

UEBER DAS SYSTEM DER ORCHIDACEAE

von

R. MANSFELD

(Berlin-Dahlem).

Die bisher aufgestellten Orchideensysteme stimmen bis auf eine Ausnahme (L. C. RICHARD, 1817) in der Abtrennung der monandrischen Orchideen von den diandrischen überein. Dagegen ist bei der Gliederung der Monandrae verschieden verfahren worden. Das System von LINDLEY stellt hier die Beschaffenheit des Pollens voran; das von REICHENBACH F. die Anheftung der Anthere; BENTHAM benutzt beides; PFTZER geht von der Richtung der Pollinienverbindung mit dem Rostellum aus und verwendet dann vegetative Merkmale; das System von SCHLECHTER schliesst sich an das von PFTZER an, zieht aber wieder stärker den Pollen heran.

Vergleicht man die Hauptgruppen dieser Systeme nach ihrem Inhalt, so ergibt sich, dass sie trotz der verschiedenen Ausgangspunkte sehr weitgehend übereinstimmen. Es bestehen nur zwei wesentlichere Abweichungen: einmal die verschiedene Aufteilung der von SCHLECHTER als *Kerosphaereae* bezeichneten Gruppe (in *Epidendreae* und *Vandaeae* bei LINDLEY-BENTHAM und in *Acranthae* und *Pleuranthae* bei PFTZER-SCHLECHTER; das läuft aber im Endergebnis nur auf die verschiedene Verteilung einiger weniger Gattungsgruppen auf die genannten Untergruppen der *Kerosphaereae* hinaus) und zweitens das Schwanken in der Unterbringung von ein oder zwei Gattungsgruppen bei den *Polychondreae* (*Neottieae*) oder *Kerosphaereae*.

Die Heranziehung der verschiedenen Merkmale und das Suchen nach neuen sind aus dem Bestreben hervorgegangen, möglichst scharf umgrenzte Gruppen zu erhalten. Diese Versuche haben sich alle als gescheitert erwiesen; nach vergleichender Untersuchung aller bekannten Merkmale muss ich es auch bei unseren heutigen Kenntnissen für unmöglich halten, an allen Stellen scharfe Grenzen zwischen den Hauptgruppen zu ziehen. Ich bin aber nach Berücksichtigung der in der Literatur niedergelegten und nach meinen eigenen Erfahrungen überzeugt, dass in den Gruppen, wie sie von LINDLEY zuerst aufgestellt und dann von BENTHAM

modifiziert worden sind, natürliche Einheiten vorliegen. Schon dass man trotz der verschiedenen benutzten Merkmale immer wieder im wesentlichen auf diese Gruppen zurückgekommen ist, spricht dafür. Einfaches Zusammenziehen da, wo die Abgrenzung unsicher ist, würde jedenfalls ein falsches Bild geben.

Die mir am natürlichsten erscheinende Form des Systems der *Monandrae* (eine kurze Darstellung habe ich schon in ENGLER-DIELS, Syllabus, 11. Aufl., gegeben) behält die Hauptgruppen von LINDLEY und BENTHAM im wesentlichen bei, aber in einer Anordnung, die ROLFE vorgeschlagen hat. Die Definitionen der Gruppen müssen möglichst viele Merkmale berücksichtigen, so dass sich etwa folgende Fassung ergibt:

Orchidaceae-Monandrae.

I. Tribengruppe *Thrauosphaereae* MANSF. — Anthere meist bleibend; aufrecht oder nach vorn oder nach hinten geneigt. Pollenkörner selten frei, meist in locker verklebten Tetraden (körnige Pollinien) oder in Massulae (sektile Pollinien), sehr selten wachsartig. Verbindung zwischen Pollinien und dem Rostellklebstoff nach verschiedenen Richtungen. — Blätter ungegliedert, in der Knospe gerollt. Pflanzen sympodial acranth, selten hapaxanth, sehr selten auch seitliche Blütenstände.

1. Tribus *Neottieae* LINDL. — Anthere meist bleibend, aber frei, mit dünnem Filament angeheftet, selten breit angewachsen; aufrecht oder nach vorn oder etwas nach hinten geneigt. Pollinien ohne Anhängsel oder mit schwachen Frenikeln; selten Pollinien etwas gelappt, zuweilen sektil. Rostellum ohne oder mit Klebscheibe, selten auch mit Stipes. Verbindung zwischen Pollinien und Rostellklebstoff nach oben oder nach unten. — Ohne oder mit Wurzelknollen, zuweilen Rhizomknollen, sehr selten Zwiebel. Seitl. Blütenstände sehr selten.

2. Tribus *Ophrydeae* LINDL. — Anthere stets bleibend, oft der Säule mit breitem Grunde angewachsen; aufrecht oder nach hinten geneigt oder überkippt. Pollinien sektil, meist mit deutlichen Frenikeln; Anheftung an getrennte Klebscheiben oder an eine gemeinsame nach der Basis der Anthere hin. — Meist mit Wurzelknollen. Blütenstände stets terminal.

II. Tribengruppe *Kerosphaereae* SCHLTR. — Anthere sehr selten bleibend und angewachsen, meist mit dünnem, sehr kurzem Filament angeheftet und abfallend; aufrecht oder nach vorn geneigt bis hängend. Pollen stets in wachsigen oder knorpeligen, selten weichbröck-

ligen Pollinien. Pollinien ungeteilt oder geteilt oder \pm verschmolzen; Verbindung der Pollinien mit dem Rostellklebstoff nach vorn oder oben. — Blätter meist gegliedert, in der Knospe gerollt oder gefaltet. Sympodial oder monopodial; acranth oder pleuranth.

3. Tribus *Epidendreae* LINDL. — Rostellum öfter eine Klebscheibe, aber keinen Stipes entwickelnd. Pollinien 4 oder durch Teilung mehr, selten 2. — Acranth oder pleuranth, sympodial. Blätter gegliedert oder seltener ungegliedert.

4. Tribus *Vandaeae* LINDL. — Rostellum mit ganz wenigen Ausnahmen einen Stipes entwickelnd. Pollinien 4 oder durch Verschmelzung 2; selten mehr als 4. — Selten acranth, meist pleuranth, sympodial oder monopodial. Blätter sehr selten ungegliedert.

Eine ausführliche Darstellung und Begründung des Systems soll an anderer Stelle erfolgen. Hier möchte ich vorläufig nur einige allgemeine Bemerkungen zu den einzelnen Gruppen machen und die wichtigsten in ihnen auftretenden Progressionen hervorheben. Vorausgeschickt sei dazu noch folgendes: Schon LINDLEY hat damit begonnen, innerhalb seiner grossen Gruppen kleinere Gattungsgruppen zu begründen. BENTHAM, PFTZER und dann SCHLECHTER haben das fortgesetzt. Die zunehmende Verengerung dieser Gruppen, vor allem durch SCHLECHTER, hat dazu geführt, dass schliesslich bei diesem sich achtzig solcher Subtriben aufgestellt finden. Im grossen und ganzen sind diese Subtriben wohl als sehr natürliche engere Verwandtschaftskreise zu betrachten, und ich behalte sie mit ziemlich geringen Veränderungen bei. SCHLECHTERS Aufzählung der Gruppen und dazu gehörigen Gattungen (1925) ist die letzte, die alle bekannten Orchideengattungen berücksichtigt; der Inhalt der Hauptgruppen ist daher nachstehend einfach durch Hinweise auf die entsprechenden Gruppen in SCHLECHTERS Aufzählung angedeutet.

1. *Neottieae*.

Diese Tribus entspricht den *Polychondreen* SCHLECHTERS mit Ausschluss der *Sobraliinae* und *Bletillinae*. Es ist verschiedentlich versucht worden, die Subtriben in kleinere Gruppen zusammen zu fassen, die Tribus also noch zu unterteilen, doch ist das nicht befriedigend gelungen und dürfte auch kaum möglich sein. Wenn sich hier neben einfachen Formen, den einfachsten die es nach unseren heutigen Kenntnissen unter den *Monandrae* gibt, auch nach verschiedenen Richtungen weiter entwickelte finden, so treten doch dazwischen zu viel vermittelnde Formen auf.

Im Säulenbau gibt es hier, und wohl nur hier, Formen, bei denen Griffel und Staubblatt völlig frei von einander sind, also eine wirkliche Säule überhaupt fehlt. Die Säule ist als Verwachsungsprodukt der Staubblätter und des Griffels gedeutet worden, oder man hat angenommen, die Staubblätter würden von einer den Griffel umschliessenden Wucherung der Blütenachse emporgehoben (die erste, ältere Deutung scheint mir wahrscheinlicher, doch lässt sich zur Zeit ein Beweis dafür, welche Deutung zutrifft, nicht erbringen). Unabhängig davon ist der Bau, wie ihn die *Diuridinae* zeigen, der einfachste und als der ursprünglichste zu betrachten. In anderen Subtriben der *Neottieae* finden sich Uebergangsbildungen, mit zunehmender Verbindung der bei den *Diuridinae* getrennten Teile (*Thelymitrinae*; auch bei den *Spiranthinae* und *Physurinae* kommen unvollkommene Säulen vor), bis dann die normale, einheitlich erscheinende Säule der *Neottieae* (und der übrigen *Monandrae*) erreicht ist.

Die fertile Anthere steht vielfach aufrecht, also in ursprünglicher Stellung. Das einfachste Verhältnis zur Narbenfläche scheint das zu sein, dass die Anthere die Narben, besonders also den unpaaren Narbenlappen, weit überragt, während dieser fast aufrecht oder etwas schräg vor dem Antherengrund steht. Dieses Stellungsverhältnis zeigen mehrere Gattungsgruppen ganz oder teilweise (*Cephalantherinae*, *Caladeniinae*, *Chloraeinae*). Es lassen sich alle anderen Stellungen daraus ableiten. Eine Verlängerung des unpaaren Narbenlappens oder Rostellums (es erscheint zweckmässig, den Ausdruck Rostellum allgemein für diesen Narbenlappen anzuwenden, ohne Rücksicht auf seine Ausgestaltung) führt leicht zu Formen, bei denen Anthere und Rostellum ungefähr gleich lang sind. Dabei wird die aufrechte Stellung von Anthere und Rostellum beibehalten (z.B. *Spiranthinae*) oder Anthere und Rostellum legen sich nach vorn, d.h. zur Lippe hin \pm um (z.B. *Vanillinae*). Angedeutet ist bei den *Neottieae* auch eine andere Entwicklungsrichtung: das Rostellum wird etwas dreilappig, es faltet sich in der Mitte etwas zusammen und schiebt sich zwischen die Antherentheken von unten her ein. Von hier aus scheint die morphologische Ableitung der *Ophrydeen* möglich (s. u.).

In der Ausgestaltung der Narben kann man bekanntlich leicht eine Stufenreihe nach der zunehmenden Umformung des Rostellums gegenüber den paarigen Narben aufstellen. Das Rostellum unterscheidet sich im einfachsten Fall nicht oder kaum von den paarigen Narben. Es verändert einmal seine Form, wie schon gesagt, im wesentlichen durch Verlängerung oder beginnende Dreiteilung bzw. Faltung, weiter verliert

es an gewissen Stellen seine Empfängnisfähigkeit und bildet statt dessen Klebstoff aus, zunächst auf einer grösseren Fläche, dann lokalisiert, schliesslich wird eine Klebscheibe gebildet und an dieser kann noch ein vom Rostellrücken stammendes Anhängsel, der Stipes, auftreten. Alle diese Stufen sind bei den *Neottieae* schon vorhanden, zweifellos an mehreren Stellen entstanden und verschieden weit entwickelt. Einfache Ausbildung findet sich u.a. bei manchen *Cephalantherinae*, *Chloraeinae*, *Caladeniinae*, *Vanillinae*. Zwischenstufen zur Ausbildung einer Klebscheibe zeigen z.B. *Listera* (Austritt von Klebstoff in Tropfenform an der Rostellspitze) und *Epipactis* (Umwandlung der Rostellspitze in eine von einer kappenförmigen Haut bedeckte Klebmasse). Eigentümlich formenreich sind die *Spiranthisinae*, worauf SCHLECHTER zuerst hingewiesen hat. Bei *Spiranthes* ist hier eine echte, durchgehende Klebscheibe vorhanden, nach deren Ablösen ein entsprechender Ausschnitt im Rostellum entsteht; daneben sind zum Stipes überleitende Formen vorhanden bei *Cyclopogon*; bei *Brachystele* (übrigens auch bei *Epipogium*) geht die Klebscheibe nur im oberen Teil durch; *Stenorhynchus* zeigt eine die Rostellspitze wie ein Handschuhfinger umschliessende Klebscheibe. Echte Stipesbildungen treten bei einer Anzahl von Arten der *Physurinae*, bei den *Tropidiinae* und bei *Prasophyllum* auf.

Der Pollen besteht mehrfach aus freien Körnern, meist aus Tetraden, die \pm verkleben; die *Physurinae* zeigen Massulabildung (wie die *Ophrydeen*). Durch die Verklebung der Tetraden jedes Antherenfaches entstehen die Pollinien, die meist locker und weich sind; nur selten werden sie fest, wachsartig (*Acianthus*). Gelegentlich kommt es zu einer Lappung und Zerteilung der Pollinien (*Caladeniinae*, *Acianthus*; häufig dann bei den *Epidendreae*). Es sind hier also fast alle bei den *Monandrae* vorkommenden Ausbildungsformen des Pollens vorhanden.

Bei den erwähnten Formen mit einer das Rostellum weit überragenden Anthere treten die Pollinien bei der Bestäubung an ihrem unteren Ende mit dem Rostellklebstoff in Verbindung bzw. sie werden an ihrem unteren Ende herausgezogen, sie sind also basiton. Der Uebergang zur Acrotonie ist mit zunehmender Verlängerung des Rostellums gegeben (*Spiranthisinae* usw.). *Thelymitra* und *Prasophyllum* zeigen basitone und acrotone Verbindung der Pollinien nebeneinander bei verschiedenen Arten innerhalb derselben Gattung.

Im Bau der Blütenhülle treten vielfache Abwandlungen der Ausgangsform auf, die als homoiochlamydeisch radiär anzunehmen ist. Progressionen wie zunehmende Differenzierung der Hüllblätter untereinander, Verwachsungen, auch mit der Säule, Bildung von Spornen usw.

finden sich an vielen Stellen. Merkmale der Blütenhülle sind bei den *Monandreae* überhaupt nur für die Kennzeichnung von Gattungen oder manchmal auch Subtriben verwendbar.

Vegetativ kann man sympodial verkettete Triebe, die in der Laubblattregion gleichmässig beblättert sind, terminal blühen und einfach gebaute Wurzeln besitzen, als Grundform annehmen. In der Abwandlung der unterirdischen Organe herrscht bei den *Neottieen* eine grosse Mannigfaltigkeit (vergl. z.B. BURGEFF 1935), die noch genauer zu untersuchen ist. Verdickte Wurzeln treten mehrfach auf, Wurzelknollen bei den *Caladeniinae* und verwandten Subtriben. Reduktion der Wurzeln zeigen z.B. *Epipogium* und manche *Physurinae*. Die Laubblätter sind oft auf wenige oder eins reduziert, ganz rückgebildet sind sie in mehreren Verwandtschaftskreisen (*Vanilliniae*, *Listerinae* u.a.; einheitlich bei den *Gastrodiinae*). Epiphyten, die auf nackter Rinde wachsen können, kommen nicht vor; manche *Spiranthinae* z.B. leben in epiphytischen Moospolstern.

Die verschiedenen Progressionen der einzelnen Merkmale kehren in verschiedenen Subtriben in verschiedenen Stufen wieder und überschneiden sich vielfach. So hat z.B. *Diuris* bei fehlender echter Säule acrotone Pollinien und Klebscheibenbildung und Wurzelknollen; *Cephalanthera* zeigt bei ziemlich einfachem Bau der Säule und der vegetativen Organe bei einer Art Reduktion der Blätter, allgemein eine ziemlich komplizierte Lippe; die *Caladeniinae* sind bei ziemlich einfachem Säulenbau meist vegetativ stark abgeleitet (eigentümliche Wurzelknollen z.T.), ebenso ist die Hülle z.T. stark differenziert; die *Tropidiinae* sind vegetativ und in der Blütenhülle recht einfach, besitzen aber Stipesbildung usw. Es ist daher schwer, die Subtriben einigermaßen befriedigend anzuordnen. Am natürlichsten erscheint es mir, die Formen mit einer das Rostellum weit überragenden Anthere voranzustellen und die, bei denen Anthere und Rostellum etwa gleich lang sind, folgen zu lassen; die Subtriben sind weiter nach der Gesamtheit der vorwiegenden Abwandlungen zu ordnen.

2. *Ophrydeae*.

Diese Tribus fällt mit den *Ophrydoideae* SCHLECHTERS zusammen. Sie ist die am besten umgrenzte der *Monandreae*. REICHENBACH F. hat sie den übrigen Triben scharf gegenübergestellt. Es ist aber sicher unnatürlich, sie an den Anfang der *Monandreae* zu stellen, wie auch PFTZER und SCHLECHTER getan haben; es handelt sich zweifellos um eine Gruppe, die im Säulenbau und z.T. auch vegetativ mehr abgeleitet ist als viele *Neottieae*.

Die Anthere ist zunächst bei den *Platantherinae* und *Habenariinae* mit breitem Grunde mit der Säule verwachsen (bei den *Neottieae* nur ganz ausnahmsweise; *Acianthus*). Das Stellungsverhältnis zwischen Anthere und Rostellum scheint mir unschwer von Formen ableitbar, wie sie unter den *Neottieae* bei den *Caladeniinae* auftreten. Damit steht die Tribus nicht mehr so isoliert wie sie in den vorliegenden Darstellungen der Familie erscheint. Die bei den *Caladeniinae* angedeutete Dreilappung des Rostellums bzw. Einfaltung des Mittellappens, der sich zwischen die Antherentheken einschleibt, ist bei vielen *Ophrydeen* deutlich und steht vielfach mit einer Eigentümlichkeit in Zusammenhang, die sich nur in dieser Tribus findet, der Ausbildung von Antherenkanälen, einer röhrenförmigen Verlängerung der Theken am Grunde. In der Ausbildung dieser Kanäle, die die Frenikeln enthalten, finden sich alle Uebergänge über schwache Ansätze zu zentimeterlangen Bildungen. Die zunehmende Faltung des Rostellmittellappens führt bis zur Verschmelzung der Falten- teile zu einem kompakten Gebilde.

Die Klebscheiben fehlen nur in ganz wenigen Fällen (wohl durch Rückbildung). Für die *Ophrydeen* muss wohl als Ausgangsstufe die Bildung zweier getrennter Scheiben beiderseits am Grunde des Rostellmittellappens oder der Rostellfalte angenommen werden. Eine solche doppelte Bildung von Klebstoffmassen (oder auch von Klebscheiben?) scheint als morphologische Vorstufe bei den *Neottieae* vorzukommen (*Eriochilus*, *Acianthus*). Die getrennten Klebscheiben werden bei starker Einfaltung des Rostellmittellappens genähert und verschmelzen schliesslich (z.B. *Loroglossum*, *Anacamptis*). Eine weitere Umbildung ist das Auftreten der bekannten Bursikula, an getrennten Klebscheiben zwei getrennte Bursikulae (*Ophrys*, *Traunsteinera*) oder gemeinsame Bursikula bei genäherten Klebscheiben (*Orchis*) oder gemeinsamer Klebscheibe. Zwei und eine Klebscheibe nebeneinander in derselben Gattung oder Gattungsgruppe kommen auch bei den *Disinae* und *Satyriinae* vor. Ich bin noch nicht sicher, ob nicht hier manchmal das Auftreten einer einzigen Klebscheibe das primäre ist.

Die Pollinien zeigen stets Massulabildung; sie treten basiton mit den Klebscheiben durch allermeist deutliche Frenikeln in Verbindung. Dabei ist ein Stück der Antherenwand, das sich fensterartig ablöst, zwischen Frenikel und Klebscheibe eingeschaltet (ob bei allen *Ophrydeen*?). Eine solche Beteiligung der Antherenwand an der Bildung des Pollinariums kommt ausserhalb der *Ophrydeae* nicht vor.

Eine eigentümliche Progression ist die (bei den *Neottieae* nur angedeutete) mehrfach auftretende Umlegung der Anthere nach hinten, am

stärksten bei den *Disinae*, *Disperidinae* und *Satyriinae*, z.B. bei *Disa* in vielen Stufen. Bei den *Disperidinae* führt das im extremen Fall zu vollständiger Ueberkippung der Anthere: die von breitem Konnektiv getrennten Theken sind über hinten unten und dann seitlich nach vorn oben gebogen, so dass sie (mit der morphologischen Spitze nach unten) wieder auf der labioskopen Seite der Säule aufrecht stehen. Eine starke Konnektivverbreiterung kommt öfter in verschiedenen Abstufungen in der Tribus vor.

Die Narben zeigen bei den *Habenariinae* alle Uebergänge von solchen, die kaum von denen der *Platantherinae* abweichen, zu lang gestielten. In den übrigen Subtriben sind die Narben \pm konvex, polsterförmig, bei den *Satyriinae* liegen sie meist auf einer lippenartigen Verlängerung der Säule.

Die Blütenhülle zeigt dieselben Progressionen wie die der *Neottieae*; rein radiäre Hüllen kommen nicht vor. Innerhalb jeder Subtribus ist sie ziemlich einheitlich: die *Habenariinae* zeigen vielfach gegabelte Petalen; die *Disperidinae* z.T. sehr komplizierte Spornbildungen.

Vegetativ ist für die meisten *Ophrydeen* das Vorkommen von Wurzelknollen kennzeichnend. Uebergangsbildungen von einfach gebauten Wurzeln über Rübenwurzeln kommen vor; es fehlt auch hier noch an vergleichenden Untersuchungen der tropischen und subtropischen Arten. Rhizom- und Stengelknollen fehlen. Saprophyten und Uebergänge dazu finden sich mehrfach (*Silvorchis*; *Schwartzkopffia*; *Platanthera*; *Habenaria*). Echte Epiphyten kommen nicht vor.

In der Anordnung kann die Reihenfolge bei SCHLECHTER beibehalten werden, doch müssen innerhalb der *Platantherinae*, die von den *Habenariinae* unscharf getrennt sind, die am meisten abgeleiteten Gattungen (Bursikulabildung) an das Ende gestellt werden.

3. *Epidendreae*.

Die *Epidendreae* sind gegen manche *Neottieen* nicht scharf abzugrenzen. In der Stellung können daher besonders die *Sobralinae* und die *Bletillinae* verschieden beurteilt werden; mir scheinen sie im ganzen mehr Beziehungen zu den *Epidendreen* zu zeigen, so dass ich sie hierher rechne. Im übrigen umfassen die *Epidendreen* die bei SCHLECHTER unter den *Kerosphaerae-Acranthae* stehenden Subtriben mit Ausschluss der *Polystachyinae*.

Im Blütenbau herrscht die nach vorn umgelegte oder manchmal fast nach vorn hängende Anthere und ein entsprechend gebogenes Rostellum vor. Aufrechtes Rostellum und aufrechte Anthere kommen an ver-

schiedenen Stellen vor (z.B. bei den *Liparidinae*, *Laeliinae*, *Glomerinae*, *Podochilinae*). Die Anthere fällt leicht ab; Ausnahmen finden sich bei *Malaxis paludosa* und *Orestia*. Klebseibenbildung tritt mehrfach auf. Eigentümlich sind die grossen Frenikeln einer Anzahl von *Podochilinae*. Die Pollinien sind nur selten weich oder bröckelig; sie zeigen in manchen Gruppen Zerteilung durch Einwucherung sterilen Gewebes (vergl. HIRMER); stehenbleibende Brücken stellen die Appendikeln dar. Die von PFFITZER allgemein als acroton bezeichnete Pollinienanheftung erfolgt öfter nicht nach der morphologischen Spitze, sondern nach der Vorderseite der Anthere hin (HIRMER).

Abwandlungen der Blütenhülle wiederholen sich wieder in verschiedenen Subtriben. Ziemlich häufig ist die Ausbildung eines Säulenfusses (der bei den *Neottieen* selten auftritt, den *Ophrydeen* fehlt).

Vegetativ treten hier oft Luftknollen oder seltener halb unterirdische Rhizomknollen auf. Epiphytische Lebensweise mit zahlreichen Uebergängen dazu ist häufig. Epiphyten ohne Luftknollen zeigen oft dickfleischige Blätter, die die Speicherung übernehmen. Aehnliche Abwandlungen solcher Blätter, die drehrund oder reitend sein können, finden sich an verschiedenen Stellen und ergeben starke habituelle Aehnlichkeiten. Neben der konvolutiven Knospenlage der Blätter, die bei den *Neottieen* und *Ophrydeen* herrscht, tritt die duplikative auf, ebenso Abgliederung der Blattspreite von der Scheide. Die Knospenlage schwankt innerhalb mehrerer engerer Verwandtschaftskreise (*Liparidinae*; *Eria*; *Coelogyne*). Reduktion der Blätter zeigen die *Corallorhizinae*.

In der Stellung der Blütenstände zeigt sich in mehreren Subtriben der Uebergang von Acranthie zu Pleuranthie (bei den *Neottieae* selten: *Vanilla*, *Tropidiinae*). Dies Merkmal kann infolgedessen ebenso wie die Knospenlage keinesfalls hier so in den Vordergrund gestellt werden, wie PFFITZER das getan hat. Pleuranthe Blütenstände sind wohl im wesentlichen auf zwei Wegen entstanden: einmal so, dass ein Wechsel zwischen beblätterten, nicht blühenden und blühenden, keine Laubblätter tragenden Trieben des Sympodiums eintrat, wobei schliesslich die blühenden Triebe zu Seitenzweigen wurden, während nur blattragende Triebe die Weiterführung des Sympodiums übernahmen. Die blühenden Triebe erscheinen dann als basale Blütenstände (*Coelogyninae*). Aus endständigen rispigen Blütenständen dagegen, deren Seitenzweige in die Laubblattregion herabrücken, sind die an den Endstücken des Sympodiums seitlich stehenden Blütenstände ableitbar (*Sobraliinae*, manche *Laeliinae*, *Dendrobiinae*).

Bei der Anordnung der Subtriben benutzt man am besten wohl zunächst die vorherrschende Blütenstandsstellung (es kommen also die Sub-

triben mit vorwiegend oder rein basalen Blütenständen an das Ende), dann die vorherrschende Knospenlage und etwa auftretende Klebscheibenbildung usw.

4. *Vandaeae*.

Hierher die *Kerosphaereae-Pleuranthae* SCHLECHTERS mit Ausschluss der *Bulbophyllinae* und *Phaiinae*, mit Einschluss der *Polystachyinae*. Gegenüber den *Epidendreae* ist die Tribus durch das Vorkommen des Stipes gekennzeichnet (bei einigen *Monopodiales* wohl fehlend). Diese Trennung ist wohl nicht so künstlich, als sie zunächst erscheint; die *Vandaeae* zeigen im Vergleich mit den *Epidendreen* einige allgemeine Besonderheiten, die aber schwer zu fassen sind. Dazu gehört z.B. die Beschaffenheit der Pollinien, die bei den *Vandeen* meist hart sind; weiter zeigen die Pollinienpaare jeder Antherentheke bei den *Vandeen* meist die Neigung, zu verschmelzen. Es findet sich auch wohl nur an einer Stelle weitgehende Uebereinstimmung zwischen zwei Gruppen beider Triben und zwar zwischen den *Bulbophyllinae* und den *Genyorchidinae*. Hier könnte aber Konvergenz vorliegen; es ist auch ein Anschluss der *Genyorchidinae* an die *Polystachyinae* möglich.

Bei den Pollinarien zeigt sich mehrfach die Neigung, den Stipes zu teilen; die Teilung greift dann auch auf die Klebscheibe über. Geteilte Stipites finden sich bei den *Lycastinae* und *Cymbidiinae*, dann bei den *Monopodiales*, vor allem den afrikanischen *Sarcanthinae* (oben gegabelte Stipites als Anfangsstufe bei *Microcoelia*, *Tridactyle*). Die *Vandeen* erreichen damit gegenüber den *Epidendreen* dieselbe Stufe der Klebscheibenbildung wie die *Ophrydeen* gegenüber den *Neottien*. Während man bei den *Ophrydeen* das Auftreten zweier Klebscheiben in Zusammenhang mit der oben angedeuteten Umbildung des Rostellums bringen kann (die bei manchen tertiär zur Vereinigung der beiden Scheiben führt), ist bei den *Vandeen* ein ähnlicher Zusammenhang aber nicht augenfällig.

Ueber die Blütenhülle gilt das schon bei den *Neottieae* Gesagte. Die Blütenstände sind bei den *Vandeen* allermeist basal oder seitlich; acranth sind nur die *Polystachyinae*. Das bei den *Sarcanthinae* häufige Durchbrechen der Blütenstände durch die Scheide des Tragblattes zeigen auch manche *Epidendreae* (*Dendrobium* z.T.).

Ein Teil der *Vandeen* wächst monopodial, was als Hemmung oder Stehenbleiben auf dem Jugendstadium aufgefasst werden kann; man kann danach die *Sympodiales* von den *Monopodiules* sondern. Zu beachten ist dabei, dass monopodiale Formen oder Uebergänge dazu an verschiedenen

Stellen der *Sympodiales* vorkommen (*Maxillariinae*; *Zygopetalum*; *Cymbidiinae*).

Die Blattbildung zeigt oft ähnliche Abwandlungen wie bei den *Epidendreen*; bei manchen Epiphyten führt die Rückbildung der Blätter zu den eigentümlichen Formen, bei denen die Luftwurzeln die Assimilation übernommen haben (*Taeniophyllum*, *Polyrhiza*, *Microeolia* u. a.; Uebergänge bei *Campylocentron*, *Sarcochilus-Chiloschista*, *Kingiella*).

Innerhalb der an den Anfang zu setzenden *Sympodiales* sind die Subtriben grossenteils als parallel zu betrachten; Anhaltspunkte für eine bestimmte Anordnung sind hier kaum vorhanden.

Vergleicht man alle vier Triben untereinander, so kann man ihr gegenseitiges Verhältnis etwa so ausdrücken: Die *Neottieen* zeigen einfache und zugleich nach verschiedenen Richtungen weiter entwickelte Formen. Die *Ophrydeen* einerseits, die *Epidendreen* und *Vandeen* andererseits erscheinen als parallele Reihen zu bestimmten bei den *Neottieen* sich findenden Entwicklungsrichtungen; sie zeigen diese bei den *Neottieae* angedeuteten Umbildungen in eigentümlicher Form ausgeprägt und weiter entwickelt. Dies Verhältnis lässt sich im System nicht ausreichend wiedergeben. Die Sonderung der *Ophrydeae* von den übrigen Triben bei REICHENBACH F. ergibt eine ganz unnatürliche Stellung dieser Gruppe; die hier gewählte Zusammenfassung der *Neottieae* und *Ophrydeae*, *Epidendreae* und *Vandaeae* verdeckt die Beziehungen zwischen *Neottieae* und *Epidendreae*; sie hat aber dafür den Vorteil, dass die *Ophrydeen* und *Vandeen* als am stärksten abgeleitete Gruppen hervortreten.

Ueber die *Diandrae* oder *Pleonandrae* sei noch folgendes bemerkt: Umstritten ist hier, ob die *Apostasieen* zu den *Orchideen* zu stellen oder als eigene Familie zu betrachten sind (sie sind zuletzt von HUTCHINSON ganz von den *Orchideen* entfernt worden). Zur Beurteilung dieser Frage sind neue Anhaltspunkte in letzter Zeit nicht mehr beigebracht worden; es bleibt abzuwarten, ob sich solche aus Untersuchungen an lebendem Material ergeben, die dringend erwünscht wären. Bezüglich der *Cypripedieen* scheinen mir gewisse Beziehungen, die die Gruppe zu den *Monandrae* zeigt, übersehen worden zu sein. Schon lange ist mir die grosse Aehnlichkeit im allgemeinen Säulenaufbau zwischen den *Cypripedieae* und *Epipactis* aufgefallen, die bei Betrachtung der Säulen in Vorder- und Seitenansicht sehr deutlich ist. Als Unterschied bleibt nur die Klebmassenbildung bei *Epipactis* und die verschiedene Aus-

bildung der Staubblätter. Nun sind bei den *Monandrae* (besonders den *Neottieen* und *Epidendreen*) Formen nicht selten, bei denen neben der fertilen unpaaren Anthere noch fertile paarige auftreten, und zwar in verschiedenen Subtriben bei Arten und Varietäten, die das ganz konstant zeigen. War das bei einer Form mit einer ähnlich der von *Epipactis* gestalteten Säule der Fall, und bildeten sich in der unpaaren Anthere die Theken zurück, so ergab sich eine Form, wie sie die Säule von *Cypripedium* darstellt. Die Rückbildung der unpaaren Anthere konnte aber leicht eintreten, wenn parallel dazu eine besondere Ausgestaltung der Lippe herging, die diese Anthere für die Bestäubung überflüssig machte, wie das bei den *Cypripedieen* eben der Fall ist. Berücksichtigt man ferner, dass *Cypripedium* und *Epipactis* auch vegetativ sehr ähnlich sind, so ist sogar die Annahme eines gemeinsamen Ursprunges beider Gruppen nicht ganz von der Hand zu weisen. Gegenüber *Cypripedium* und *Selenipedium* sind dabei *Phragmipedium* und *Paphiopedilum* jedenfalls als abgeleiteter zu betrachten (Blütenhülle später abfallend; Knospenlage der Blätter duplikativ).

Die angedeuteten Beziehungen zeigen eine Ableitungsmöglichkeit, die nicht unwahrscheinlicher ist als andere innerhalb der *Monandrae*; ich war überrascht, bei L. C. RICHARD, der als einziger die scharfe Trennung der *Diandrae* und *Monandrae* nicht angenommen hat, *Cypripedium* und *Epipactis* in derselben Gruppe untergebracht zu finden (es handelt sich da um Hauptgruppen entsprechend den obigen Triben). Ob sich weitere Gründe für oder gegen diese Beziehungen finden lassen, ist noch zu prüfen. Sollte das erste der Fall sein, so würde die Auffassung der *Cypripedieen* als eigene Unterfamilie zu weit gehen und sie wären etwa als Tribus neben die *Neottieen* zu stellen. Jedenfalls aber scheinen mir die *Cypripedieen* keineswegs so sehr von den *Monandrae* abzuweichen, wie z.B. DARWIN angenommen hat.

Die in vielen Merkmalen zu verfolgenden Stufenreihen machen es leicht, bei einem beschränkten Kreis von Gattungen der Orchidaceen etwa innerhalb eines bestimmten geographischen Gebietes die Gattungen nach einer oder weniger solcher Reihen zu ordnen und daraus phylogenetische Schlüsse zu ziehen. Bei einer Betrachtung der gesamten Familie erscheint das ungleich schwieriger. Die Annahme paralleler, in verschiedenen Merkmalen verschieden weit gegangener Entwicklung erscheint dabei meist als wahrscheinlichere Lösung. Das zeigen u.a. besonders deutlich die vielen Fälle, in denen z.B. dieselben Umbildungen des Rostellums innerhalb sehr verschiedener Gattungen auftreten.

Wichtigste Literatur.

- BENTHAM in BENTHAM & HOOKER, *Gen. plant.* III (1883) 460.
BURGEFF, *Saprophytismus und Symbiose* (1932).
CAMUS, E. G. et A., *Iconographie des Orchidées d'Europe...* (1929).
GODFREY, *Monograph and Iconograph of Native Brit. Orchidaceae* (1933).
HIRMER, M., *Beiträge zur Organographie der Orchideenblüte.* *Flora* 113 (1919) 213.
LINDLEY, J., *The genera and species of orchidaceous plants* (1830—40).
PFITZER in ENGLER-PRANTL, *Nat. Pflanzenfam.* II, 6 (1888) 52.
REICHENBACH F., *De pollinis orchidearum genesi...* (1852).
RICHARD, L. C., *De orchideis europæis adnotationes* (1817).
ROLFE, R. A., *The evolution of Orchidaceae.* *Orchid Review* 17—20 (1909—1912).
SCHLECHTER, R., *Versuch einer system. Neuordnung der Spiranthinae.* *Beih. Bot. Centralbl.* 37 (1920) II, 317.
SCHLECHTER, R., *Das System der Orchidaceen.* *Notizbl. Bot. Gart. Dahlem* X (1926) 563.
ZIEGENSPECK, *Orchidaceae* in KIRCHNER, LOEW, SCHRÖTER, *Lebensgesch. Blütenpfl. Mitteleuropas* I, Abt. 4 (1928—1936).