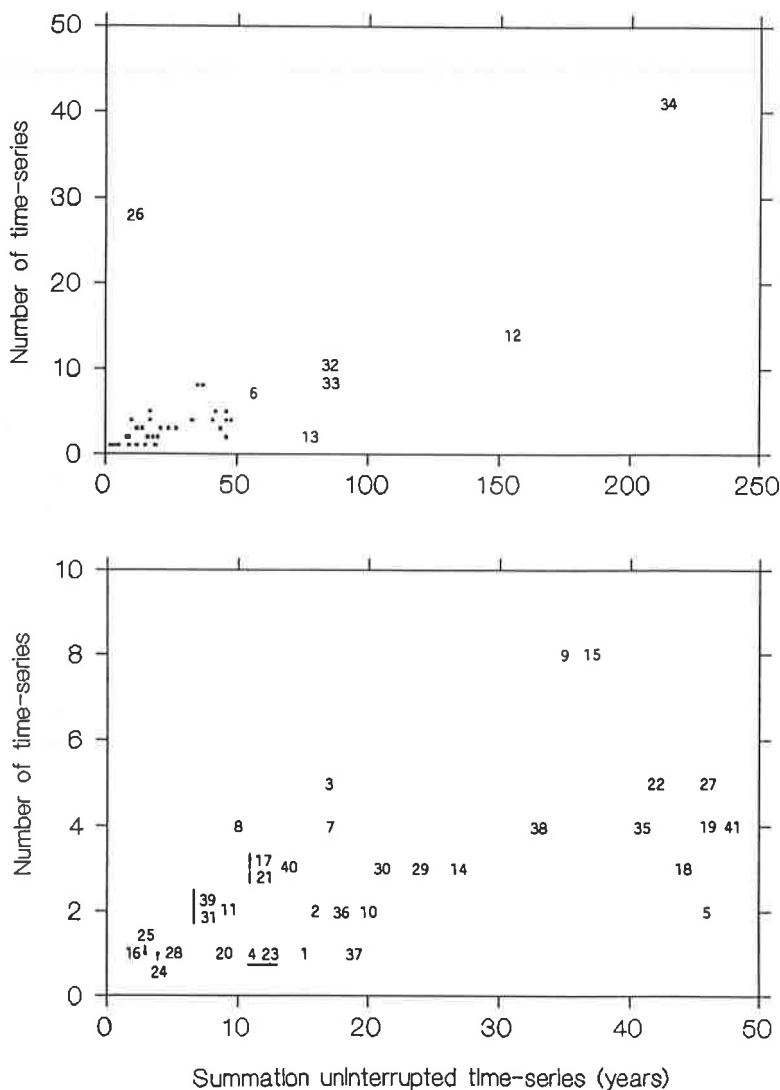
In total 41 European orchid taxa already were the subject of some study on the behavior in time of at least one of their populations: 39 species and two inter-specific hybrids (Table 1). This means that for some 17% of the European orchid species only (species concept according to BUTTLER 1986) such information exists. Among the more important genera (with respect to their number of species) *Epipactis* and *Ophrys* are very poorly represented, *Dactylorhiza*- and *Orchis*-species are most often studied (Table 2).

For 19 out of the 41 taxa, observation-series have been published only in one European country. *Dactylorhiza incarnata* and *Listera ovata*, each with time-series in five countries, and *Orchis mascula* and *Orchis militaris*, each with time-series in four countries, are the most widely studied species. They represent only 10% of the studied taxa; almost three quarters of the 41 taxa were studied in at most two European countries.

Number of time-series per species

The total number of series published before 1991 and inserted in the table of the appendix is 184. For one fifth of the 41 taxa only one series is available: *Aceras anthropophorum*, *Coeloglossum viride*, *Goodyera repens*, *Leucorchis albida*, *Malaxis paludosa*, *Neottianthe cucullata*, *Neottia nidus-avis*,

Figure 1. Number of time-series per taxon versus the total length of the cumulated uninterrupted observation-periods per taxon. Identification of the numbered taxa is possible by using the reference numbers of table 1. a: general survey, b: detail (number of series ≤ 10 , sum observation periods ≤ 50).



Ophrys x hybrida and *Orchis simia*. Even for species that are not so rare at all, such as *Dactylorhiza praetermissa* and *D. purpurella*, *Anacamptis pyramidalis*, *Orchis purpurea* and *Platanthera bifolia*, it seems that only two time-series have been published yet. More than 80%

of the studied taxa is represented by less than 10 series, and only for some 20% of the studied taxa five or more series are published (Figure 1). *Orchis morio* is the best represented with its 37 (!) time-series, a result of a nationally organized inventory program (BÖHNERT & HAMEL 1988).

The 28 series on *Nigritella nigra* of Denmark (BJÖRKBÄCK et al. 1986) perhaps should be considered also as so many independent series, but that was not clear. They were taken here, erroneously perhaps, as more or less separated parts of one and the same population. This kind of problem arises rather regularly, and each time it has been resolved in an arbitrary way. Other examples are those of STAHL (1988) in relation to an *Ophrys apifera*-population, SALMIA (1986) in relation to a *Cypripedium calceolus*-population and RAVNSTED-LARSEN (1990) in relation to an *Orchis purpurea*-population.

Fairly well documented also are *Dactylorhiza sambucina* with fourteen, *Orchis mascula* with ten, *O. militaris* with nine, *Epipactis helleborine*² and *Dactylorhiza majalis* each with eight, and *D. incarnata* with seven time-series.

Length of the time-series

Longer observation periods mostly are characterized by short or long interruptions, or by repeated interruptions. That is why it is useful to distinguish within each time-series between the length of the longest uninterrupted period during which annual observations were performed and the sum of the number of years during which observations were made. In combination with the total length of the observation period the importance of the gaps can be deduced. For species characterized by dynamic population even a gap of one year can be crucial for the interpretation of the results.

The longest uninterrupted series noted among the publications from before 1991 is that of a *Cypripedium calceolus*-population from Denmark with a length of 41 years (POULSEN 1987) (Figure 2). From Sweden some more very long series are known (INGHE & TAMM 1988), namely one of *Dactylorhiza sambucina*, 42 years long, but with an interruption of one year

(longest uninterrupted series 25 years), and a series of 21 years of *Listera ovata*. Other rather long series are those of *Anacamptis pyramidalis*: 28 years (STERK 1976a,b), *Ophrys apifera*: 27 years (KREUTZ 1987), *Himantoglossum hircinum*: 24 years (WAGNER 1988) and 19 years (KÜMPEL et al. 1989), *Spiranthes spiralis*: 20 years (SALKOWSKI 1990) and 17 years (WELLS 1981), *Orchis militaris*: 19 years (FARRELL 1985), *Orchis simia*: 19 years (WILLEMS 1991) and *Ophrys insectifera*: 17 years (HEINRICH 1986).

Averaged over all 184 time-series the mean length of the uninterrupted observation periods attains 7.4 years. This mean value is abnormally high because of the few very long series mentioned above. The value for the median length is 6 years. About 48% of the uninterrupted time-series under consideration last 5 years or less, 21% is maintained for more than 10 years, and 8% only reach a length of 15 years or longer (Figure 3).

Size of the populations

This characteristic has some importance in relation to the degree of difficulty of the fieldwork. Apart from other factors (such as the structure, floristic composition and density of the vegetation and the accessibility and vulnerability of the area) it is the numerical size of the orchid population and the extension of the area it covers that determine most the time needed for the annual registration.

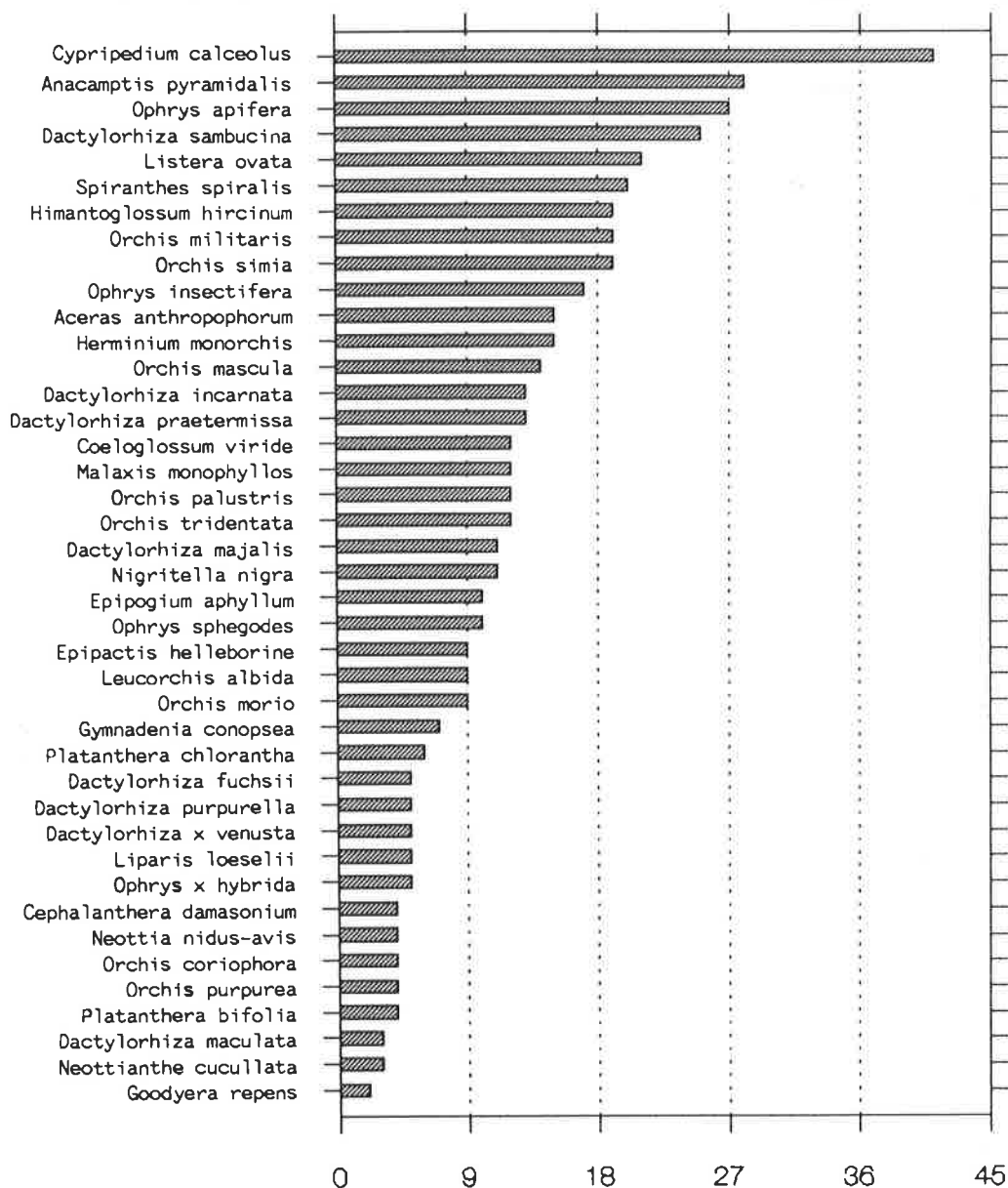
An original classification of seven size-classes was developed in order to fit in all possible population-sizes met in literature (Table 3).

Compared to other existing size-class classifications (such as those used for cartographic purposes) the lower classes are rather wide, but this was unavoidable since the difference in the

2) The paper of LIGHT & MACCONNAILL on a Canadian population of *Epipactis helleborine* (in WELLS & WILLEMS 1991) was not included here.

Figure 2. Longest uninterrupted observation-periods (years) on the size of European orchid populations (based on the publications mentioned in table 1).

Length longest uninterrupted time-series



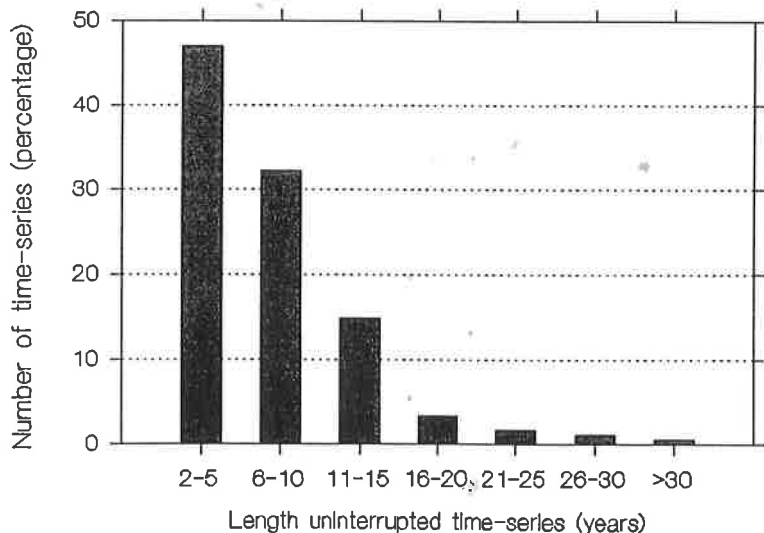


Figure 3. Frequency distribution of the length (years) of the uninterrupted observations-series on the size of European orchids (based on the publications mentioned in table 1).

number of individuals between the smallest and the largest populations is enormous and since the number of classes had to remain workable.

A most important fraction of the 184 time-series (about 80%) was made on small to very small populations (less than 200 individuals; the two lowest size-classes). This is especially apparent when the size of these populations is averaged over the total length of the (uninterrupted) observation period (Figure 4). In only five populations (2.7%) the mean size exceeded 1000 individuals (size-classes V, VI and VII). In comparison to their average size, the maximal size of the populations are shifted somewhat towards the higher size-classes, especially classes V to VII. Nevertheless, even then only two populations attain the highest size-class, one of *Orchis tridentata* (KÜMPEL 1986) and one of *Dactylorhiza praetermissa* (VANHECKE 1988, 1991).

In about 25% of the studied populations the minimal number of individuals was zero, while approximately in 50% of the cases it was limited to class I (1-50 individuals). More interesting perhaps is the range between which the size of the populations fluctuated. It is clear from Figure

5 that 1) a majority of populations (about two thirds of all considered time-series) do fluctuate indeed (at least between two successive size-classes), that 2) the range of the fluctuations can vary from one class to maximal seven classes, and that 3) only the smallest populations (size-classes I-III) sometimes maintain their size-position (or fluctuate at most within the same class). It should be stressed here that this figure can easily be misinterpreted as an example of the decline of the orchids under consideration. In reality the fluctuates are based on expanding as well regressing populations!

There seems to be no evidence at this moment that the occurrence of spectacular fluctuations are limited to the longest time-series alone. BÖHNERT & HAMEL (1988) give evidence of fluctuations between classes VI and II for a series of *Orchis morio* running over five years only. In my own experience with *Dactylorhiza praetermissa*, a population of size VII can fall to zero from one year to another, while the recolonization of the same area with the same species is a gradual process that takes multiple years (VANHECKE 1991). On the other hand some of the longest series show many, but only remark-

Figure 4. Frequency distribution of the size of the orchid populations use for the time-series. Size-classes: I: 1-50 individuals, II: 51-200 individuals, III: 201-500 individuals, IV: 501-1000 individuals, V: 1001-2500 individuals, VI: 2501-5000 individuals, VII: > 5000 individuals. ?: size-class undefinable. MAXSIZE: distribution based on the maximal extension of the populations during their observation periods. MEANSIZE: distribution based on the averaged size of these populations during their observation period. Based on the 184 time-series of table 1.

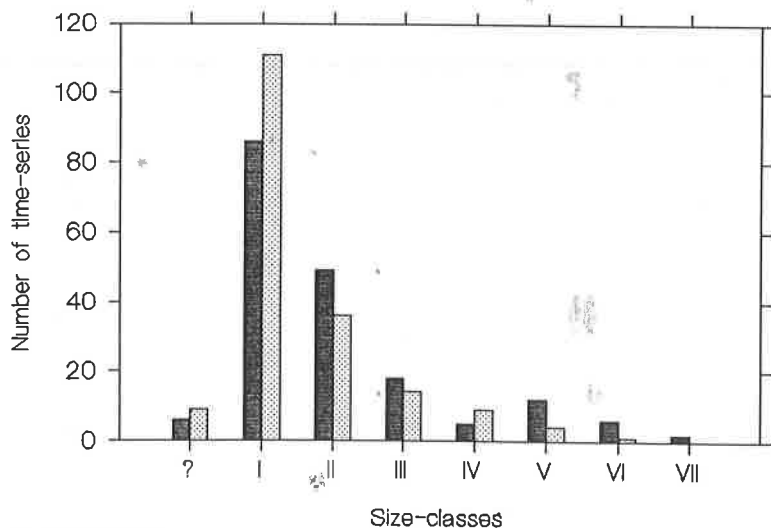
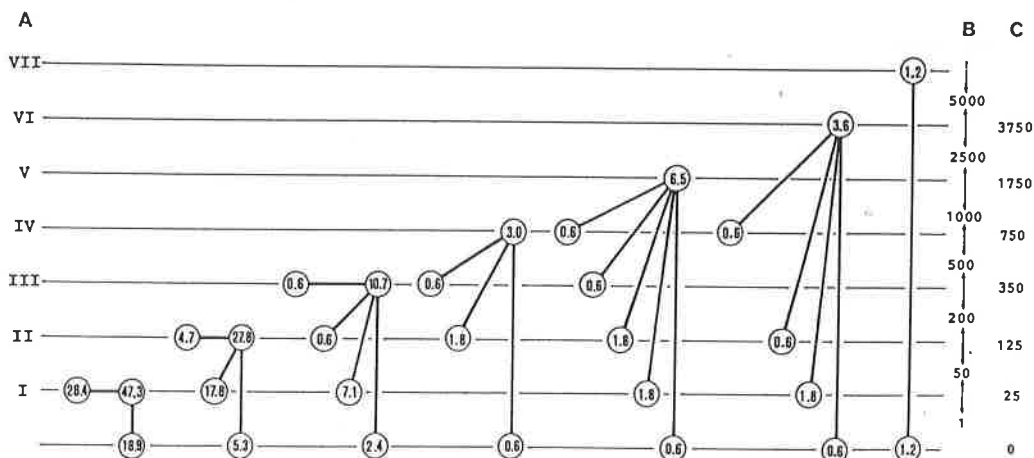


Figure 5. Frequency distribution of the range between which the studied orchid populations fluctuated (Maximal size - Minimal size/). Within the circles: the percentage of the time-series concerned (n=169). For example the case at the extreme left: 18.9 % fluctuates between class I and zero, 28.4 % remains within class I. Together they represent 47.3 % of all considered time-series.



able small fluctuations, as is the case for example with the *Cypripedium calceolus*-population of Denmark (POULSEN 1987), which fluctuates mostly within the same size-class and at most between classes I and III.

Links with other variables

Only some very general remarks will be formulated here, for more detail the full synoptic table should be consulted. The most frequent relations are those with general ecology, vegetation management and climate, rather often in combination with each other. Only in one sixth of the mentioned publications no links at all with any other variable are discussed. In two on five cases these relations are limited to more or less general ecological aspects, but about one quarter of the 184 time-series are linked in one way or another with bad or good nature management. Only one tenth of these studies refer to climatological characteristics. Uncommon are the studies that relate population dynamics to the morphology of the individuals: almost without exception it are studies orientated towards

demography (WELLS 1967, 1981, HUTCHINGS 1987a,b, INGHE & TAMM 1988, WILLEMS 1991). As a general rule this last type of studies are by far the most reliable and give the most elaborated discussions of their results.

Attention is very rarely drawn to the spatial distribution of the individuals (or groups of individuals: densities) within the studied populations, and a fortiori descriptions of the changes of these distribution patterns in successive years are even more scanty (WELLS 1967, DAISS et al. 1988, VANHECKE 1988, 1991, STAHL 1989, PFAU 1990).

Geographical dispersion of the time-series

Some important characteristics of the time-series have already been discussed and were summarized over all series. It is also interesting however to look at the geographical repartition of the time-series within Europe. An overwhelming portion of the 184 time-series were carried out in former eastern Germany. This becomes in particularly clear when all uninterrupted observation periods over all species are summed by country (Figure 6, DDRa). Even when the time-series on *Orchis morio* are omitted (DDRb) this leading position remains unchallenged. It is also reflected by the number of species studied in

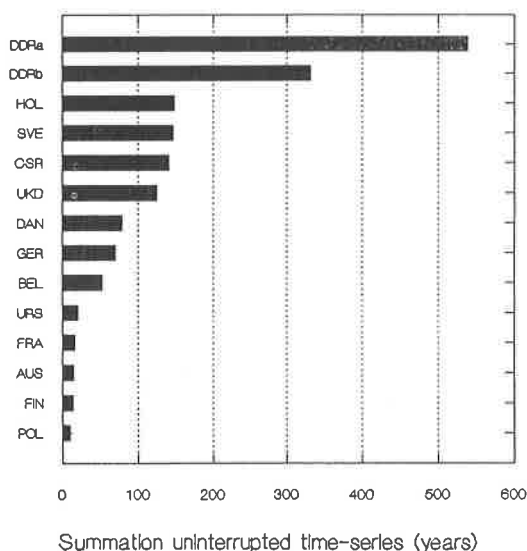


Figure 6. Survey of the effort done in the European countries in relation to serial observations on the size of orchid populations. Total length of uninterrupted time-series cumulated per country over all species and all time-series. AUS = Austria, BEL = Belgium, CSR = Czechoslovakia, DAN = Denmark, DDRa = former German Democratic Republic, DDRb = ibidem (without the time-series on *Orchis morio*), FIN = Finland, FRA = France, GER = former Federal Republic of Germany (before reunion with DDR), HOL = Holland, POL = Polen, SVE = Sweden, UKD = United Kingdom, URS = former Soviet-Union.

the former DDR (18), which is twice as much as those studied in the second "best" countries (Czechoslovakia, Great-Brittain and the former West-Germany, each with nine species). Five of these 18 species were exclusively studied in the DDR and no other European country attained this high degree of "exclusivity". Possibly this remarkable situation was promoted by the very restricted possibilities of travelling abroad for the inhabitants of the former DDR. It is also remarkable that in France almost no and in countries such as Italy, Spain and Greece no published time-series at all seem to be available yet. These are all the more curious since these countries, characterized by still very rich orchid-flora's, have been under continuous, intense and international interest during the past decade. Very thorough taxonomical analyses on critical groups and innumerable field-lists of observed taxa resulted from these activities. On the other hand, countries with high population densities and a high degree of urbanization, and consequently with much pressure on their remaining orchid-populations and on their conservationists, score well in this connection. So it is tempting to conclude that the geographical differences in the readiness to make time-series is inversely related to the amount of remaining nature: only when the need to protect and the fear to lose the last remnants of a richer past become too tight, the effort of doing time-series and demographic work is considered worthwhile and attractive.

Methodological aspects

A few final remarks on the methods that were used to obtain these serial observations are necessary here. Except for the observations derived from the demographic studies, which mostly appeal to the so-called coordinates-method of WELLS (1967) or to the method of TAMM (1948), in many "traditional" time-series only very concise information, or no information at all is given on rather elementary formal aspects related to the fieldwork. This severely limits the use of these time-series for comparing

the results with each other. It must be supposed that in most cases the area is walked through more or less systematically while the number of individuals is noted. This method is far from exact and can lead to important deviations from the real population's size. Especially juvenile and not flowering adult individuals are easily overlooked in that way, and probably that is the reason why they are only rarely mentioned. Information on the area of the examined habitats and on the spatial distribution of the orchids within it, even in a very rough categorical way (at random, over-dispersed, contagious, with unequal densities, etc.) is almost always lacking.

By way of conclusion:
an iconographic presentation of the situation per species

As has been done previously for the different countries, for each of the studied species a kind of general balance can be dressed. Two characteristics that define in a concise way the effort already done (or not done) for each species are the number of published time-series concerning each species and the total length (years) of the summed uninterrupted observation periods (Figure 1). Outliers are *Nigritella nigra* (26), *Dactylorhiza sambucina* (12) and especially *Orchis morio* (34). *Nigritella nigra* takes a rather deviating position on this graph, corresponding with a high number of separate time-series of very short duration. Fairly well documented are also *Orchis mascula* (32), *Orchis militaris* (33), as well as *Dactylorhiza incarnata* (6). The position of *D. fuchsii* X *purpurella* (13) on the other hand is rather exceptional too. Differences between the amount of information on the population dynamics of the other species (Figure 1, below) are far less spectacular and there is a very gradual transition between the species for which this information is totally unsatisfying and those which are somewhat better studied.

By adding two other characteristics, the number of series per country and the length of the longest uninterrupted series, a more synthetic

global image per species can be obtained after standardizing them (so that these four variables become expressed in the same scales and can be compared with each other). Much of the details are loosed in doing so, but on the other hand the general picture is more clear (Figure 7): none of the 41 taxa examined until the end of 1990 is studied in a completely satisfactory way. Although *Orchis morio* manifestly shows the best configuration, the iconographic histogram of even this species has its weak spots. Most other species score low on all of the four variables used, some score relatively well for one variable at most. It is clear from this picture that still a lot of work has to be done.

Summary

A synoptic table based on a systematic analysis of 58 publications (literature before 1991) dealing at least partially with serial observations on the dynamics of orchid populations in Europe is commented. In total 184 time-series on 41 taxa were analyzed. Attention is paid to parameters such as the number of time-series per taxon, the length of the longest uninterrupted time-series per taxon, the frequency distribution of the length in years of the uninterrupted series of observations, the size of the observed populations, the cumulated length of the uninterrupted series per country and per taxon. Iconographic diagnosis of the status of each taxon with respect to the available information on the dynamics of their populations were constructed.

Samenvatting

Een synoptische tabel, het resultaat van een systematische analyse van 58 publikaties (literatuur tot 1991) over reeksen waarnemingen betreffende de dynamiek van Europese orchideeënpopulaties, wordt toegelicht. In totaal 184 meerjarige waarnemingen aan populaties van 41 orchideeëntaxa werden geanalyseerd. De volgende kenmerken worden besproken: het

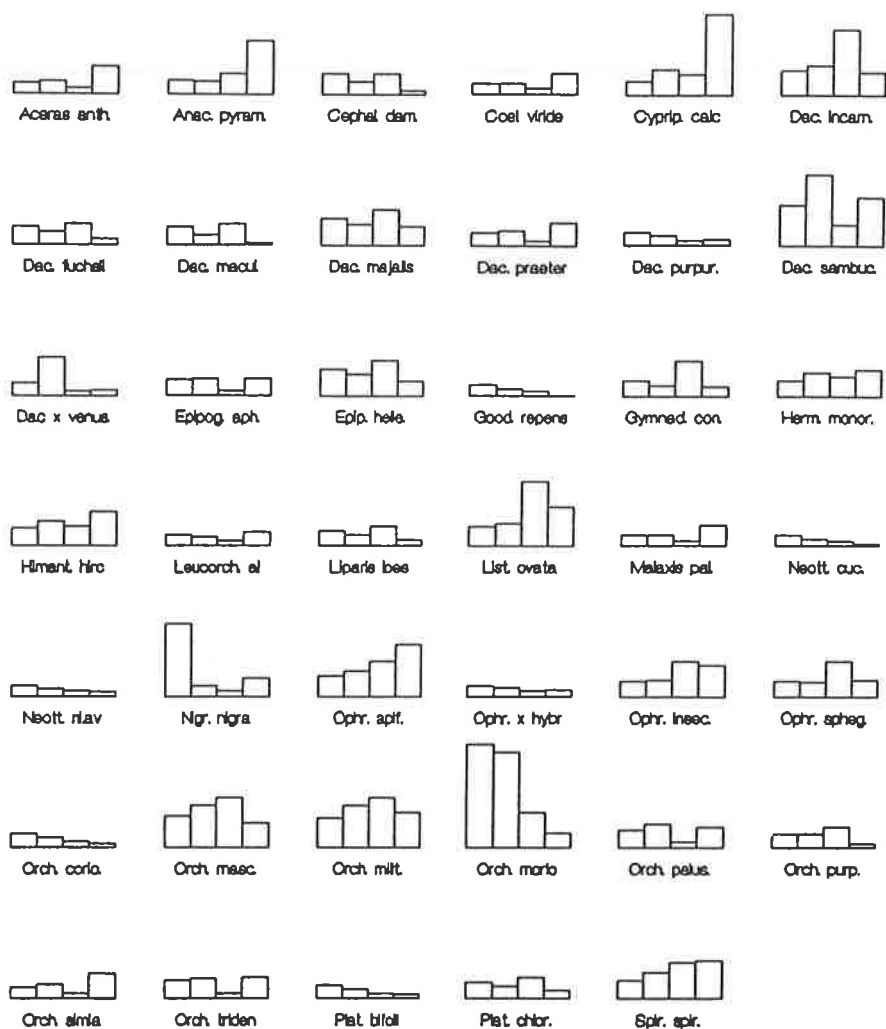
aantal reeksen waarnemingen per taxon, de duur van de langste aaneensluitende reeks, de frequentieverdeling van de duur van de ononderbroken perioden, de grootte van de onderzochte populaties en de cumulatieve duur van de aaneengesloten reeksen per land en per taxon. De huidige kennis omtrent de populatiedynamiek van iedere taxon is in diagrammen weergegeven.

Zusammenfassung

Eine synoptische Tabelle, das Ergebnis einer systematischen Analyse von 58 Veröffentlichungen (Literatur vor 1991) über serienmäßige Beobachtungen an der Dynamik europäischer Orchideenpopulationen, wird erläutert. Insgesamt 184 mehrjährige Beobachtungen an Populationen von 41 Orchideentaxa wurden analysiert. Folgende Charakteristiken werden besprochen: die Zahl der Beobachtungsreihen pro Taxon, die Dauer der längsten ununterbrochenen Reihe, die Frequenzverteilung der Dauer der ununterbrochenen Reihen, die Größe der untersuchten Populationen und die kumulative Dauer der ununterbrochenen Beobachtungsreihen pro Land und pro Taxon. Der aktuelle Kenntnisstand der Populationsdynamik eines jeden Taxons wird in einem Diagramm wiedergegeben.

References

- ASBIRK, S. (ed.) (1988): Overvågning af orkideer 1987. Skov- og naturstyrelsen, miljøministeriet. 93 pp. polycop.
- BJÖRKBÄCK, F., J. LUNDQVIST & C.-O. WETTERHALL (1986): Brunkullan - en hotad ängs- och hagmarksväxt. Fauna och Flora 81: 192-194.
- BÖHNERT, W. & G. HAMEL (1988): Zur gegenwärtigen Situation des Kleinen Knabenkrautes (*Orchis morio* L.) in der DDR - Populations-situation, Schutz und Betreuung. Arch. Naturschutz Landsch.forsch. (Berlin) 28 (2): 101-119.



a b c d

Figure 7. Iconographic representation of the status of the available (published) knowledge on the population dynamics of the orchids mentioned in table 1, based on four major characteristics for each taxon: (a) the number of published time-series, (b) the cumulated length of the uninterrupted observation series over all publications, (c) the number of countries in which time-series for the concerned species were established and (d) the length of the longest uninterrupted series of observations.

References

- BRÜDER, K. & E. RENNWALD (1990): Orchideen auf Gemarkung Ettenheim - Ergebnisse einer verfeinerten Kartierungsmethode. Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 22 (2): 237-305.
- BUTTLER, K.P. (1986): Orchideen. Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas. München.
- DAISS, H., M. HEENNECKE & P. SCHNEIDER (1988): Pflegemaßnahmen zur Erhaltung orchideenreicher Trockenstandorte im Schwäbischen Wald. Mitt. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 20 (1): 75-101.
- DE MEY, P. (1971): Een telling van *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. op Goeree. Gorteria 5 (11): 266-267.
- DE MEY, P. & S. BREGMAN (1973): *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. op Goeree. Gorteria 6 (9): 156.
- FARRELL, L. (1985): Biological Flora of the British Isles, No 160. *Orchis militaris* L. Journal of Ecology 73: 1041-1053.
- HAMEL, G. (1977): Beobachtungen zur Populationsdynamik der *Dactylorhiza majalis* (Rchb.) Hunt & Summerh. Mitt. Arbeitskr. Heim. Orchid. (DDR) 7: 86-89.
- HEINRICH, W. (ed.) (1986): Zur Situation der Orchideen im Bezirk Gera. Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen pp. 81-92.
- HEINRICH, W. (1987): Kartierung heimischer Orchideen - Grundlage für Maßnahmen des Arten- und Biotopschutzes. Mitt. Ges. Natur u. Umwelt, Bez.-vorstand Gera (Gera) 6: 50-58.
- HEMKE, E. (1987): Beitrag zur Populationsentwicklung und Standortamplitude der Steifblättrigen Kuckucksblume (*Dactylorhiza incarnata* (L.)). Mitt. Arbeitskr. Heim. Orch. (DDR) 16: 47-50.
- HERMY, M. & L. VANHECKE (1990): Orchids and nature management in Flanders: results of a mail questionnaire and a timely review of the situation. Mém. Soc. Roy. Bot. Belg. 11: 87-105.
- HOFFMANN, J. (1987): Erste Untersuchungsergebnisse über ein Vorkommen von *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce in der Märkischen Schweiz bei Waldsieversdorf. Mitt. Arbeitskr. Heim. Orch. (DDR) 16: 44-46.
- HUTCHINGS, M.J. (1987a): The population biology of the early Spider orchid, *Ophrys sphegodes* Mill. I. A demographic study from 1975 to 1984. J. Ecol. 75: 711-727.
- HUTCHINGS, M.J. (1987b): The population biology of the early Spider orchid, *Ophrys sphegodes* Mill. I. Temporal patterns in behaviour. J. Ecol. 75: 729-742.
- INGHE, O. & C.O. TAMM (1988): Survival and flowering of perennial herbs. V. Patterns of flowering. Oikos 51: 203-219.
- JÄGER, S. (1989): *Leucorchis albida* im Hochtaunus. Ber. Arbeitskr. Heim. Orch. 6 (1): 137-140.
- KAPTEYN DEN BOUMEESTER, D.W. (1989): Orchideeën in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Eurorchis 1: 82-92.
- KREUTZ, C.A.J. (1981): De orchideeën in Zuid-Limburg; resultaten van een totale inventarisatie in 1980. Nat.hist. Maandbl. 70: 35-39, 51-55, 86-93, 105-108.
- KREUTZ, C.A.J. (1987): De verspreiding van de inheemse orchideeën in Nederland. Thieme, Zutphen.
- KÜMPEL, H. (1986): Vorkommen, Gefährdung und Schutz der Orchideen im Bezirk Suhl. Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen pp. 73-80.
- KÜMPEL, H., ECCARIUS, W., HEINRICH, W. & WESTHUS, W. (1989): Die vom Aussterben bedrohten Orchideenarten Thüringens. Landschaftspfl. und Natursch. in Thüringen 26 (Sonderheft).
- MÖSCH, U. (1988): Orchideen in Pappelanzpflanzungen, 1969-1989 zwanzig Jahre Fachgruppe für Natursch. "Walter Gotsmann", Kulturbund der DDR, Gesell. für Natur und Umwelt, Neustrelitz. pp. 37-38.
- POTUČEK, O. (1985): Zur Problematik der Wiesenorchideen in der CSSR. Mitt. Arbeitskr. Heim. Orch. (DDR) 14: 54-62.
- POTUČEK, O. (1987): Zur Problematik der Waldorchideen in der CSSR. Mitt. Arbeitskr. Heim. Orch. (DDR) 16: 27-31.

- POULSEN, L.B. (1987): Frueskoen (*Cypripedium calceolus* L.). Skov- og Naturstyrelsens midlertidige interne meddelelsesblad 1 (4): 25-27.
- RAVNSTED-LARSEN, L. (1987): Bestands-svingninger hos Salep G eurt (*Orchis morio*) på en overdrevslokalitet på Sams. URT 1987: 76-79.
- RAVNSTED-LARSEN, L. (1988): Naturover-vågning på en lokalitet med Mygblomst (*Liparis loeselii*). Gjfruglen (Århus) 24 (2): 52-57.
- RAVNSTED-LARSEN, L. (ed.) (1990): Natur-overvågning i Storstrøms amt 1989. Storstrøms amt Landskabskontoret. 80 pp. polycop.
- REINECKE, F. (1986): Aufruf zur Untersuchung der Populations-Dynamik von Orchideen. Ber. Arbeitskr. Heim. Orch. (DDR) 3 (1): 156-162.
- REINECKE, F. (1988): Bericht über die Pflege eines *Dactylorhiza incarnata*-Biotops und die Entwicklung der Population. Die Orchidee 39 (4): 140-144, 173-176.
- REINECKE, F. (1991): Arbeitsgem. Heim. Orch. Schlesw.-Holst. Tätigkeitsbericht 1990. Wachstumsbeschleunigung und Sensibilität einer Population. pp. 22-23.
- REINHARDT, J. (1988): *Epipogium aphyllum* SW. - Bemerkungen zu einer seltenen Orchideenart in der DDR. Mitt. Arbeitskr. Heim. Orch. (DDR) 17: 7-13.
- RICHARDSON, J.A. (1957): The development of orchid populations in claypits in county Durham. Proc. Bot. Soc. Brit. Isles 2 (4): 354-361.
- SALKOWSKI, H.-E. (1990): 20 Jahre *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. im Rabengrund bei Wiesbaden. Ber. Arbeitskr. Heim. Orch. 7 (2): 73-76.
- SALMIA, A. (1986): Chlorophyll-free form of *Epipactis helleborine* (Orchidaceae) in SE Finland. Ann. Bot. Fennici 23: 49-57.
- SALMIA, A. (1988): Hyvinkään tikankontit. Lutukka 4 (2): 35-40.
- SAROSIEK, J. & K. KOLON (1989): Ecological organization of some orchid species populations in Poland. Soc. Franç. d'Orchidoph., 11^{ème} coll., Paris. pp. 253-264.
- SCHADWINKEL, H. (1987): Zum Vorkommen, zur Gefährdung und Schutzproblematik des kleinblütigen Einblattes *Malaxis monophyllos* (L.) SW. in Thüringen (DDR). Orchideen. Zentr.Fachausschuß Bot.Kulturbund der DDR 20 (1): 22-29 + 4 p.
- SCHADWINKEL, H. (1989): Zum Einfluß ökoklimatischer Faktoren auf die Wuchsrhythmik und das Blühverhalten heimischer Orchideen. Mitt. Arbeitskr. Heim. Orch. (DDR) 18: 25-36.
- SIPKES, C. (1983): Over fluctuaties in orchideenpopulaties, vooral veroorzaakt door dieren. Gorteria 11 (9): 208-210.
- STAHL, H. (1989): Zur Entwicklung einer Population von *Ophrys apifera* im Gebiet von Stuttgart. Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 21 (4): 1015-1039.
- STERK, A.A. (1976a): Jaarlijkse registratie van aantallen individuen van zeer zeldzame Nederlandse plantensoorten en de populatiedynamica. Gorteria 8 (1): 1-11.
- STERK, A.A. (1976b): *Anacamptis pyramidalis* bij Wijk aan Zee. Gorteria 8 (5): 81-85.
- SUMMERHAYES, V.S. (1951): Wild orchids of Britain. London.
- TAMM, C.O. (1948): Observations on reproduction and survival of some perennial herbs. Bot. Not. 3: 303-321.
- TAMM, C.O. (1972): Survival and flowering of some perennial herbs. II The behaviour of some orchids on permanent plots. Oikos 23: 23-28.
- TER BORG, S.J. (1979): Some topics in plant population biology. In Werger, M.J.A. (ed.), The study of vegetation, pp. 11-55. The Hague, W. Junk Publishers.
- THIRKELL, Ph. (1987): Station d'orchidées en Ile-de-France, évolution sur quatre ans. L'Orchidoph. 79: 1412-1416.
- VAKHRAMEEVA, M.G. & DENISOVA, L.V. (1988): The dynamics (sic) of the number of coenopopulations of three species of orchids (Engl. summ.). Vestnik Moskovskogo Universiteta, Ser. 16 Biologica, 1: 58-63.
- VANHECKE, L. (1985): Pattern development in a dune slack population of *Dactylorhiza praetermissa*. In: Beetsink, W.G., Rozema, J. and

- Huiskes, A.H.L. (eds.), Ecology of coastal vegetation, pp. 557-558. Dordrecht, Junk Publishers.
- VANHECKE, L. (1988): Veranderingen in een kustpopulatie van de Rietorchis. De Lev. Nat. 89: 43-49.
- VANHECKE, L. (1991): Population dynamics of *Dactylorhiza praetermissa* in relation to topography and inundation. In Wells, T.C.E. & Willems, J.H. (eds.), Population Ecology of terrestrial Orchids, pp. 17-35. The Hague, Academic Publishing.
- VANHECKE, L. (1992): Serial observations on the size of European orchid populations - A characterization of the literature. Scripta Bot. Belg. 3.
- VAN WIJNGAARDEN, E.J. (1989): Een vindplaats van *Ophrys apifera* var. *aurita* in Zeeland. Eurorchis 1: 129-137.
- VÖTH, W. (1980): Naturgegebenes Verhalten von *Gymnadenia conopsea* und *Listera ovata*. Jahresber. Naturwiss. Ver. Wupp. 33: 136-145.
- WAGNER, K. (1988): Die Varianten der Bocksriemenzunge *Himantoglossum hircinum* (L.) Spreng. im FND "Südhang Lobdeburg" bei Jena in Thüringen (DDR). Mitt. Arbeitskr. Heim. Orch. (DDR) 17: 19-25.
- WEGENER, O. (1987): Möglichkeiten der forstlichen Bewirtschaftung zum Schutz von Waldorchideen. Mitt. Arbkr. Heim. Orch. (DDR) 16: 14-24.
- WELLS, T.C.E. (1967): Changes in a population of *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. at Knocking Hoe national nature reserve, Bedfordshire, 1962-1965. Journ. of Ecol. 55: 83-99.
- WELLS, T.C.E. (1981): Population ecology of terrestrial orchids. In Syngé, H. (ed.), The Biological Aspects of Rare Plant Conservation. Chichester, J. Wiley & Sons, pp. 281-295.
- WELLS, T.C.E. & J.H. WILLEMS (eds.) (1991): Population ecology of terrestrial orchids. The Hague, SPB Academic Publishing.
- WILLEMS, J.H. (1978): Populatiebiologisch onderzoek aan *Orchis mascula* (L.) L. op enkele groeiplaatsen in Zuid-Limburg. Gorteria 9: 71-80.
- WILLEMS, J.H. (1982): Establishment and development of a population of *Orchis simia* Lamk. in the Netherlands, 1972 to 1981. New Phytol. 91: 757-765.
- WILLEMS, J.H. (1985): Populatieonderzoek aan orchideeën. The Utrecht Plant Ecology News Report 1985 (3): 98-103.
- WILLEMS, J.H. (1990): Population dynamics of *Spiranthes spiralis* in South-Limburg, The Netherlands. Mém. Soc. Roy. Bot. Belg. 11: 115-121.
- WILLEMS, J.H. (1991): Long-term dynamics in a population of *Orchis simia* in the Netherlands. In Wells, T.C.E. & Willems, J.H. (eds.), Population ecology of terrestrial orchids, pp. 33-45. The Hague, SPB Academic Publishing.
- WILLING, B. & E. WILLING (1977): Bibliographie über die Orchideen Europas und der Mittelmeerländer 1744-1976. Willdenowia, Beiheft 11.
- WILLING, B. & E. WILLING (1985): Bibliographie über die Orchideen Europas und der Mittelmeerländer. 1. Supplement. Englera 5.
- WILLING, E. (1984): Literatur-Dienst "Europäische Orchideen" 1984/2. Mitt.bl. Arbeitskr. Heim. Orch., 16 (4): 664-674.
- WILLING, E.: Literatur-Dienst "Europäische Orchideen" 1985/1. Ber. Arbeitskr. Heim. Orch., 2 (1): 143-154; 1985a - 2 (2): 325-340; 1985b - 3 (1): 169-186; 1986a - 3 (2): 287-308; 1986b - 4 (1): 150-168; 1987a - 19 (4): 939-960; 1987b - 5 (1/2): 141-160; 1988 - 5 (1/2): 161-185; 1988 - 6 (1): 163-188; 1989a - 6 (2): 100-124; 1989b - 7 (1): 98-132; 1990a - 7 (2): 83-122; 1990b.
- WISNIEWSKI, N. (1977): Populationsdynamik von *Liparis loeselii* (L.) Rich. an einem Sekundärstandort im Flachland der DDR. Mitt. Arbeitskr. Heim. Orch. (DDR) 7: 58-60.

Table 1. Survey of the European literature (before 1991) concerning serial observations on the size of orchid populations

1. *Aceras anthropophorum*: Wells 1981.
2. *Anacamptis pyramidalis*: Sterk 1976a, 1976b; Asbirk (red.) 1988.
3. *Cephalanthera damasonium*: Hoffmann 1987; Potuček 1987; Wegener 1987.
4. *Coeloglossum viride*: Schadwinkel 1989.
5. *Cypripedium calceolus*: Poulsen 1987; Salmia 1988.
6. *Dactylorhiza incarnata*: Vakhrameeva & Denisova 1980; Reinecke 1986, 1988, 1991; Potuček 1985; Hemke 1987; Sarosiek & Kolon 1989.
7. *Dactylorhiza fuchsii*: Richardson 1957; Vakhrameeva & Denisova 1980.
8. *Dactylorhiza maculata*: Daiss et al. 1988; Hermý & Vanhecke (red.) 1990.
9. *Dactylorhiza majalis*: Hamel 1977; Hermý & Vanhecke (red.) 1990; Ravnsted-Larsen (red.) 1990.
10. *Dactylorhiza praetermissa*: Vanhecke 1985, 1988, 1991; Hermý & Vanhecke (red.) 1990.
11. *Dactylorhiza purpurella*: Richardson 1957.
12. *Dactylorhiza sambucina*: Tamm 1948, 1972; Heinrich (red.) 1986; Inghe & Tamm 1988; Schadwinkel 1989; Kümpel et al. 1989.
13. *D. fuchsii x purpurella*: Richardson 1957.
14. *Epipogium aphyllum*: Reinhardt 1988.
15. *Epipactis helleborine*: Salmia 1986; Potuček 1987; Wegener 1987; Mösch 1988.
16. *Goodyera repens*: Sarosiek & Kolon 1989.
17. *Gymnadenia conopsea*: Vöth 1980; Daiss et al. 1988; Sarosiek & Kolon 1989.
18. *Herminium monorchis*: Kümpel et al. 1989.
19. *Himantoglossum hircinum*: Thirkell 1987; Wagner 1988; Kümpel et al. 1989.
20. *Leucorchis albida*: Jäger 1989.
21. *Liparis loeselii*: Wisniewski 1977; Ravnsted-Larsen 1988, (red.) 1989.
22. *Listera ovata*: Tamm 1948, 1972; Vöth 1980; Potuček 1987; Daiss et al. 1988; Inghe & Tamm. 1988; Kapteyn den Boumeester 1989.
23. *Malaxis monophyllos*: Schadwinkel 1987.
24. *Neottianthe cucullata*: Sarosiek & Kolon 1989.
25. *Neottia nidus-avis*: Potuček 1987.
26. *Nigritella nigra*: Björkback et al. 1986.
27. *Ophrys apifera*: Summerhayes 1951; Sipkes 1983; Kreutz 1981, 1987; Stahl 1989; Van Wijngaarden 1989; Brüder & Rennwald 1990.
28. *Ophrys insectifera*: Heinrich (red.) 1986; Thirkell 1987; Daiss et al. 1988.
29. *Ophrys sphegodes*: Hutchings 1987a, 1987b; Heinrich (red.) 1986, Thirkell 1987.
30. *O. insectifera x sphegodes*: Heinrich (red.) 1986.
31. *Orchis coriophora*: Potuček 1985.
32. *Orchis mascula*: Tamm 1948, 1972; Willems 1978; Wegener 1987; Inghe & Tamm 1988; Ravnsted-Larsen (red.) 1990.
33. *Orchis militaris*: Farrell 1985; Potuček 1985; Asbirk (red.) 1988; Brüder & Rennwald 1990.
34. *Orchis morio*: Potuček 1985; Böhnert & Hamel (red.) 1988; Ravnsted-Larsen 1987, (red.) 1990.
35. *Orchis palustris*: Potuček 1985.
36. *Orchis purpurea*: Thirkell 1987; Ravnsted-Larsen (red.) 1990.
37. *Orchis simla*: Willems 1982, 1985; Willems & Bik 1991.
38. *Orchis tridentata*: Heinrich (red.) 1986; Kümpel 1986.
39. *Platanthera bifolia*: Vakhrameeva & Denisova 1980.
40. *Platanthera chlorantha*: Wegener 1987; Daiss et al. 1988.
41. *Spiranthes spiralis*: Wells 1967, 1981; De Mey 1971, 1974; Willems 1990; Salkowski 1990.

Table 2. Serial observations on the size of European orchid populations in general and within some major genera.

	Number of species within the genera (Buttler 1986)	Number of species with published time series available	Percentage of these species
<i>Dactylorhiza</i>	30	7	23
<i>Epipactis</i>	20	1	5
<i>Ophrys</i>	57	3	5
<i>Orchis</i>	40	8	20
Other genera	80	20	25
All genera	227	39	17

Table 3. Size-classes of the orchid populations observed in time-series.

Class identification	Class-limits
?	unknown
I	1-50
II	51-200
III	201-500
IV	501-1000
V	1001-2500
VI	2501-5000
VII	> 5000

Orchideenschutz in gesellschaftlichem Zusammenhang

J. van der STRAATEN

Wenn man im Monat Mai den Vercors in Frankreich, südlich von Grenoble, besucht, stellt es sich heraus, daß dieses Gebiet eines der wichtigsten Orchideengebiete Europas ist. Das ganze Gebiet ist ein Nationalpark. Man könnte glauben, daß dort die Orchideen ohne Bedrohungen wachsen können. Der außergewöhnliche Reichtum an Orchideen bestätigt augenscheinlich diese Behauptung.

Es gibt aber in ganz Europa Großentwicklungen, die auch in einem Nationalpark auftreten. Von diesen Entwicklungen, die sehr negativ die Vegetation und insbesondere die Orchideen beeinflussen, wird hier die Rede sein. Auch werde ich deutlich machen, daß diese Entwicklungen nichts mit zufälligen Fehlern, die hier und da von unwissenden Behörden gemacht werden, zu tun haben, sondern daß es sich um von Wirtschaft und Politik gewollte Vernichtungen der Natur zugunsten bestimmter Wirtschaftszweige handelt. Ohne Einschränkungen dieser Politik gehen, auch im Nationalpark, viele Orchideen zugrunde. Die wichtigsten Bedrohungen sind:

- Die Absenkung des Grundwasserspiegels,
- Die Intensivierung und Extensivierung der Agrarwirtschaft,
- Die zunehmende Immission von Stickstoff infolge des sauren Regens.

Absenkung des Grundwasserspiegels

Schon seit vielen Jahrzehnten senkt sich überall in Europa der Grundwasserspiegel. In intensiv genutzten Agrargebieten wird auf Äcker und Wiesen der Grundwasserstand abgesenkt, um

zu erreichen, daß Pflanzen im Frühjahr schneller wachsen können. Aber auch viele Moore, Feuchtgebiete und Sümpfe sind im Laufe der Zeit entwässert worden; diese Gebiete werden jetzt agrarisch genutzt.

Die Feuchtgebiete spielten damals eine große Rolle im Wasserhaushalt. Sie funktionierten als Speicher. Wenn es viel regnete, wurde das Wasser in diesen Feuchtgebieten festgehalten, und wenn es eine lang anhaltende Dürre gab, wurde das Wasser langsam wieder abgegeben, so daß ein ganz trockener Boden kaum vorkam. Überdies hielten auch die kaum regulierten Flüsse und Bäche das Wasser viel länger fest. Durch die Regulierung von Flüssen und Bächen wird das Wasser jetzt viel schneller abtransportiert. Wenn es viel regnet, gibt es dadurch Überschwemmungen, und bei anhaltender Dürre nimmt die Wassermenge im Boden schneller ab. Diese Entwicklung findet man überall, sowohl im Flachland als im Gebirge.

Der Wasserverbrauch der Bevölkerung und der Industrie nimmt jedes Jahr zu. Dafür wird oft Grundwasser genutzt. Eine weitere Senkung des Grundwasserspiegels ist die Folge.

Diese Entwicklungen haben dazu geführt, daß die wenigen Feuchtgebiete, die es noch gibt, inselartig von Gebieten, wo der Grundwasserspiegel viel niedriger ist, umringt sind. Das Grundwasser der Feuchtgebiete fließt dadurch seitlich ab. Die Feuchtgebiete trocknen also überall in Europa aus.

Die Agrarwirtschaft

Die Situation in der Agrarwirtschaft in Europa ist sehr kompliziert. Einerseits findet eine starke Intensivierung statt. Dieser negative Einfluß auf



Abbildung 1.

Vegetation und Flora ist allgemein bekannt. Aber diese Intensivierung findet man nur in bestimmten Teilen Europas. Die Politik der Europäischen Gemeinschaft zielt immer mehr auf eine Spezialisierung in der Agrarwirtschaft ab. Das bedeutet, daß die Kleinbetriebe, die meistens mehrere Gewächse anbauen, nicht mehr mit den spezialisierten Großbetrieben, die viel billiger arbeiten, konkurrieren können.

Wie gesagt, findet eine Intensivierung nicht überall statt. In den peripheren Gebieten Europas gibt es nämlich eine Extensivierung, weil die Kleinbetriebe in diesen Gebieten oft nicht mehr weitermachen. Die Bevölkerung wandert dann ab. Immer mehr sieht man, daß der Boden dort nicht mehr genützt wird. Augenscheinlich ist das für Pflanzen und Tiere eine gute Entwicklung. Hier verwendet man keine Pestizide und keinen Kunstdünger mehr.

Meistens ist die Entwicklung viel negativer als man sich das zuerst vorstellt. Man soll nämlich nicht übersehen, daß mit dem Verschwinden der Bauern und der Agrarwirtschaft auch die Landschaftspflege nachläßt. Im Gebirge wird zum Beispiel der abgerutschte Boden nicht mehr mit Körben hinaufgetragen. Terrassen werden nicht mehr instand gehalten und die Erosion nimmt stark zu. Der Wald breitet sich aus und die Wiesen verschwinden. Viele Orchideenarten sind nicht imstande, in diesen neuen Biotopen zu wachsen. Am Ende des Prozesses verschwinden sie sogar.

Auch im Nationalpark Vercors findet eine Intensivierung statt (Abb. 1). Wenn aber die agrarwirtschaftlichen Verhältnisse etwas schlechter sind, werden die Bauernhöfe aufgegeben. Die Höfe liegen in Trümmern (Abb. 2), die Wiesen sind verschwunden, und es gibt nur



Abbildung 2.

noch Gestrüpp ohne Orchideen anstatt der Gräser der Wiesen (Abb. 3). Wenn es Terrassen gibt, werden diese auch im Nationalpark nicht mehr instand gehalten und verfallen sie (Abb. 4).

Saurer Regen

Daß der saure Regen das Waldsterben zur Folge hat, ist jetzt allgemein bekannt. Saurer Regen wird durch den Ausstoß von Schwefeldioxid, Stickoxiden und Ammoniak verursacht. Die Emissionen werden über große Entfernungen vom Wind transportiert. Die Emission von Schwefeldioxid verringert sich überall in Europa. Das ist aber nicht der Fall mit Stickoxiden und Ammoniak. Das impliziert, daß der Stickstoffanteil der sauren Immission relativ

zunimmt und daß damit auch der Boden immer nitratreicher wird.

Der saure Regen hat zwei Effekte. Erstens gibt es eine saure Immission, die den Säuregehalt des Bodens und des Wassers steigert. Die Kalkgebiete sind, allgemein gesprochen, imstande, diese Effekte zu neutralisieren. Wo es aber einen Boden ohne Kalk gibt, nimmt der Säuregehalt auf jeden Fall zu. Nordeuropa und die Berggebiete aus Urgestein sind am meisten gefährdet. In den letzten Jahrzehnten hat der Säuregehalt dieser Gebiete stark zugenommen. Das Waldsterben ist ein bekanntes Beispiel für diese Entwicklung. Die Versäuerung der Berggebiete aus Urgestein und der Sümpfe auf kalkarmen Böden hat sehr negative Einwirkungen auf Pflanzen, und auf Orchideen insbesondere.



Abbildung 3.

Man sollte aber nicht den Fehler machen, anzunehmen, daß Kalkgebiete keine Probleme haben, weil dort der Kalkboden imstande ist, die saure Immission zu neutralisieren. Diese Gebiete empfangen nämlich eine Übermenge an Nitraten, die sich wie Dünger auswirken. So wird auf die niederländischen Böden durchschnittlich 50 kg Stickstoff pro Hektar aus der Luft deponiert. Das bedeutet, daß die oligotrophen Naturgebiete verschwinden. Und gerade diese oligotrophen Gebiete sind außerordentlich wichtig für Orchideen. Wie gesagt, diese Probleme gibt es sowohl in kalkarmen als in kalkreichen Gebieten. Obwohl der kalkreiche Boden den sauren Regen neutralisieren kann, ist daß nicht der Fall mit Stickstoff.

Das bedeutet, daß auch in den Kalkgebieten Europas die Möglichkeiten für Pflanzenarten, die auf oligotrophe Verhältnisse angewiesen sind,

abnehmen. Die Situation für Orchideen verschlechtert sich dadurch immer mehr.

Wirtschaftliche Entscheidungen

Es ist kein Zufall, daß es diese Bedrohungen gibt. Alle obengenannten Entwicklungen hängen mit Maßnahmen zusammen, die zugunsten bestimmter Wirtschaftszweige genommen werden. Die Senkung des Grundwasserspiegels hat die Erwerbsmöglichkeiten der Agrarwirtschaft verbessert. Überdies hat die Befahrbarkeit der Flüsse stark zugenommen. Diese Wirtschaftszweige und die Käufer ihrer Produkte haben davon profitiert.

Vor allem ist der Autoverkehr verantwortlich für den sauren Regen und die Stickstoffemission. Das bedeutet, daß die Kosten des Verkehrs zu



Abbildung 4.

niedrig berechnet werden und daß diese niedrigen Preise von Natur und Umwelt bezahlt werden. Natur und Umwelt haben im allgemeinen aber keinen Preis. Die ökologische Funktion des Waldes zum Beispiel wird nirgendwo vermarktet. Deshalb kann es auch keinen Preis, in Geld ausgedrückt, für diese Funktion des Waldes geben.

Das ist auch der Fall, wenn es sich um Orchideen handelt. Wilde Orchideen haben keinen Preis und ihre Vernichtung wird nicht durch hohe Produktionskosten in einem oder mehreren Wirtschaftszweigen gehemmt. Im Gegenteil, die Vernichtung von wilden Orchideen ist mit einer Senkung der Kosten im Verkehr und in der Agrarwirtschaft verbunden. Das bedeutet, daß die Vernichtung fortgesetzt wird, wenn den zerstörenden Aktivitäten keine Einschränkungen auferlegt werden.

Selbstverständlich sind die meisten Leute dagegen, wenn Natur und Umwelt vernichtet werden. Damit ist aber noch nicht gesagt, daß es einfach ist, die negativen Einflüsse zu beschränken. Erstens ist es oft sehr schwierig, alle negativen Zusammenhänge eindwandfrei festzustellen. Ende der siebziger Jahre wurde zum Beispiel bekannt, daß saurer Regen das Leben in den Seen Schwedens vernichtete. Es dauerte aber ungefähr zehn Jahre bis man in Westeuropa zugab, daß die Emissionen deutscher, englischer und niederländischer Fabriken die Hauptursachen waren. Es dauerte auch viele Jahre, bis man die Ursachen des Waldsterbens in Deutschland unbestritten feststellen konnte. Zweitens sind die Wirtschaftszweige, die von der Naturvernichtung profitieren, meistens sehr gut organisiert und wissen ganz genau, wo man in Bonn, Brüssel oder Den Haag sein muß um

den Gewinn, den man met Naturvernichtung erwirtschaften kann, zu sichern. Obwohl die Bedeutung von Natur und Umwelt in der Gesellschaft in den letzten Jahren stark zugenommen hat, sind die Organisationen von Wirtschaftszweigen wie Verkehr, Energie und Agrarwirtschaft noch unwahrscheinlich stark.

Aus der vorliegenden Analyse können wir folgern, daß Orchideen in Europa stark bedroht sind. Auch in den Schutzgebieten und in den Nationalparks sind die Orchideen nicht wirklich geschützt. Es sind gerade die genannten Großentwicklungen, die man ändern soll um die Orchideen zu retten. Das ist natürlich keine einfache Aufgabe. Die erste Voraussetzung ist, daß wir einsehen, wie die Zusammenhänge sind. Eine zweite Voraussetzung ist, daß wir uns bewußt sind, daß es eine gesellschaftliche Frage betrifft. Es handelt sich entweder um die Erhaltung vieler Orchideen und einen höheren Preis für Agrarprodukte und Verkehr, oder um die Vernichtung von Orchideen und die heutigen, zu niedrigen Preise. Man steht vor der Entscheidung.

Die Frage ist: was wählen wir?

Samenvatting

Economie en politiek zetten ontwikkelingen in gang, die in heel Europa, ook binnen de beschermde gebieden, tot bedreigingen voor de orchideeën leiden.

Vochtige gebieden vormen een belangrijk biotoop voor orchideeën. De nog overgebleven restanten liggen als eilanden in drogere gebieden, waar de grondwaterstand ten behoeve van landbouw en waterwinning steeds verder wordt verlaagd en ze drogen zelf tenslotte ook uit.

Door intensivering van de landbouw komt de flora steeds meer in het nauw. Waar kleine bedrijven niet meer kunnen concurreren met de grote gespecialiseerde landbouwbedrijven elders in Europa, wordt het boerenbedrijf gestaakt. Met deze extensivering van de landbouw verdwijnen de half-natuurlijke landschappen die door de kleine boeren in stand werden

gehouden en die voor diverse orchideeësoorten een biotoop vormden.

Door de zure regen stijgt de zuurgraad van bodem en water, hetgeen negatieve gevolgen voor de flora heeft. Kalkgebieden lijken minder gevaar te lopen, maar het toenemende aandeel van nitraten in de zure regen werkt als meststof, zodat de voedselarme gebieden, waarin juist veel orchideeën voorkomen, verdwijnen.

Al deze voor de orchideeën negatieve ontwikkelingen zijn het gevolg van politieke en economische beslissingen en brengen financieel voordeel. Omdat aan de natuur geen marktwaarde wordt toegekend, leidt de vernietiging ervan dus niet tot geldelijk verlies. De groeperingen die bij deze ontwikkelingen belang hebben, zijn invloedrijk en zijn goed georganiseerd.

Wij staan voor de vraag: zijn wij wel of niet bereid meer te betalen voor agrarische producten en verkeer om de orchideeën te kunnen behouden?

Summary

Economics and politics induce developments, which lead, also within nature reserve areas, to a direct threat to orchids. Wetlands, important biotopes for orchids, remain islands in areas where the water-table is lowered in favour of agriculture and as a result of water-winning. At last they dry out. Intensification of agriculture means a direct threat to the flora. In case small farms are no longer able to compete with large specialised farms elsewhere in Europe, farming is abandoned. In this way half-natural landscapes, till then maintained by the small farmers, disappear and at the same time the habitats for certain orchids vanish.

The acidity of soil and water increased by the acid rain has negative effects for the flora. Calcareous areas seem to be less threatened, but the increasing proportion of nitrate in the acid rain functions as a fertiliser. This results in the disappearing of poor soils which are the natural habitat for a large number of orchids.

Such developments, the results of political and

economical decisions bring financial profit, but are negative for the survival of orchids. Because nature is not considered to have an economical value, the destruction of nature does not implicate a loss of money. Parties which gain profit

by these developments, have great influence and are well-organised. We face the question: are we willing to pay more for agricultural products and traffic to preserve the orchids or are we not?



M. Cailliau, J. Claessens, J. Kleyne and H. van Looken (left to right) during poster discussion.

Poster presentations

J. CLAESSENS and J.W.M. KLEYNEN:
The floral structure of the genus *Epipactis*

H. DEKKER:
The Consultancy Nature, Forests, Landscape and Fauna in the province of Drenthe

H. DEKKER:
Orchids in the province of Drenthe

H. van LOOKEN:
Ophrys sipontensis and *Ophrys sancti-caesaris*

H. van LOOKEN:
Ophrys araneola and hybrids

H.F. PAULUS und C. GACK:
Signalfälschung als Bestäubungsstrategie in der mediterranen Orchideengattung *Ophrys*

H.F. PAULUS und C. GACK:
Experimente zur Bestäuberspezifität und zur Bedeutung der individuellen Variabilität für den Fortpflanzungserfolg von *Ophrys*

H.F. PAULUS und C. GACK:
Schlafplatzmimikry bei der mediterranen Orchidee *Ophrys helenae* - ein bisher unbekanntes neues Bestäubungsprinzip

J.W. SNEEP and C. van DAM:
Orchids in The Netherlands

The floral structure of the genus *Epipactis*

Jean CLAESSENS and Jacques W.M. KLEYNEN

The genus *Epipactis* is, with regard to the characteristics of the plant as well as to those of the flower, one of the most primitive genera (RAS-MUSSEN 1985). Its pollination biology is very interesting. In the Benelux we can find allogamous species (*E. helleborine*, *E. purpurata*, *E. atrorubens*), facultatively autogamous species (*E. palustris*, *E. microphylla*) as well as strictly autogamous species (*E. muelleri*, *E. leptochila*, *E. phyllanthes*; CLAESSENS & KLEYNEN 1991).

Following the line from allogamous to autogamous species, we see changes of both the plant and the flower. Changes of the different parts of the gynostemium and the consequences for the pollination will be discussed. For explanation of the terms see Claessens & Kleynen 1991.

A very important organ of the gynostemium is the rostellum, because it achieves the attachment of the pollinia to the visiting insect. The genus *Epipactis* has a characteristic, simple, undifferentiated rostellum (DRESSLER 1987). In contrast to VERMEULEN (1968), who considers the rostellum to be a distinctive organ, it is now generally accepted that it is a glandular fold of the median stigma lobe.

Apart from its function as an adhesive means, the rostellum also prohibits contact between stigma and the pollinia, which are deposited at the beginning of the anthesis in the clinandrium and are ready for transportation. Thus the allogamous species have a well-developed and well-functioning rostellum, which can very easily be seen in a flower of e.g. *E. helleborine*.

Allogamy is also characterized by a well-developed clinandrium which, by its division into two shallow cavities, puts the pollinia in the right position towards the rostellum to guarantee contact between pollinia and rostellum.

Together with the firm structure of the pollinia these characteristics assure allogamy.

In the facultative autogamous species we see a number of changes. ROBATSCH (1983) speaks of a syndromatic appearance: a change of function leads to changes in the morphology of both the outer characteristics and the gynostemium.

In principle *E. palustris* is allogamous, but it possesses pollinia with a looser structure which moreover are partially placed above the surface of the stigma by the oblong anther. In this way self-pollination is possible when insects do not show up.

E. microphylla has a rostellum that before or shortly after anthesis shrinks, so that transport of the pollinia, which very quickly lose their structure and fall apart into grains, is no longer possible. Therefore the structure of the pollinia is also important. Indeed we can find a loose structure of the pollinia in the autogamous species.

E. microphylla often has an inclined anther, which means that the contents of one of the theca can pass the rostellum and directly fall upon the stigma. The stigma in its turn has a reduced upper rim, so contact between stigma and pollinia is facilitated.

The autogamous species show a number of changes: in the habitat (because they are not dependent on visiting insects they can occupy extremer habitats), in the morphological characteristics of the plant (reduction of the surface of leaves and hair, change of colour and size of the plant) and in the construction of the gynostemium.

E. muelleri lacks a clinandrium, so the anther is placed directly above the erect stigma. A rostellum is also absent and so the pollinia can directly fall upon the stigmatic surface when the

anther opens. For a while they can be seen sticking on the stigma like two little horns.

E. leptochila possesses a flat clinandrium. The anther is elongated by means of the filament, a stalk at the backside of the anther. It is placed above the firmly backwards bent stigma, which has a strongly reduced upper rim. Traces of a rostellum can be found, but these have no adhesive power. The pollinia are loose and crumbly and cannot be removed as a whole.

ROBATSCH (1983) states, that the extreme consequence of autogamy is cleistogamy, which is the case for *E. phyllanthes* in the Benelux. Here we can observe flowers that are not accessible for insects. The flowers have a degenerated labellum which is not divided into epichile and hypochile (similar to figure 3h, p.263 in YOUNG 1952). There is no rostellum, but a clinandrium is present. By means of a long filament the anther is placed in front. The stigma is bent extremely backwards; the pollinia have a loose structure. The flowers are pendulous, so the stigmatic mucus can flow down and contact the pollen.

References

- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J. (1991): Het geslacht *Epipactis* in de Benelux: bloembio-logische beschrijvingen en soorttypische kenmerken. *Eurorchis* 3: 5-38.
- DRESSLER, R. (1987): *Die Orchideen*. Stuttgart 1987.
- RASMUSSEN, F. (1985): *Orchids*. In: Dahlgren et al.: *The families of the monocotyledones*. Berlin.
- ROBATSCH, K. (1983): Beiträge zur Blütenbiologie und Autogamie der Gattung *Epipactis*. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 36: 25-32.
- VERMEULEN, P. (1968): De systematiek van de orchideeën. *Orchideeën* 30 (1): 4-15.
- YOUNG, D. (1952): *Studies in the British Epipactis*. IV. A revision of the *phyllanthes-vectensis-pendula* group. *Watsonia* 2 (4): 259-276.

For figures see pages 78-79.

Ophrys sipontensis O. & E. Danesch and *Ophrys sancti-caesaris* - two remarkable groups of hybrids

H. VAN LOOKEN

Ophrys sipontensis O. & E. Danesch

This taxon is well-known from Monte Gargano in southern Italy. It is a relatively large group of hybrids, often co-existing with the parents *O. incubacea* Bianca and *O. bertolinii* Moretti and back-crossing frequently with both.

In southern France, in Var and Alpes Maritimes (St.Cézaire, Fayence, Grasse) the situation is analogous: groups of hybrids, wrongly held for large forms of *O. sphegodes* Miller. In the neighbourhood of St.Cézaire a population of about 150 specimens was found of which all showed the characteristics of *O. sipontensis*. Provisionally we use the name *O. sancti-caesaris* for these hybrids. Is it pure accidentally that here also this hybrid co-exists only with *O. incubacea* and *O. bertolinii* (s.l.)?

Ophrys incubacea Bianca

This is a very stable species, which can be clearly separated from the group of *O. sphegodes*, not only by its rosette and form of the leaves, but also by its flower. The latter is characterized by its form, its hair, its basal protuberances which are hairless at the inner side, the lacking of an appendix and the striking incision at the end of the labellum. The markings consist of two interconnected vertical lines, more or less widened, in silver, blue, occasionally outlined and returning at the base in the folding at the inner side of the basal protuberances. It has the appearance of the Gothic "H". Occasionally the petals show dark-brown to red spots. The

petals are widened at the base, more or less egg-shaped and at the top truncated. At Monte Gargano, plants with white to intense pink petals and sepals can frequently be found.

Ophrys bertolinii Moretti

The manifestation of *O. bertolinii* in Monte Gargano does not resemble exactly that of *O. saratoi* and *O. aurelia* in southern France. However, there obviously are similarities concerning the flower: in Italy a black, flat oblong labellum, at the edge recurved; in France a less-recurved edge which is more globular and seems to be larger. The labellum is strongly haired with a reflecting spot in silver or wine-red (France) and blue in Italy. The appendix is well-developed, protruded and yellow. The petals are narrow, linear, very long and rounded at the end. The specimens in Provence have petals which are somewhat eared at the base.

Hybrids

In general hybrids are not easy to recognize. Primary hybrids are frequently described but back-crossings or other mutual hybridizations, which show more characteristics of one of the parents, are not always recognized as such. On the contrary, they are often considered to be a subspecies or a variety. These "subspecies" are lightly described as "species" without even trying to unravell the descent. A characteristic example of this policy is *O. aveyronensis* (J.J. Wood) Delforge: its origin should not be regarded to be *O. sphegodes* (s.s.) without any discussion.

Manifold back-crossings of a "species" like *O. sipontensis* with *O. bertolinii* and *O. incubacea* obviously show a connection with the parents. It is for sure that *O. sipontensis* is not fully isolated as yet.

Groups of hybrids

Groups of hybrids are easily recognized by their large variability within the population. *O. bertoliniformis* (O. & E. Danesch) is a good example. Besides strongly-built plants with small, obtuse leaves and many flowers, tiny plants with oblong leaves and few flowers exist. One stem occasionally has different flowers and even different petals. There is a large variety in form, color, pattern etc. Such a large variety can also be seen in *O. sipontensis* and *O. sancti-caesaris*.

O. sipontensis still has a greater possibility for migration than the smaller groups of hybrids have in southern France, which is due to the use of the landscape by man. Var and Alpes-Maritimes are man-stricken already for a long time by splitting-up and parcelling-out vast areas. Much is already extinct.

The present poster shows for both *O. sipontensis* and *O. sancti-caesaris* the separate and common characteristics of *O. bertolinii* and *O. incubacea*.

Remarkable differences also exist: the white or pink perianth of *O. sipontensis* which is predominantly green for *O. sancti-caesaris* and the flowering-time: *O. sipontensis* at the beginning of April and the hybrid groups of St.Cézaire in the beginning of June. Both flower at a height of 400 up to 600 meters.

For figures see pages 112-113.

1. *Ophrys arachnitiformis*, St.Hilaire, Aude, May 1991.
2. *Ophrys arachnitiformis* x *Ophrys araneola*, Bouisse, Aude, May 1991.
3. *Ophrys araneola*, Bouisse, Aude, May 1991.
4. *Ophrys sipontensis*, San Salvatore, Gargano, April 1991.
5. *Ophrys sipontensis*, San Salvatore, Gargano, April 1992.
6. *Ophrys sipontensis*, Ruggiano, Gargano, April 1979.
7. *Ophrys sancti-caesaris*, St.Cézaire-sur-Siagne, June 1983.
8. *Ophrys sancti-caesaris*, St.Cézaire-sur-Siagne, June 1983.
9. *Ophrys sancti-caesaris*, St.Cézaire-sur-Siagne, June 1983.



1



2



3



4



5



6



7



8



9

Ophrys araneola Reichenb. and *Ophrys arachnitiformis* Gren. & Phil. in France

H. VAN LOOKEN

Ophrys araneola Reichenb.

This species is almost everywhere in France very constant. The leaves, growing in a rosette, are small and shortly egg-shaped. The stout stem measures up to 45 cm in height and has relatively small flowers, which bloom very early. The petals are elongated, narrow and rounded at the tip. The labellum is oval-round with a smooth, distinct yellow margin. The hunches are inconspicuous. The shoulders are hairy as are the upper halves of the edges of the labellum. There is no appendix. Generally there are two, sometimes centrally connected, parallel silver lines, which are widening and returning alongside the shoulders. These markings extend mostly not beyond the middle of the labellum.

Hybrids

In Aude, France, *O. araneola* is strongly influenced by *O. arachnitiformis*. Groups of hybrids are widely spread in the area, but they are not always recognised as such. This hybrid has been named by A. Camus as *O. X broeckii*. Crossings of *O. araneola* with *O. scolopax* can also be found in Aude. Back-crossings are not easily recognised. Hybrids of *O. araneola* with *O. insectifera* can also be found.

For figures see pages 112-113.

Ophrys arachnitiformis Gren. & Phil.

This species can only be found in the mediterranean area. The rosette of leaves is thin with elongated, line- to lanceolated leaves. The stem is flexible with distinct flowers, which are larger compared to those of *O. araneola*. The petals are broader and shorter, mostly bi-coloured, with a strongly curved margin. The labellum is oval-round to elongated and has strongly haired borders. The appendix is less developed. The markings are less variable, resemble a bit those of *O. araneola* and are sometimes more centrally located on the labellum.

Orchids in The Netherlands: the government's policy

J.W. Sneep and H. Dekker

Besides the subspecies and hybrids, 36 species of the orchid family can be found in the Netherlands in a diversity of habitats: wet grasslands, dune valleys, water-meadows, heathlands, marshes, boggy grounds, calcareous grasslands, pine-forests, and deciduous forests. Optimal conditions for the survival of orchids are: generally a wet soil, a poor soil, the lack of pollution, and an adequate management. The severe diminishing of the orchids in The Netherlands is due to a changing use, drying out, over-fertilization, and acidification of the soil.

Protection

In 1973 eight species of orchids have been designated as protected plant-species for the entire country by the Nature Conservation Act. This implicates that picking, cutting, digging out and selling of these species is forbidden. Several orchid areas have been designated as protected nature reserve. In reserves of private nature conservancy organisations orchids are saved as well. A number of municipalities has protected orchids by police-bylaws.

Nature Policy Plan

In the Nature Policy Plan of 1990, the view of the government on the nature policy for the coming thirty years, it has been decided to give special attention to orchids in the forthcoming years. The Department of Nature Conservation, Environmental Protection and Wildlife Management of the Ministry of Agriculture,

Nature Management and Fisheries is at present actively involved in the framing of a specific protection plan for orchids. This plan will provide special measures concerning arrangement, management, education and research for authorities, land-owners, nature and landscape managers, private organisations and persons.

The Consultancy of the Province of Drenthe

The policy of the Consultancy in Drenthe is to protect as many orchids areas as possible and to conduct adequate management. Purchasing is an important way of protecting existing orchids areas. This can be implemented under the so-called "Relation Annotation". Important protected areas are a.o. Drentse A, Havelterberg and Bargerveen. Besides, it is a purpose to create new possibilities for orchid settlement by making new nature areas and the recovery of existing areas. This means a.o. the recovery of the water infrastructure, the removal of polluted upper layers of the soil, the recovery of the relief. New nature areas have been created in the plan Goudplevier and in the upper course of the stream Vledder A.

For the conservation of existing orchid areas, information and instructions are given to managers of nature areas, forests, road- and railroadsides and road slopes with special reference to methods pointing to the conservation and development of orchid populations. This has already resulted in a better management of important orchid populations alongside the railroad between Hoogeveen and Groningen. By implementing subsidy regulations financial sup-

port can be given in favour of the purchase, management and reconstruction of areas of interest.

Monitoring and inventarisation of orchids is stimulated by the Consultancy. In this way, not only

the information on the spreading of the group as-a-whole remains up-to-date, but at the same time important information on the quality of the environment is collected.



Closing of the symposium by L.H. Blom

Contributors

Drs. G.M. Dirkse

Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek
De Dorschkamp
Postbus 23, NL-6700 AA Wageningen

Frau Dr. C. Gack

Universität Freiburg
Institut für Biologie I (Zoologie)
Albertstraße 21a, D-W-7800 Freiburg

Frau Dr. Ute Grimm

Bundesamt für Ernährung und Forstwirtschaft
Artenschutz, Referat 28 - Wissenschaftliche Behörde
Mallwitzstraße 1-3, D-W-5300 Bonn 2

Mrs. M.H.S. Light M.Sc.

University of Ottawa
Service for Continuing Education
139 Louis Pasteur, Ottawa, Ontario, Canada K1N 6N5

M. MacConaill

174 rue Jolicoeur, Hull, Québec, J82 1C9 Canada

Prof.Dr. H.E. Paulus

Universität Wien
Institut für Zoologie, Abt. Evolutionsbiologie
Althanstraße 14, A-1090 Wien

H.R. Reinhard

Probsteistraße 77, CH-8051 Zürich

Dr. J. van der Straaten

Katholieke Universiteit Brabant

Sociale Faculteit, afd. Vrijetijdswetenschappen

Roggestraat 54, NL-5025 MB Tilburg

Dr. L. Vanhecke

Nationale Plantentuin van België

Domein van Bouchout, B-1860 Meise

Dr. G. van Vliet

CITES Secretariat

6, rue du Maupas, CH-1000 Lausanne

Dr. J.H. Willems

Rijksuniversiteit Utrecht

Vakgroep Botanische Oecologie en Evolutiebiologie

Sorbonnelaan 16, NL-3584 CA Utrecht

Prof.Dr.Ing. E. Willing

Curtiusstraße 90, D-W-1000 Berlin 45

Participants

Abels, Günter

Sudetenstraße 67, D-47249 Duisburg

Bennink, H.

De Magnolia, 12, NL-7701 W Dedemsvaart

Berg, C. v.d.

Camera Obscurastraat 106, NL-3813 Amersfoort

Bik, L.P.M., Universiteit Utrecht, Botanische Oecologie en Evolutiebiologie

Sorbonnelaan 16, NL-3584 CA Utrecht

Billenstein, H. und Frau H., Palmengarten Frankfurt

Zeppelinallee 26, D-60325 Frankfurt/M

Birken, Siegmund

Behringstraße 9, D-49477 Ibbenbüren

Bleylevens, hr en mevr. P.

Rolduckerweg 52, NL-6369 GV Simpelveld

Blom, L.H.

Le Lard, F-46090 Le Montat

Boer, E.R. de, Universiteit Amsterdam

Zuiderkruisstraat 64, NL-1622 ZC Hoor

Bogaerts, J., Staatsbosbeheer

Pontanusstraat 49, NL-5921 GP Venlo/Blerick

Bohemen, H. van

Holierhoek 36, NL-2636 EK Schipluiden

Born, Reinhard

Sandgasse 3, D-37355 Bernterode

Brederoo, P.

Cobetstraat 73, NL-2313 KB Leiden

Brinke, H.W. ten

Dreef 33, NL-6996 BA Drempt

Bronsema, F.B.F., Universiteit Wageningen, Vakgr. Plantencytologie en -morfologie

Troelstraweg 89, NL-6702 AH Wageningen

Bruggen, H.W.E. en mevr. A. van

Linthorst Homanstraat 19, NL-1963 KM Heemskerk

Bult, W.F.

Treubstraat 6, NL-6415 EP Heerlen

Bussche, W. van den

Heihoekstraat 33, B-2770 Nieuwkerken-Waas

Buter, C.G.

Looiersveld 48, NL-5121 KE Rijen

Cailliau, M.

Hof van Riethlaan 15, B-2640 Mortsel

Cingel, N.A. v.d.

Hooiweg 185, NL-9765 EG Paterswolde

Claessens, J.

Moorveld 3 a, NL-6243 AW Geulle

Dam, mevr. C. van, Inform. en KennisCentr. Dir. Natuur, Bos, Landschap en Fauna
 Postbus 20023, NL-3502 LA Utrecht
 Dekker, H., Natuur, Bos, Landschap en Fauna Drenthe
 Mortonhof 42, NL-7908 AP Hoogeveen
 Demollin, H., Staatsbosbeheer
 Lindeweg 3, NL-6367 CH Voerendaal
 Dirkse, G.M., IBN-DLO
 Postbus 23, NL-6700 AA Wageningen
 Dübendorfer, Frau Gertrud
 Bachstraße 12, CH-8303 Bassersdorf ZH
 Essink, J. en mevr. L.
 Jan van Scorellaan 7, NL-1701 VA Heerhugowaard
 Faber, G.F.
 Lange Heul 229, NL-1403 NK Bussum
 Flier, W.G., Inst.v.Planteziektek.Onderz. (IPO-DLO)
 Oudsmidsestraat 13, NL-4033 AW Lienden
 Fockens, F.H., Stichting Fondsen KNNV
 Thorbeckelaan 24, NL-2811 CE Rijswijk
 Fredriks, H. en mevr. Ch.
 Noorder Tuindorpslaan 22, NL-2015 HK Haarlem
 Gathoye, Jean-Louis, Université de Liège, Département de Botanique
 Avenue Albert 1er, 48, B-4600 Visé
 Gözl, Peter
 Geerackerweg 26, CH-8408 Winterthur
 Graatsma, B.G.,
 Koningsplein 9, NL-6224 EB Maastricht
 Grimm, Frau Ute, Bundesamt f. Ernährung u. Forstwirtschaft, Artenschutz, Ref.28
 Mallwitzstraße 1-3, D-53177 Bonn
 Grooten, P.H.A., Stichting Instandhouding Kleine Landschapselementen
 Retersbeek 15, NL-6343 PH Klimmen
 Gügel, Ernst
 Millöckerstraße 40 a, D-81477 München
 Haeseryn, W.
 Bijleveldsingel 60 a, NL-6524 AE Nijmegen
 Hamel, G. und Frau R., Landesumweltamt Brandenburg
 Straße der Jugend 7, D-15518 Heinersdorf
 Hansen, Herr und Frau R.-B.
 Wilhelm-Schussen-Weg 5, D-72074 Tübingen
 Heest-Verloop, mevr. J.M. van
 Op ten Noortlaan 3, NL-6711 JS Epe
 Hennekens, S.M., IBN
 Bosrandweg 20, NL-6704 PH Wageningen
 Hermans, J.T.,
 Hertestraat 21, NL-6067 ER Linne

Hoopen, D.J.W. ten
 Meppelenweg 76, NL-7707 CP Balkbrug
 Houter, P. den
 Rigelstraat 64, NL-1223 AV Hilversum
 Hubers-Brederoo, H.J. en mevr. G.
 Jul. de Lannoylaan 63, NL-5582 EB Waalre
 Jansen, G.
 Jan van Zutphenstraat 9, NL-2037 VA Haarlem
 Jansen, W.D.
 Alkmaarstraat 173, NL-1024 TN Amsterdam
 Jussen, M.H., Staatsbosbeheer
 Maastrichterlaan 178, NL-6291 EW Vaals
 Kapteijns, F.
 Jeroen Boschstraat 8, NL-5062 CE Oisterwijk
 Kapteyn den Bourmeester, D.W.
 Ligusterlaan 3, NL-2015 LH Haarlem
 Kerp-van den Brink, H. en mevr. W.
 Heekweg 69, D-48161 Münster
 Kinderen, G. van der
 Ginstdreef 32, B-9820 Merelbeke
 Kleynen, J.W.M.
 Prins Constantijnlaan 6, NL-6241 GH Bunde
 Koopmans, D. en mevr. E., bestuur KNNV
 Bongerdplein 1, NL-8162 AW Epe
 Kretzschmar, Horst
 Homberger Straße 47, D-36251 Bad Hersfeld
 Kreutz, C.A.J. en mevr. M.
 Oude Landgraaf 35 a, NL-6373 BE Landgraaf
 Kubbe, E.
 Pieter Huyssensweg 11, NL-5624 AK Eindhoven
 Light, Mrs Marilyn, University of Ottawa, Service for Continuing Education
 139 Louis Pasteur, Ottawa, Ontario, K1N 6N5 Canada
 Littel, A., Stichting Uitgeverij KNNV
 Roodborststraat 26, NL-2333 VR Leiden
 Lodewijk, J.
 Deckerstraat 30, NL-2023 DR Haarlem
 Looken, H. van
 Bredabaan 877, B-2930 Brasschaat
 Lünsmann, Uwe
 Unterstraße 11, D-42107 Wuppertal
 MacConaill, Michael
 174 rue Jolicoeur, Hull, Québec, J8Z 1C9 Canada
 McKendrick, Mrs Sheena L., University of Cambridge, Dept. of Plant Sciences
 Downing Street, Cambridge, CB2 3EA England

Meijden, R. van der, Rijksherbarium / Hortus Botanicus
 Postbus 9514, NL-2300 RA Leiden
 Meijer-Yang, mevr. C.C.H.
 Zonnedaauwstraat 7, NL-9404 JP Assen
 Molenaar, P.
 Regentesselaan 18, NL-3818 HJ Amersfoort
 Mulder, T.J.D., Provincie Limburg
 Postbus 5700, NL-6202 MA Maastricht
 Neer, J.T.E. van
 Eykerstraat 7, NL-6061 GS Posterholt
 Oosterbaan, J.
 Rijksstraatweg 15, NL-9756 AA Glimmen
 Ozinga, W.A.
 Agricolahof 1, NL-9752 NM Haren
 Paulus, H.F., Universität Wien, Institut für Zoologie, Abteilung Evolutionsbiologie
 Althanstraße 14, A-1090 Wien
 Peter-Mettler, R. und Frau D.
 Ringstrasse 23, CH-4600 Olten
 Prins-Heijkoop, W. en mevr. J.
 Zwartendijk 39a, NL-2681 LP Monster
 Ramsay, Mrs M.M., Royal Botanic Gardens
 Kew, Richmond, Surrey, TW9 3AB England
 Reinecke, F.
 Achterkamp 103, D-24106 Kiel
 Reinhard, H.R. und Frau R.
 Probsteistr. 77, CH-8051 Zürich
 Reuvers-van Kampen, J.T.A. en mevr. B.E.
 H.M.H. Coenradistraat 13, NL-3123 CM Schiedam
 Roy, F. van
 Vlasmeerstraat 8, B-3588 Hechtel
 Rückbrodt, D. und Frau U.
 Europaring 22, D-68623 Lampertheim
 Sahlfrank, Volker,
 Fleerstraße 41, D-32107 Bad Salzuflen
 Schoon, C.F., Sector Beheer, Gemeentewaterleidingen Amsterdam
 Zilkerduinweg 312, NL-2191 AS De Zijk
 Seckel, B.J.
 Langkampweg 1, NL-8101 AR Raalte
 Sneep, J.W., Directie N.B.L.F., Ministerie Landbouw, Natuurbeheer en Visserij
 Postbus 20401, NL-2500 EK Den Haag
 Straaten, J. van der & mevr. M. Verhagen, Kathol.Univ. Brabant/Sticht. Saxifraga
 Roggestraat 54, NL-5025 MB Tilburg

Terpe H.J. und Frau B. Sbrzesny, Bund für Umwelt- und Naturschutz Sachsen
 H.-Marchwitza-Str. 28/403, D-04279 Leipzig
 Toussaint-Klopfenstein, Ph. en mevr. E.
 J.B. Serkeynstraat 25, B-1090 Brussel
 Tyteca, Daniel, Université Catholique de Louvain
 Chemin du Cramignon 1, B-1348 Louvain-La-Neuve
 Vaessen, A., Stichting Uitgeverij KNNV
 Oudegracht 237, NL-3511 NK Utrecht
 Vanhecke, L., Nationale Plantentuin van België
 Domein van Bouchout, B-1860 Meise
 Veldhuizen, G.H. van
 Klarwaterboslaan 29, NL-3881 LR Putten
 Wenker, Dieter
 Lindenstraße 2c, D-44289 Dortmund
 Westra, D.,
 Keizer Hendrikstraat 14, NL-6901 EV Zevenaar
 Westreenen, F.S. van
 Eckelraderweg 1, NL-6247 NE Gronsveld
 Wieringen, G.J. van
 Heidepad 4, NL-6584 CX Molenhoek (L)
 Wijngaarden, E.J. van
 Jan Kooiweg 8, NL-3411 ER Lopik
 Willems, J.H., Universiteit Utrecht, Botanische Oecologie en Evolutiebiologie
 Sorbonnelaan 16, NL-3584 CA Utrecht
 Willing, E. und Frau B.
 Curtiusstraße 90, D-12205 Berlin
 Wolters, J.M.G.
 Dr. Ariënsstraat 11, NL-6061 GL Posterholt
 Zaiss, Heinz-Werner
 Ringstraße 34, D-91080 Marloffstein

Eurorchis 92, proceedings of the international symposium on European orchids, Nijmegen, The Netherlands. Contributors: C. Gack, U. Grimm, M.H.S. Light, M. MacConnail, H.E. Paulus, H.R. Reinhard, J. van der Straaten, L. Vanhecke, G. van Vliet, J.H. Willems, E. Willing.

Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse
Natuurhistorische Vereniging
in co-operation with
Stichting Europese Orchideeën van de KNNV
1994