

Bestäubung bei Europäischen Orchideen zwischen Allogamie und Autogamie – einige Beispiele

Jean CLAESSENS & Jacques KLEYNEN

Keywords:

Orchidaceae; *Epipogium aphyllum*, *Neottianthe cucullata*, *Chamorchis alpina*, *Malaxis monophyllos*, *Limodorum abortivum*, *Pseudorchis albida*, *Corallorhiza trifida*; pollination, allogamie, autogamie, geitonogamie, column structure.

Zusammenfassung/ Summary:

CLAESSENS, J. & J. KLEYNEN (2012): Bestäubung bei Europäischen Orchideen zwischen Allogamie und Autogamie – einige Beispiele (Pollination in the European orchids – Some examples) - Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. Beiheft 8; 2012: 14-32.

In der Bestäubungsbiologie wird unterschieden zwischen Allogamie, Autogamie und einer Mischung von beiden Bestäubungsarten. Allogame Blüten zeigen ein buntes Muster von Anpassungen an die Vorzüge der Bestäuber. Daten deuten darauf hin, dass Hummeln höchstwahrscheinlich die Hauptbestäuber von *Epipogium aphyllum* sind. Verschiedene Male wurde beobachtet wie *Neottianthe cucullata* von Hummeln bestäubt wurde. *Chamorchis alpina* ist attraktiv für zwei Gruppen von Bestäubern: Ameisen (vor allem *Formica lemami*) sowie Käfer und Schlupfwespen. Die Anwesenheit von Ameisen scheint andere Bestäuber auszuschließen. *Malaxis monophyllos* wird vor allem von Pilzmücken bestäubt (*Mycomya fimbriata*). *Limodorum abortivum* wird gelegentlich von Wildbienen (*Anthophora* sp.) bestäubt, ist aber hauptsächlich autogam, bedingt durch Veränderungen in der Säulchenstruktur. *Pseudorchis albida* zeigt beide Arten der Bestäubung. Die Autogamie wird erleichtert durch die Konstruktion des Säulchens. Rüsselzünsler (*Crambidae*) scheinen die Hauptbestäuber zu sein; fünf verschiedene Arten wurden als Bestäuber beobachtet. *Corallorhiza trifida* ist obligatorisch autogam. Obwohl Tanzfliegen (*Empididae*) die Blüten regelmäßig besuchen, können sie nicht als Bestäuber auftreten, weil normalerweise die Narbe schon vor Öffnung der Blüten mit eigenem Pollen belegt ist.

Pollination biology distinguishes between allogamy, autogamy and a mixture of both pollination modes. Allogamous flowers show a variety of adaptations to match the

preference of the pollinator. Data indicate that bumblebees are most probably the regular pollinators of *Epipogium aphyllum*. Various observations of bumblebees pollinating *Neottianthe cucullata* are reported. *Chamorchis alpina* attracts two groups of pollinators: ants (mainly *Formica lemni*), or beetles and ichneumoid wasps. The presence of ants seems to exclude other pollinators. *Malaxis monophyllos* is mainly pollinated by fungus gnats (*Mycomya fimbriata*). *Limodorum abortivum* is incidentally pollinated by bees (*Anthophora* sp.) but is mainly autogamous, due to changes in the column structure. *Pseudorchis albida* shows both modes of pollination. Autogamy is facilitated by the construction of the column. Grass moths (*Crambidae*) seem to be the main pollinators; five different species acting as pollinator were observed. Although Empid flies (*Empididae*) show interest in the flowers of *Corallorhiza trifida*, they cannot act as pollinator, because the flowers are generally pollinated before anthesis. This species shows obligatory autogamy.

1. Einleitung

Über die europäischen Orchideen erscheint jedes Jahr eine Fülle an neuen Artikeln, die sich meistens mit der Verbreitung oder Beschreibung neuer Arten befassen. Über die Bestäubung der Orchideen wird viel weniger geschrieben. VÖTH (z.B. 1975, 1982a,b, 1983, 1984, 1999) beschrieb viele neue Bestäuber vieler Orchideenarten. Die Publikationen von PAULUS (z.B. 1998, 1999, 2000, 2001a,b) und PAULUS & GACK (z.B. 1990a,b,c) beschäftigen sich vor allem mit der Bestäubung der Gattung *Ophrys*.

Bei der Bestäubung spielt die Struktur des Säulchens eine wichtige Rolle. Sie bestimmt, an welcher Stelle die Pollinien befestigt werden und ob ein oder zwei Pollinien auf einmal entfernt werden. Auch die An- oder Abwesenheit von Nektar in den Blüten beeinflusst die Besucherzahl. Blüten ohne Nektar, die sogenannten Nektartäuschblumen haben zwar viel weniger Besucher, aber zeigen auch eine höhere Rate an allogamer Bestäubung, weil die Bestäuber schneller von der einen zur anderen Pflanze wechseln. Bei Blüten mit Nektar gibt es verhältnismäßig viel Geitonogamie (Nachbarbestäubung), was zu schlechter entwickeltem Samen führt. Kleine Veränderungen in der Säulchenstruktur (zurückgebildetes Klinandrium, nicht funktionelles Klebscheibchen, lockere Struktur der Pollinien, veränderte Stellung der Narbe) können dazu führen, dass eine Art fakultativ oder obligatorisch autogam wird.

Struktur des Säulchens

*Das Säulchen einer Orchidee ist ein für die Orchideen typisches Gebilde. Es besteht aus der Verwachsung von einem Staubblatt, Griffel und Narbe (mit Ausnahme von *Cypripedium*). Die Pollenkörner sind zusammengefügt zu einer mehr oder weniger kompakten Pollenmasse, einem Pollinium. Das Pollinium kann einen Fortsatz haben in Form eines Pollenstielchens und einem Klebscheibchen. Pollinium, Pollenstielchen und Klebscheibchen zusammen bilden ein Pollinarium.*

Das Klebscheibchen ermöglicht den Transport durch Insekten. Es können ein oder zwei rundliche Klebscheibchen gebildet werden, die öfter von einem schützenden Häutchen bedeckt werden, dem Börschen. Ein Klebscheibchen kann aber auch in Form eines Kügelchens Klebstoff (oft bedeckt von einem dünnen Häutchen) auftreten.

Die Narbe ist meistens dreilappig und befindet sich entweder unterhalb der Anthere oder bildet zwei Narbenlappen links und rechts des Sporneingangs.

Bei der Bestäubung wird unterschieden zwischen Allogamie und Autogamie. Bei Allogamie oder Fremdbestäubung wird ein Insekt benötigt zum Transport der Pollinien oder Pollinarien von einer Blüte zur anderen. Die Pollenkörner kleben fest zusammen und können nicht spontan auf der Narbe landen. Bei dieser Bestäubungsmethode werden die Pollinien oder Pollinarien an ein Insekt angeheftet und vom Insekt zu einer anderen Blüte derselben Pflanze oder zu einer Blüte einer anderen Pflanze transportiert.

Bei Autogamie gelangen die Pollinien oder Teile davon ohne Hilfe von Insekten auf die eigene Narbe. Die Pollinien haben eine losere Konsistenz, wodurch die Pollinien einfacher auseinander fallen können. Die Struktur der Narbe ist meistens der Bestäubungsart angepasst.

Es gibt viele Übergänge zwischen reiner Allogamie und reiner Autogamie. Wenn ein Insekt ein Pollinium oder Pollinarium einer Blüte entfernt und dann zu einer anderen Blüte derselben Ähre geht und diese mit dem mitgebrachten Pollinarium bestäubt, dann wird dies Geitonogamie oder Nachbarbestäubung genannt. Zwar wird das Pollinarium von einem Insekt transportiert, aber es gibt keine Mischung des Erbmateri als. Genetisch gesehen steht diese Art der Bestäubung der Autogamie gleich.

Bei einer autogamen Pflanze können durch das Herumkriechen der Insekten bei der Suche nach Nektar Bruchteile von den Pollinien aufgelockert werden und dann spontan auf der eigenen Narbe fallen (CLAESSENS & KLEYNEN 2011, BERGER 2012). Aber durch die Aktivitäten dieser Insekten können auch Bruchstücke zu einer anderen autogamen oder allogamen Orchidee transportiert werden. Thrips (Fransenflügler, *Thysanoptera*) findet man häufig auf Blüten. Diese Insekten haben Flügel mit Haaren auf beiden Seiten, sodass sie gut geeignet sind, um Bruchstücke von Pollinien zu verschleppen.

Besucher und Bestäuber

Besucher sind Insekten, die sich auf einer Blüte aufhalten, aber die keine Pollinien oder Pollinarien transportieren.

Bei Bestäubern unterscheidet man gesicherte und potentielle Bestäuber. Gesicherte Bestäuber sind Insekten bei denen der ganze Prozess der Bestäubung beobachtet wurde: von der Entfernung der Pollinien über den Transport der Pollinien bis zur Belegung der Narbe einer anderen Blüte mit mitgebrachten Pollinien oder Pollinarien. Bestäuber gehen gezielt zu einer Blüte und zeigen durch ihr Suchverhalten, dass sie wissen, wie die Blüte angefliegen werden muss und wo der Nektar sich befindet. Sie tragen oft mehrere Pollinien oder Pollinarien, die zeugen von Besuchen an diversen Orchideenblüten.

Potentielle Bestäuber sind Insekten, die mit Pollinien gesehen werden, aber bei denen nicht der ganze Prozess von Entfernung der Pollinien/ Pollinarien bis Belegung der Narbe beobachtet wurde. Zufällige Bestäuber sind Insekten die beim Herumkriechen bei der Suche nach Nektar zufälligerweise mit dem Klebscheibchen in Kontakt kommen und so Pollinien/Pollinarien oder Bruchteile davon entfernen. Dies ist aber nur ein sehr seltenes oder einmaliges Ereignis. Die Insekten zeigen kein gezieltes Verhalten.

Es gibt verschiedene Kategorien von Bestäubern: *Hymenoptera* oder Hautflügler, die wichtigste Bestäuber-Gruppe, wozu Bienen, Hummeln und Ameisen gehören; die *Lepidoptera* oder Schmetterlinge; die *Coleoptera* oder Käfer und die *Diptera* oder Zweiflügler, eine Gruppe wozu Fliegen und Mücken gehören.

In diesem Artikel werden einige Beispiele von allen Kategorien der Bestäubung gegeben: Allogamie, eine Mischung aus Allogamie und Autogamie und reine Selbstbestäubung.

2. Allogamie

Blüten, die von Insekten bestäubt werden, haben bestimmte, an die Insekten und deren Benehmen angepasste Merkmale. Sie zeigen auffällige Farben oder ein bestimmtes Muster der Lippe, sie bieten einen guten Landungsplatz für die Insekten und sind meistens gut zugänglich, ihre Pollinien haben eine feste Konsistenz, es sind ein oder zwei Klebscheibchen vorhanden, sodass die Pollinien am Bestäuber befestigt werden können und die Narbe ist sehr klebrig und meistens konkav, damit sie schon Bruchteile von Pollen festhalten kann.

Von der Bestäubung und den Bestäubern einiger Orchideenarten war bis jetzt nur wenig oder fast nichts bekannt, weshalb wir diese Arten und ihren Bestäubungsprozess hier näher vorstellen wollen.

2.1 *Epipogium aphyllum*

E. aphyllum hat überhängende Blüten, die nicht resupiniert sind: die Lippe weist nach oben und das Säulchen nach unten. Die Lippe ist besetzt mit rötlichen Krausen. Die Blüten sind gut zugänglich und haben einen Sporn der keinen Nektar enthält. Die Pflanzen sind nur kurzlebig, demzufolge geht die Fruchtbildung sehr schnell: nach der Befruchtung ist der Samen in zehn bis vierzehn Tagen reif.

Über die Bestäubung gibt es sehr wenige Informationen. Die wichtigste und ausführlichste Beschreibung kam von ROHRBACH (1866), der schilderte wie eine Hummel, *Bombus lucorum*, die Blüte von *E. aphyllum* besuchte. Aus ROHRBACHS Beschreibung sowie aus unseren eigenen Beobachtungen (CLAESSENS & KLEYNEN 2005) können wir schildern, wie eine Pollinientnahme und Bestäubung vor sich geht. Eine Hummel landet auf der Lippe und findet dabei am Lippenrand guten Halt. Sie kriecht dann weit nach oben in den Sporn auf der Suche nach Nektar. Beim Verlassen des Sporns berührt die Hummel das von einem empfindlichen Häutchen umhüllte Klebscheibchen, das bei der Berührung platzt, wodurch die beiden Pollinarien an den Kopf der Hummel geklebt werden. Nach der Entnahme biegen sich die Pollenstielchen nach vorne, sodass sie gestreckt auf dem Kopf der Hummel liegen. Gleichzeitig bie-



Abb. 1: *Epipogium aphyllum*; Wildenstein (A), 7. Juli 2010 [Jacques KLEYNEN].

gen die Pollinien nach vorne, so dass sie in der optimalen Position sind um beim Besuch der nächsten Blüte die Narbenoberfläche zu erreichen.

Weil nach ROHRBACH überhaupt keine Beobachtungen mehr von Bestäubern publiziert wurden, hat man oft angenommen dass *E. aphyllum* autogam ist (VÖTH 1994, TAYLOR & ROBERTS 2011), aber durch die Struktur der Blüte, wo sich die Pollinien unterhalb der Narbe befinden, ist Autogamie unmöglich (GODFERY 1933, SUMMERHAYES 1951). In letzter Zeit gab es verschiedene Beobachtungen von Bestäubern (BOURNÉRIAS & PRAT 2005, ULRICH 2008a,b, CLAESSENS & KLEYNEN 2011) oder Berichte von Fruchtausatz (KOPYLOV-GUS'KOV et al. 2006, ULRICH 2008a, b, CLAESSENS & KLEYNEN 2011, MEIER 2012). Wir

meinen deshalb, dass *E. aphyllum* nicht oder nur in extremen Ausnahmefällen autogam ist und in der Regel allogam bestäubt wird von Hummeln.

2.2 *Neottianthe cucullata*

Diese zarte Pflanze hat einen mehr oder weniger einseitigen Blütenstand mit kleinen Blüten. Sepalen und Petalen bilden einen verlängerten, geschlossenen Helm. Die Lippe ist dreilappig und schräg nach unten gerichtet und endet in einem nach unten gebogenen Sporn, der Nektar enthält. Bis jetzt gab es keine Berichte über einen Bestäuber dieser Orchideenart, obwohl die Blütenmerkmale (Lippe mit Saftmal, gut zugängliche Blüte, Sporn mit Nektar) darauf deuten. Bei mehreren Gelegenheiten konnten wir beobachten, wie eine Ackerhummel (*Bombus pascuorum*) Blüten besuchte, Pollinarien entfernte und Narben mit Pollen belegte. Die Ackerhummeln hatten offensichtlich schon früher Blüten von *N. cucullata* besucht, denn sie flogen gezielt auf die



Abb. 2: *Bombus pascuorum* als Bestäuber von *Neottianthe cucullata*; Augustow (PL), 29. Juli 2008 [Jacques KLEYNEN].

untersten offenen, noch frischen Blüten zu. Sie landeten auf der Lippe mit dem Kopf in Richtung des Säulchens und fingen unvermittelt an, im Sporn nach Nektar zu suchen. Sie besuchten alle Blüten des Blütenstandes und krochen dabei von unten nach oben. Dann flogen sie zu einem weiteren Blütenstand. Durch ihr Verhalten verursachen sie eine erhebliche Geitonogamie-Rate. In sechs Fällen trugen die Hummeln mehrere Pollinarien, die an ihrem langen Rüssel befestigt waren. Die Klebscheibchen des Pollinariums von *N. cucullata* sind lang und schmal und dadurch sehr gut zur Befestigung an einem langen, kräftigen Rüssel geeignet.

Auch PRESSER (2006) beobachtete *B. pascuorum* als Bestäuber. Obwohl es noch mehr Nachweise bedarf, um stichhaltige Aussagen zu machen, sind wir der Überzeugung, dass diese ersten Beobachtungen von Hummeln als Bestäuber von *N. cucullata* und vor allem deren Verhalten darauf deuten, dass Hummeln reguläre Bestäuber sein können.

2.3 *Chamorchis alpina*

C. alpina ist eine unauffällige, kleine, grüne Pflanze mit gelblich-grünen Blüten. Die Blütenblätter sind zusammengeneigt zu einem Helm. Die Lippe ist gelblich mit einem grünen Zentrum. An der Lippenbasis sowie im oberen Mittelteil der Lippe wird Nektar abgesondert, es ist kein Sporn vorhanden. Wegen der sehr exponierten hochgelegenen Wuchsorte, an denen wenige Insekten fliegen und wegen des hohen Fruchtansatzes wurde Selbstbestäubung vermutet (ZIEGENSPECK 1936, HAGERUP 1953, PAULUS 2005). Obwohl wir viele Blüten untersuchten, haben wir niemals Autogamie feststellen können. Die



Abb. 3: *Formica lemani* als Bestäuber von *Chamorchis alpina*; Passo Giau (I), 6. Juli 2007 [Jean CLAESSENS].

Pollinien haben eine feste Konsistenz, die auch beim Altern der Blüte erhalten bleibt. Trotzdem zählten wir einen sehr hohen Fruchtansatz, der im Schnitt zwischen 68 und 81% lag (CLAESSENS & KLEYNEN 2011), ein Indiz für die Aktivitäten eines Bestäubers.

Unsere Beobachtungen sowie Angaben in der Literatur ergaben dass es zwei Kategorien von Bestäubern gibt: eine Gruppe bilden die Ameisen, vor allem *Formica lemani* (BAUMANN 2005, FRANCON 2005, BAUMANN & BAUMANN 2010, CLAESSENS & KLEYNEN 2011, SCHIESTL & GLASER 2012). Normalerweise sind Ameisen keine guten Bestäuber, weil ihre Körper mit einer antibiotischen Schicht bedeckt sind, wodurch die Lebensfähigkeit der Pollenkörner verringert wird.

Da aber die Pollinien bei den Orchideen auf Pollenstielchen stehen, erhalten sie ihre Keimkraft. Ameisen sind anderen Insekten gegenüber aggressiv und verjagen mögliche andere Bestäuber. Deshalb sahen wir an den Wuchsorten, wo Ameisen präsent waren, fast keine anderen Bestäuber. Die Ameisen wurden stark angezogen vom Nektar in den Blüten von *C. alpina* und krochen dauernd von Blüte zu Blüte, was zu einer hohen Rate an Geitonogamie führte. Beobachtungen in der Schweiz ergaben das gleiche Bild.

An Stellen, wo es keine Nester von Ameisen gab, kamen andere Bestäuber vor wie Schlupfwespen und Käfer (CLAESSENS & KLEYNEN 2011). Beobachtungen in der Schweiz (Oberengadin) ergaben das gleiche Bild.

C. alpina ist eine allogame Pflanze, die Insekten zur Bestäubung braucht. Obwohl sie an insektenarmen Standorten steht, ist sie eine gute Nektarquelle, die dadurch doch viele Besucher und Bestäuber anlocken kann.

2.4 *Malaxis monophyllos*

M. monophyllos ist eine unscheinbare, grüne Pflanze mit vielen, winzigen Blüten, die 360° gedreht sind, wodurch die Lippen nach oben stehen. Das Innere der Lippe ist matt grün und sieht wie bereift aus. Am Grunde der Lippe ist ein dreieckiges, etwas erhöhtes, glänzendes Gewebe, das den Eindruck erweckt, dass hier Nektar abgesondert wird. In jungen Blüten kann man hier kleine Tropfen Flüssigkeit finden, wovon wir aber nicht wissen ob dies tatsächlich Nektar ist. Die Pollinien sind wachsartig und mit ihrer Spitze befestigt an das Klebscheibchen, hier in Form eines Tropfens glasartiger Klebstoff. Sie werden ungefähr zur Hälfte bedeckt vom weißlichen Häutchen der Anthere.

Auch von *M. monophyllos* waren bis jetzt keine Bestäuber bekannt. Es wurden Pilzmücken (ZIEGENSPECK 1936) oder Fliegen (KÜNKELE & BAUMANN 1998) vermutet. In mehrjährigen Beobachtungen in den Bayerischen Alpen sowie in den Dolomiten stellte sich heraus, dass diese Orchideenart vorallem von Pilzmücken (*Mycetophilidae*) besucht wird. Kleinere Arten zeigten deutliches Interesse, besuchten die Blüten und inspizierten diese auf Nektar, aber eine Pollinien-Entnahme wurde nie beobachtet. Eine große Pilzmücke, *Mycomya fimbriata*, war in den Dolomiten der Hauptbestäuber (CLAESSENS & KLEYNEN 2011). Sie war zu groß für die viel kleinere Blüte und benutzte Sepalen und Stängel zum Festhalten. Sie inspizierte die Lippe und vorallem den Lippengrund und musste sich dabei in die Blüte biegen. Dabei berührte sie das Klebscheibchen (das bei dieser Orchidee nach oben weist) und bekam die beiden Pollinien ans Kinn festgeklebt. Einige Mücken trugen einen ganzen Klumpen an Pollinien, einen Beweis dafür, dass sie mehrere Blüten besucht und bestäubt hatten. Die Mücken gingen von Blüte zu Blüte, was ein hohes Maß an Geitonogamie verursacht.

Auch Scheufliegen (*Heleomyzidae*) zeigten großes Interesse, wurden aber nur einmal mit Pollinien beobachtet. Ihr Verhalten sowie die zur Pollinien-Entnahme geeignete Größe könnten darauf hinweisen, daß sie auch gelegentliche oder regelmäßige Bestäuber sein könnten. Dazu braucht es aber mehr Beobachtungen.



Abb. 4: *Mycomya fimbriata* als Bestäuber von *Malaxis monophyllos*; Passo tre Croci (I), 10. Juli 2008 [Jean CLAESSENS].

3. Allogamie und Autogamie

3.1 *Limodorum abortivum*

L. abortivum hat Blüten, die weit offen sind, eine gelenkige Lippe und einen Sporn, worin reichlich Nektar abgesondert wird. Abhängig von der Witterung können die Blüten aber auch fast oder ganz geschlossen bleiben. Es gibt fast keine Berichte über die Bestäubung von *L. abortivum*, mit Ausnahme von KUGLER (1977), der berichtet über *Anthophora* Bienen, die Blüten anfliegen und in ungefähr die Hälfte aller Fälle auch besuchten. Die Besuche waren immer sehr kurz, fast immer wurde nur eine Blüte besucht. Es wurde auch die Entnahme von Pollinien beobachtet, und mehrere Blüten waren bestäubt. Meistens aber waren die Narben mit eigenen Pollinien belegt.

Wir beobachteten die Bestäubung von *L. abortivum* in Süd-Frankreich, im Departement Var (CLAESSENS & KLEYNEN 2011). An den meisten Standorten beobachteten wir überhaupt keine besuchenden Insekten, aber an einigen Standorten hatten *Anthophora* Bienen die Pflanzen von *L. abortivum* in ihrer Inspektions-Runde aufgenommen. Die Bienen flogen immer wieder rund und landeten nur selten auf einer Blüte. Auffallend war aber, dass die meisten Bienen auf dem Rücken Pollinien trugen, einen Beweis dafür, dass sie schon Blüten besucht hatten. Sie flogen immer gezielt auf die Blüten zu und landeten mit schon ausgestreckten Mundwerkzeugen auf der Vorderlippe, wo sie gleich anfangen, im Sporn nach Nektar zu suchen. Auch hier waren die Besuche sehr kurz, meistens wurde nur eine Blüte besucht. Wir beobachteten aber mehrere Male, dass sie mitgebrachte Pollinien an der Narbe abstreiften und wieder neue Pollinien auf dem Rücken geklebt bekamen. Außer *Anthophora* Bienen sahen wir auch zweimal Hummeln (einmal mit Pollinien) und ferner auch Besuche von der Harzbiene *Anthidium septemdentatum*, die auch von GODFERY (1922) als Bestäuber beobachtet wurde, sowie Furchenbienen (*Lasioglossum* sp.). Die *Anthophora* Bienen waren aber deutlich in der Mehrzahl und wahrscheinlich auch die Hauptbestäuber, aber dazu braucht es noch mehr Beobachtungen.

Meistens aber findet man überhaupt keine Bestäuber. Die Blüten können dabei geöffnet oder weitgehend geschlossen bleiben, was oft der Fall ist,



Abb. 5: *Anthophora* spec. als Bestäuber von *Limodorum abortivum*; La Bouverie (F), 4. Mai 2009 [Jean CLAESSENS].

besonders bei ungünstiger Witterung. Beobachtungen in Frankreich (Departementen Isère, Aveyron, Var) und anderen Länder (Spanien, Portugal) zeigten ein gleiches Muster: es waren keine Pollinien entfernt, und die Narbe war im Allgemeinen nicht mit fremden Pollen belegt sondern nur mit dem eigenen Pollen. Autogamie scheint bei *L. abortivum* eher Regel als Ausnahme zu sein. Schon PEDICINO (1874), FREYHOLD (1877) und GUIGNARD (1886) wiesen hierauf hin. Autogamie wird durch einige Anpassungen gefördert. *L. abortivum* hat ein Klebscheibchen, das aber in autogamen Blüten oft nicht funktionieren kann, weil das Häutchen, welches den Klebstoff umhüllt zu dick ist und bei Berührung nicht zerreißt. Dieses Phänomen findet man vor allem bei Blüten, die sich nicht öffnen. Wenn eine Blüte nicht bestäubt wird, biegt die Anthere sich während der Entwicklung weiter nach vorne, wodurch der Pollen in den Narbenschleim gedrückt wird (CLAESSENS & KLEYNEN 1998b). Durch die Kombination von Allogamie und Autogamie zeigt *L. abortivum* eine sehr hohe Bestäubungsrate von 73% bis 100%.

3.2 *Pseudorchis albida*

P. albida hat weißliche, helmförmig zusammenneigende Blütenblätter, eine tief dreilappige Lippe mit einem kurzen Sporn, der Nektar enthält. Weil diese Orchidee einen sehr hohen Fruchtsatz zeigt, wurde Autogamie vermutet (HAGERUP 1951, 1952, SUMMERHAYES 1951) oder eine Mischung aus Autogamie und Allogamie (SUMMERHAYES 1968, REINHAMMAR & HEDRÉN 1998).

Tatsächlich ermöglicht der Säulchenbau dieser Orchidee die Selbstbestäubung: die Anthere öffnet sich weit, sodass die Pollinien einfach aus der Anthere fallen können. Die beiden seitlichen Narbenhälften sind so weit nach vorne geschoben, dass sie teilweise seitlich der Anthere nach vorne vorbei reichen. Beim Verlassen der Anthere fallen die Pollinien immer zur Seite, sodass sie auf die Narbenoberfläche fallen und da kleben bleiben. Beobachtungen aus dem Rofengebirge (Österreich) und aus den Dolomiten (Italien) ergaben, dass auf dieser Weise 12 % der untersuchten Blüten sich selbst bestäubten (CLAESSENS & KLEYNEN 2011). Bei Pflanzen, die von einem Netz umhüllt wurden, um Insektenbesuch auszuschließen, wurden bis zu 50 % Früchte mit reifen Samen produziert (KLEIN 2000).

Es gibt wenige Angaben über Bestäuber (FRITSCH 1933, REINHARD et al. 1991). BAUMANN & BAUMANN (2002) beobachteten eine *Crambus*-Art (Rüsselzünsler) mit einem Pollinarium am Rüssel. In den Dolomiten sowie in der Eifel beobachteten wir Rüsselzünsler (*Microlepidoptera*) mit Pollinarien an den Rüssel geklebt. Diese kleinen Schmetterlinge sind sehr scheu und dadurch schwierig zu beobachten. Sie sind vor allem dämmerungsaktiv und landen dann auf einer Blütenähre, wo sie sehr lange sitzen bleiben können. Sie untersuchen von allen Richtungen aus die Blüten auf Nektar. Dabei können sie die Klebscheibchen berühren, die Pollinarien entfernen und dann die nächste Blüte derselben Ähre bestäuben, wodurch ein hoher Grad an Geitonogamie entsteht. Wir konnten insgesamt fünf verschiedene Arten von Rüsselzünsler beobachten beim Pollentransport und bei der Bestäubung. *Microlepidoptera* spielen somit eine wichtige Rolle bei der Bestäubung von *P. albida*. Der sehr hohe Fruchtsatz wird erklärt durch eine Kombination von Autogamie und Allogamie. Der Einfluss von Bestäubern ist dabei sehr wichtig, denn in unseren Untersuchungen wurden 57% aller geöffneten Blüten durch Insekten bestäubt (CLAESSENS & KLEYNEN 2011).



Abb. 6: *Chrysoteuchia culmella* als Bestäuber von *Pseudorchis albida*; Vnà (CH), 24. Juni 2012 [Jean CLAESSENS].



Abb. 7: Säulchen von *Corallorhiza trifida*; die Pollinien sind durch fadenförmige Pollenstielchen mit dem Fortsatz des Klebscheibchens verbunden. [Jean CLAESSENS].

Anthere sind vier wachsartige, übereinander gelagerte Pollinien, die mittels eines sehr dünnen, fadenförmigen Pollenstielchens mit einem Auswuchs des Rostellums verbunden sind. Schon vor der Öffnung der Blüten schrumpft die Anthere und lässt die Pollinien zum größten Teil frei. Die fallen ganz leicht nach unten, werden aber festgehalten von den Pollenstielchen und landen dann genau auf der Narbenoberfläche. Meistens findet die Selbstbestäubung schon vor der Öffnung der Blüten statt. Sogar wenn ein Bestäuber kommen würde, könnte er dann keine Pollinien mehr entfernen, weil die schon auf der Narbe kleben. Einige Autoren meinen, dass *C. trifida* von Insekten bestäubt wird (MÜLLER 1881, Godfery 1933, Lang 1980, CLAPHAM et al. 1987). Wir haben aber noch nie eine Bestäubung beobachtet, was durch den Selbstbestäubungsvorgang in einem frühen Stadium auch fast unmöglich ist. Die

4. Autogamie

4.1 *Corallorhiza trifida*

C. trifida ist eine kleine Pflanze ohne Blätter die an pflanzenarmen, moosigen oder laubbedeckten Stellen in Buchen- oder Laubmischwäldern wächst. Mittleres Sepalum und Petalen neigen zusammen, während die seitlichen Sepalen spreizen. Die Lippe ist weiß, nach unten gebogen und ist an der Lippenbasis mit einer Reihe von rötlichen Punkten versehen. Integriert in der Lippenbasis und von außen fast nicht zu sehen ist ein kleiner Sporn, der keinen Nektar enthält. Die Blüte duftet schwach.

C. trifida ist ein Selbstbestäuber (KIRCHNER 1922, SUMMERHAYES 1951, REINHARD 1977, CATLING 1983, CLAESSENS & KLEYNEN 1998a). In der

Pollinien kleben im Allgemeinen beim Öffnen der Blüte schon auf der Narbe und können nicht mehr entfernt werden. Zwar wurden Besucher beobachtet (EVANS 1919: *Empis* sp.; LANG 1980: Schwebfliegen und Dungfliegen; VÖTH 1999: Tanzfliegen und Schnaken), aber eine Bestäubung wurde von den genannten Autoren nie beobachtet. In Frankreich beobachteten wir einen Käfer der Kurzflügler (*Staphylinidae*, *Eusphalerum rhododendri*) und Tanzfliegen (*Empididae*) bei der Inspektion der Blüten. Auch in der Schweiz waren kleine Tanzfliegen sehr interessiert an den Blüten und krochen tief hinein, aber auch hier wurde keine Pollinientnahme oder Belegung der Narbe festgestellt. Hieraus und aus dem Studium des Säulchens folgern wir, dass *C. trifida* obligatorisch autogam ist.

Danksagung

Wir bedanken uns ganz herzlich bei Angelika und Heinz BAUM für ihre Hilfe bei der Korrektur des Manuskriptes.

Literatur:

BAUMANN, B. & H. BAUMANN (2002): Zur Bestäubung van *Pseudorchis albida* (L.) A. & D. Loeve (*Leucorchis albida* (L.) E. Mey). – J. Eur. Orch. 34 (4): 695-705.

BAUMANN, B. & H. BAUMANN (2010): Pollination of *Chamorchis alpina* (L.) Rich. In the Alps by worker ants of *Formica lemani* Bondroit: first record of orchid ant pollination in Europe – J. Eur. Orch. 42 (1): 3-20.

BAUMANN H. (2005): *Chamorchis alpina* (L.) Rich. – In Arbeitskreise Heimische Orchideen [Hrsg.]: Die Orchideen Deutschlands. – Uhlstädt-Kirchhasel.

BERGER, L. (2012): Des pollinisateurs-consommateurs sur *Neottia nidus-avis*. – Bull. SFO Rhône-Alpes 25 : 26-31.

BOURNÉRIAS, M., D. PRAT et al. (2005): *Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg*, 2^e édition. – Biotope, Mèze, (Collection Parthénope), 504p.

CATLING, P. M. (1983): Autogamy in eastern Canadian Orchidaceae: a review of current knowledge and some new observations. - *Naturaliste Canadien* 110: 37-53.

CLAESSENS, J. & J. KLEYNEN (1998a): Column structure and pollination of *Corallorhiza trifida* Châtelain (Orchidaceae). - J. Eur. Orch. 30 (3): 629-639.

CLAESSENS, J & J. KLEYNEN (1998b): Die Säulchenstruktur der europäischen Orchideen. – Jber. Naturwiss. Ver. Wuppertal 51: 23-42.

- CLAESSENS, J. & J. KLEYNEN (2005): Pollination in the European orchids: four examples. - Proc. 18th World Orchid Conf. Dijon-France, 572-577.
- CLAESSENS, J. & J. KLEYNEN (2011): The flower of the European orchid – Form and function – Verlag: Claessens & Kleynen Geulle.
- CLAPHAM, A. R., T. G. TUTIN & D. M. MOORE (1987): Flora of the British Isles. – Cambridge University Press.
- EVANS, W. (1919): Note on insect visitors to *Corallorhiza innata* and some other orchids in the Forth District. - Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh 27: 136-138.
- FRANCON, L. (2005): Quelques nouvelles observations de pollinisateurs en 2005. – Bull. Gr. Rhône-Alpes Soc. Fr. Orch. (12): 18-21.
- FREYHOLD, E. von (1877): *Ophrys aranifera*. – Ver. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 19: 55-56.
- FRITSCH, K. (1933): Beobachtungen über blütenbesuchende Insekten in Steiermark, 1913. Sitzungsber. Akad. Wien I 142:19-40.
- GODFERY, M. J. (1922): Notes on the fertilisation of orchids. – J. Bot London 60: 359-361.
- GODFERY, M. J. (1933): Monograph & iconograph of native British Orchidaceae. – Cambridge 1933.
- GUIGNARD, L. (1886): Sur la pollinisation et ses effets chez les orchidées. - Ann. Sci. Nat. (Paris) sér. 7; 4: 202-240.
- HAGERUP, O. (1951): Pollination in the Faroes - in spite of rain and poverty in insects. Biologiske Meddelelser, Kongelige Danske Videnskabernes Selskab 18 (15): 1-48.
- HAGERUP, O. (1952): Bud autogamy in some northern orchids. - Phytomorphology 2: 51-60.
- HAGERUP, O. (1953): Autogami hos *Chaemorchis*. – Blyttia 11: 1-5.
- KIRCHNER, O. (1922): Zur Selbstbestäubung der Orchidaceen. - Ber. Deutsch. Bot. Ges. 40: 317-321.
- KLEIN, E.: *Pseudorchis albida* subsp. *tricuspis* (BECK) KLEIN stat. nov., eine weitgehend übersehene, calicole, atypisch-boreale Sippe (*Orchidaceae* - *Orchideae*).-Phyton (Horn) 40 (1): 141-159.
- KOPYLOV-GUS'KOV, YU. O. , T.N. VINOGRADOVA, D. F. LYSKOV & P. A. VOLKOVA (2006): Observations on the population of *Epipogium aphyllum* on the Kem-Ludskij archipelago of the White Sea. – The materials of the White Sea Expedition of Moscow South-West High School, Vol. 6 [Electronic resource].
- KÜNKELE, S. & H. BAUMANN (1998): Liliidae, Orchidaceae – in: Sebald, O., S. Seybold, G. Philippi & A. Wörz [Hrsg.]: Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs, Band 8: Spezieller Teil. – Ulmer, Stuttgart.
- KUGLER, H. (1977): Zur Bestäubung mediterraner Frühjahrsblüher. – Flora 166: 43-64.
- LANG, D. (1980): Orchids of Britain. – Oxford.
- MEIER, J. (2012): Mündl. Mitteilung
- MÜLLER, H. (1881): Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an Dieselben. - Leipzig.

- PAULUS, H. F. (1998): Der *Ophrys fusca* s. str. – Komplex auf Kreta und anderer Ägäisinseln mit Beschreibungen von *O. blitopertha*, *O. creberrima*, *O. cinerophila*, *O. cressa*, *O. thriptiensis* und *O. cretica* ssp. nov. (Orchidaceae). – J. Eur. Orch. 30 (1): 157-201.
- PAULUS, H. F. (1999): Bestäubungsbiologische Untersuchungen an *Ophrys bombyliflora*, *Orchis canariensis* und *Habenaria tridactylites* (Orchidaceae) in Gran Canaria (Spanien). – Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. 16 (1): 4-22.
- PAULUS, H. F. (2000): Zur Bestäubungsbiologie einiger *Ophrys*-Arten Istriens (Kroatien) mit einer Beschreibung von *Ophrys serotina* Rollé ex Paulus spec. nova aus der *Ophrys holoserica*-Artengruppe (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). – Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. 17 (2): 4-32.
- PAULUS, H. F. (2001a): *Andrena paucisquama*-Männchen als Bestäuber der Sexualtäuschblume *Ophrys aesculapii* Renz 1928 (Orchidaceae; Insecta, Apoidea: Andrenidae). – Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. 18 (1): 4-10.
- PAULUS, H. F. (2001b): Daten zur Bestäubungsbiologie und Systematik der Gattung *Ophrys* in Rhodos (Griechenland) mit Beschreibung von *Ophrys parvula*, *Ophrys persephoniae*, *Ophrys lindia*, *Ophrys eptapiensis* spec. nov. aus der *Ophrys fusca* s. str. Gruppe und *Ophrys cornutula* spec. nov. aus der *Ophrys oestriifera*-Gruppe (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). – Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. 18 (1): 38-86.
- PAULUS, H. (2005): Zur Bestäubungsbiologie der Orchideen – In Arbeitskreise Heimische Orchideen [Hrsg.]: Die Orchideen Deutschlands. – Uhlstädt-Kirchhasel.
- PAULUS, H. F. & C. Gack (1990a): Pollination of *Ophrys* (Orchidaceae) in Cyprus. *Plant Syst. Evol.* 169: 177-207.
- PAULUS, H. F. & C. Gack (1990b): Pollinators as prepollinating isolation factors: evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae). *Israeli J. Bot.* 39: 43-79.
- PAULUS, H. F. & C. Gack (1990c): Untersuchungen zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Orchideengattung *Ophrys* – im östlichen Mittelmeerraum (Orchiaceae und Insecta, Hymenoptera, Apoidea). – Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal 43: 80-118.
- PEDECINO, N (1874): Sul processo d'impollinazione e su qualche altro fatto nel *Limodorum abortivum* L. Swartz. – Rendic. R. Accad. sci. fis. e nature. Napoli.
- PRESSER (2006): Mündl. Mitteilung
- REINHAMMAR, L.G. & M. Hedrén (1998): Allozyme diversity between lowland and alpine populations of *Pseudorchis albida* s.l. (Orchidaceae) in Sweden. – *Nordic Journal of Botany* 18: 7–14.
- REINHARD, H. R. (1977): Autogamie bei europäischen Orchideen. – *Orchidee* 28: 178-182.
- REINHARD, H. R., P. Götz, R. PETER & H. WILDERMUTH (1991): Die Orchideen der Schweiz und der angrenzenden Gebiete. – Fototar, Egg.
- ROHRBACH, P. (1866): Über den Blütenbau und die Befruchtung von *Epipogium gmelini*. Göttingen.
- SCHIELTL, F. & GLASER, F. (2012): Specific ant-pollination in an alpine orchid and the role of floral scent in attracting pollinating ants. – *Alpine Botany* 122 (1): 1-9.
- SUMMERHAYES, V. S. (1951): *Wild orchids of Britain*. – Collins, London.

- TAYLOR, L. & ROBERTS, D. (2011): Biological Flora of the British Isles: *Epipogium aphyllum* Sw. – Journal of Ecology 99 (3): 878-890.
- ULRICH, Th. (2008a): *Epipogium aphyllum* Sw. – AGEO-Mitteilungen 1/2008: 33-38.
- ULRICH, Th. (2008b): *Epipogium aphyllum* Sw. – Die Fortsetzung 2008. - AGEO-Mitteilungen 4/2008: 14-17.
- VÖTH, W. (1975): *Trielis villosa* var. *rubra*, Bestäuber von *Orchis coriophora*. - Orchidee 26 (4): 170-172.
- VÖTH, W. (1982a): Die „ausgeborgten“ Bestäuber von *Orchis pallens* L. . - Orchidee 33 (5): 196-203.
- VÖTH, W. (1982b): Blütenökologischer Untersuchungen an *Epipactis atrorubens*, *E. helleborine* und *E. purpurata* in Niederösterreich. – Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 14 (4): 393-437.
- Vöth, W. (1983): Blütenbockkäfer (Cerambycidae) als Bestäuber von *Dactylorhiza maculata* subsp. *meyeri* (Rchb.f.) Tournay. - Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden Württ. 15 (3): 305-330.
- VÖTH, W. (1984): *Echinomyia magnicornis* Zett. Bestäuber von *Orchis ustulata* L. – Orchidee 35 (5): 189.
- VÖTH, W. (1994): Sind Blüten von *Epipogium aphyllum* Sw. entomogam oder autogam? – Orchidee 45 (6): 248-251.
- VÖTH, W. (1999): Lebensgeschichte und Bestäuber der Orchideen am Beispiel von Niederösterreich. - Stapfia 65, Biologiezentrum, Oberösterreichisches Landesmuseum, Linz.
- ZIEGENSPECK, H. (1936): Orchidaceae. In: O. von Kirchner, E. Loew & C. Schröter (eds.). - Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Band 1/4, 1928-1936. – Ulmer, Stuttgart.

Anschriften der Referenten

Jean CLAESSENS
 Moorveldsberg 33
 6243 AW Geulle
 Niederlande
 E-mail: jean.claessens@ziggo.nl

Jacques KLEYNEN
 Kuiperstraat 7
 6243 NH Geulle a/d Maas
 Niederlande
 E-mail: jac.kleynen@ziggo.nl