



## *Gymnadenia densiflora* (WAHLENB.) A.DIETR.

Autor Thomas Ulrich

ORCHIS 1/2024 Seite 14–45

### Kapitelübersicht

1. Motivation und Ziele	14	3.3. Strukturierung 3. Teil: Habitate	23
1.1. Verbreitung in Europa	15	3.3.1. Fazit und Arbeitshypothese	25
1.2. Ziele des vorliegenden Artikels	15	4. Morphologie	26
2. Historisches	16	4.1. Pflanzenhöhe	27
2.1. Göran Wahlenberg und Albert Dietrich	16	4.2. Morphologie der Laubblätter	29
2.2. Historische Angaben über das Vorkommen in der Schweiz	17	4.3. Morphologie der Blüten	32
3. Strukturierung der Arten / «Sippen»	18	4.3.1. Fazit und Arbeitshypothese	34
3.1. Strukturierung 1. Teil:		5. Die eher subjektiven Kriterien	35
Vorab ein Wort zur Standardliteratur	18	5.1. Unterschiede im Geruch	35
3.2. Strukturierung 2. Teil:		5.1.1. Fazit und Arbeitshypothese	40
Blühzeitpunkt und Chromosomenzahl	19	5.2. Farbe der Blütenlippe	40
3.2.1. Fazit	22	6. Zusammenfassung und Schlussfolgerungen	41
		7. Literaturverzeichnis	42

Es gibt Orchideengattungen, die bei der Artbestimmung manchmal nicht ganz einfach sind, wie zum Beispiel die Gattungen *Epipactis* und vor allem *Dactylorhiza*. Bei der Gattung *Gymnadenia* sind es vor allem die Arten der alten Gattung «*Nigritella*», die einen manchmal herausfordern. Dass jedoch eine der häufigsten Arten, die Langspornige Handwurz (*Gymnadenia conopsea*), ebenfalls nicht mehr so einfach zu bestimmen ist, liegt daran, dass durch die genetischen Untersuchungen (seit ca. 20 Jahren) die bisher als Varietät klassierte Dichtblütige Handwurz (*Gymnadenia conopsea* var. *densiflora*) in den Artrang erhoben wurde. Trotz allem fristet die Art ein Mauerblümchen-Dasein. Auf der AGEO-Website wird sie als Varietät, da sie fast identisch aussieht wie *G. conopsea* var. *conopsea*, nicht erwähnt. Auch auf der Website von Info Flora werden beide Varietäten zusammengefasst. Der Eintrag *Gymnadenia conopsea* var. *densiflora* (WAHLENB.) AVER. zeigt lediglich eine Verbreitungskarte.

### 1. Motivation und Ziele

Mich selbst beschäftigt *Gymnadenia conopsea* s.l. seit meinem Beitrag im ORCHIS 2/2021 «Die Orchideen des AGEO-Lehrpfades Teil 7 Die *Gymnadenia*-Arten» intensiver.

Nach 3 Jahren hoffe ich mit diesem Beitrag zumindest ein Hilfsmittel für mich und andere Interessierte in den Händen zu haben, um dieses Jahr im Feld die beiden kryptischen Arten *Gymnadenia conopsea* / *Gymnadenia densiflora* besser zu erkennen und zu dokumentieren.

Eine Bewertung, ob *Gymnadenia densiflora* (Dichtblütige Handwurz) wirklich eine eigene Art ist, wird nicht Gegenstand dieses Beitrags. Hier verlasse ich mich auf die vielen wissenschaftlichen Arbeiten, die seit über 20 Jahren durch verschiedene genetische und zytologische Untersuchungen in verschiedenen Regionen Europas den phylogenetischen Baum der Gattung *Gymnadenia* diskutiert und bestätigt haben (siehe Tabelle auf Seite 21).

Die drei hochwüchsigen Arten der Gattung *G. conopsea*, *G. densiflora* und *G. odoratissima* können leicht von den niederwüchsigen Arten der alten Gattung «*Nigritella*»<sup>1</sup> abgegrenzt werden und *G. odoratissima* über ihren kurzen Sporn leicht von den beiden anderen langspornigen Arten.

Fakt ist, dass der genetische Unterschied zwischen *G. densiflora* und den beiden anderen hochwüchsigen Arten viel grösser ist als der genetische Unterschied zwischen *G. conopsea* / *G. odoratissima*, welche sich morphologisch doch so stark unterscheiden.

Fakt ist auch, dass *G. densiflora* in vielen genetischen Studien der alten Gattung «*Nigritella*» genetisch näher steht, obwohl sie morphologisch der *G. conopsea* zum Verwechseln ähnlich ist. Es folgt eine ausführliche Übersicht über den aktuellen Stand der Literatur bezüglich der beiden kryptischen Arten.

<sup>1</sup> Bezüglich Nomenklatur halte ich mich an den Stand <https://www.worldfloraonline.org/> Feb. 2024

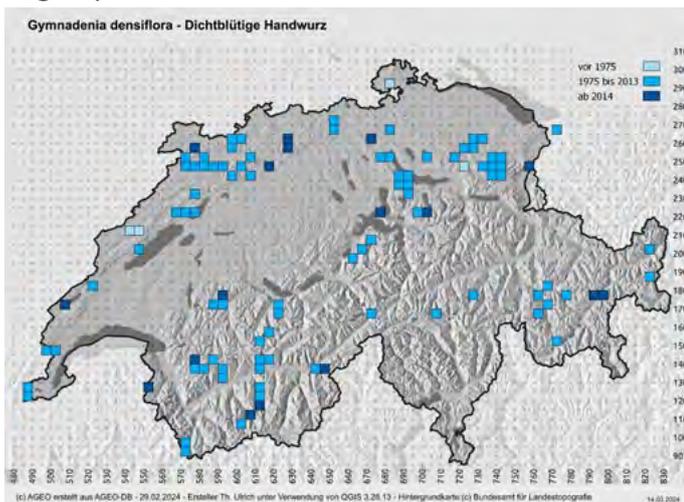
# Orchideen

## 1.1. Verbreitung in Europa

In etlichen europäischen Staaten wird *G. densiflora* als Art geführt, in einigen Ländern weiterhin als Varietät *G. conopsea* var. *densiflora* – und dies zusätzlich unter verschiedenen Autorennamen.



*Gymnadenia densiflora* (WAHLENB.) A. DIETR.  
GBIF(2024). <https://www.gbif.org/species/2840425>  
abgerufen am 9. Feb. 2024.



## 1.2. Ziele des vorliegenden Artikels

Vielleicht gibt dieser Beitrag Antworten auf die folgenden Fragen:

- Darf man diesen Sachverhalt einfach ignorieren und die beiden Spezies weiterhin als Varietät behandeln anstatt als «gute Arten» anzuerkennen?
- Machen wir als AGEO – als «Experten» bezüglich Orchideen der Schweiz – nicht einen Fehler, die beiden Arten nicht getrennt zu kartieren?
- Stimmt die Einstufung in der Roten Liste auch im Falle der getrennten Arten *G. conopsea* bzw. *G. densiflora*?  
*G. conopsea* s.l. wird in der Schweiz in der Roten Liste als LC – nicht gefährdet geführt.

Ein Ergebnis möchte ich bereits vorwegnehmen: Die Sache wird nicht einfach, es gibt nicht das eine Kriterium, um die beiden Arten auseinander zuhalten. Und ob es mit mehreren Kriterien möglich ist, das Ziel zu erreichen, wird im Folgenden dargestellt.

Auf der Verbreitungskarte links erkennt man die Regionen, in denen die Art wissenschaftlich intensiver untersucht wurde (nördliches Europa).

Für die Schweiz gibt es ebenfalls wissenschaftliche Arbeiten, die das Vorkommen der *Gymnadenia densiflora* (bzw. gemäss Info Flora *G. conopsea* var. *densiflora*) in der Schweiz sicher bestätigen. Die Art wurde in der Schweiz – wenn auch im geringen Ausmass – vor allem im Zeitraum 1975 bis 2013 erfasst (siehe Verbreitungskarte links unten).

Zu den Verbreitungskarten muss man einschränkend bemerken, dass in früheren Jahren – und unter Umständen auch noch heute – in vielen Ländern die beiden *Gymnadenia*-Arten nicht getrennt erfasst wurden und wenn, dann auch nur von Spezialisten.

Zu den über die Jahrzehnte benutzten wissenschaftlichen Namen für die «Dichtblütige Handwurz» noch ein Hinweis:

In Originalzitate verwende ich immer die damals verwendete wissenschaftliche Bezeichnung, unabhängig ob als Varietät oder als Subspezies klassiert. Im eigenen Text wird der zurzeit gültige Name *Gymnadenia densiflora* verwendet – abgekürzt als *G. densiflora* sowie in Tabellen Gd bzw. Gc für *G. conopsea* und falls nötig Go für *G. odoratissima*.



*Gymnadenia conopsea*

## 2. Historisches

### 2.1. Göran Wahlenberg und Albert Dietrich

Was Wahlenberg [1806] effektiv bewegte die Varietät *Orchis conopsea* β. *densiflora* als Erstfund zu beschreiben und somit von der gewöhnlichen *G. conopsea* abzugrenzen, ist unbekannt. In Latein vermerkt er «Ähre pyramidenförmig, mit dicht gedrängten Blüten sowie lanzettlichen Blättern». Im schwedischen Text grenzt er gegen *Orchis conopsea* folgendermassen ab (gemäss Übersetzung in Eccarius et al. [2022]):

«... Sie [*Orchis conopsea* β. *densiflora*] **wachsen zusammen** mit *Orchis conopsea*, aber dessen ungeachtet **blühen sie einen Monat später**; sie sind **dreimal grösser** mit dickem und **kräftigen Stängel**; sie haben  $\frac{1}{2}$  Zoll breite [ungefähr 12–13 mm], fast lanzettliche Blätter, die an der Wurzel dicht beisammen stehen (bei *O. conopsea* sind diese lockerer); der Blütenstand bildet einen dichten, sich verjüngenden Zylinder (bei *O. conopsea* einen mehr gleich dicken), woran die **Blüten so dicht sitzen**, dass die Hauptachse des Blütenstandes zwischen diesen nicht sichtbar ist; die Tragblätter sind kürzer als die Helme (bei *Orchis conopsea* ragen sie über diese hinaus); der Fruchtknoten ist kürzer und sitzt mehr rechtwinklig am Stängel. ...»

Eine Fülle von Kriterien, die uns im Laufe des Beitrages intensiver beschäftigen werden. Interessanterweise macht er keine Aussagen über Farbe und Duft der Blüten.

Im Band 1 seiner «Flora des Königreichs Preussen» schreibt Dietrich [1833] über Vorkommen von *Gymnadenia odoratissima* in verschiedenen Regionen, vermerkt jedoch:

«... weicht von anderen, aus südlicheren Gegenden erhaltenen [Exemplaren], etwas ab, und auch die Beschreibungen anderer Schriftsteller wollen nicht recht passen; denn die Blätter sind bei unseren Pflanzen breiter, die Blumen grösser, und die Seitenlappen der Kronenlippe sind breiter wie die mittleren und nicht, wie angegeben wird, schmaler, auch der Sporn ist länger, wie man ihn an den schmalblättrigen Formen findet. ...»

1839 korrigierte Dietrich in seinen «Notizen aus der Flora der Mark Brandenburg» (Dietrich [1839])

«... Orchideen, unter denen ich nur ... [Liste von Arten], nebst einer neuen *Gymnadenia* erwähne, die ich in meiner Flora borussica t. 65 fälschlich als *G. odoratissima* beschrieben habe, die aber ohne Zweifel der *G. conopsea* näher steht. Ich habe sie an meine Freunde als *G. densiflora* Nob. [nobis unser, d. h. von uns benannt bzw. beschrieben] versandt, da ich sie von *Orchis densiflora* WAHLENB. nicht für verschieden halte und charakterisiere sie auf folgende Weise.

*G. densiflora*; foliis anguste lanceolatis; spica densa, pyramidalis; labello trilobo, lobis integerrimis, lateralibus latioribus, calcaribus incurvis, geminis parvis longioribus.

Blüht im Juli und August und ist sehr wohlriechend.»

Dietrich fügt hauptsächlich die Form der Lippe (**dreilappig, Seitenlappen ausgeprägt**) sowie die Eigenschaft des Duftes «**wohlriechend**» hinzu.

Warum Dietrich die Wahlenberg'sche Varietät zur Art erhebt und zudem Wahlenberg eigentlich falsch zitiert, wird aus dem Text nicht ersichtlich. Auf jeden Fall sind mit allen diesen fett gedruckten Eigenschaften die Kriterien festgelegt, mit welchen sich die Botaniker in den darauffolgenden 200 Jahren begnügten und messbare Werte in Standardwerken publizierten und immer wieder zitierten.



Stellungen der Sepalen – ein Auswahl

Ende der 80er-Jahre des letzten Jahrhunderts kam ein weiteres Merkmal hinzu – die (fast) horizontale Stellung der seitlichen Sepalen (Rose, F. [1988] (Rich, T. [2012]) als gutes Bestimmungsmerkmal für *G. densiflora*. Dies wäre ein schönes Kriterium, wenn auch nicht eindeutiges Kriterium, wie in der linken Abbildung anhand einiger *Gymnadenia*-Pflanzen gezeigt.

Im Laufe der Untersuchungen (Bateman et al. [2021], siehe Tabelle 2 S. 585 der Originalpublikation) wird dieses Kriterium als nicht aussagekräftig eingestuft. Trotzdem möchte ich es an dieser Stelle erwähnen, denn viele Fotografien der *G. densiflora* aus Grossbritannien erfüllen dieses Kriterium.

## 2.2. Historische Angaben über das Vorkommen in der Schweiz

Die ältesten Angaben in der Literatur für die Schweiz, die mir vorliegen, sind:

Schmidely [1884]: «*Gymnadenia conopea* R. BR. b. *densiflora* A DIETR.; «Moraine du bois de la Bâtie», Genève« [verweist auf Excfl. A. Gremlı 4e edition]

Chenevard [1899]: «*Gymnadenia conopea* v. *densiflora* FR. Marais de Pougny de Divonne [Frankreich] et aux Rouges sur Gingins [Schweiz]»

und in den Fortschritten der schweizerischen Floristik (Schröter [1900])

«*Gymnadenia conopea* R. BR. var. *densiflora* FR.

Scheint verbreitet. Je mehrere Standorte bei Winterthur und Genf, Michelfelden bei Basel [Frankreich] lg. Linder. (Dr. Rikli, Zürich)»

sowie der älteste Eintrag in der AGEO-Datenbank

«Das obere Tösstal und die angrenzenden Gebiete floristisch und pflanzengeografisch dargestellt»; 1902; Dissertation Hegi, Gustav

In diesem Zusammenhang und für die folgenden Ausführungen muss auch die Arbeit von Heusser über die Chromosomenzahl der Schweizer Orchideen erwähnt werden (Heusser [1938]). Unter dem Kapitel *Gymnadenia* vermerkte er:

«26. *Gymnadenia conopea* R. BR. Von dieser Art wurde ein ziemlich ausgebreitetes Material untersucht. Nach ihren Standorten wurden die Pflanzen unterschieden in Hügel-, Moor- und Alpen-Pflanzen. Eine genaue morphologisch-systematische Charakterisierung derselben hätte mich zu weit abwegs geführt.»

Bei der „Hügel-*G. conopea*“ (Magerrasen, lichten Laub- und Föhrenwäldern; Region Glattfelden; Blütezeit 2. Hälfte Juni) bestimmte er die Chromosomenzahl zu  $2n = 80$ .

Bei der „Moor-*G. conopea*“ (Riedwiesen, frühblühend Mai bis Juni; Raat, Rümıang; sowie spätblühende Form Juli; Glattfelden, Niederglatt) bestimmte er beide zu  $2n = 40$ . Zu dem bemerkte er, dass am Emdberg (steiler trockener Waldrand mit Quellmoor) beide Zytotypen  $2n = 80$  und  $2n = 40$  vorkamen.

Bei der „Alpen-*G. conopea*“ (var. *alpina* Rchb.) bestimmte er  $2n = 40$  (Alpine Wiesen und Weiden ca. 2000 m ü. M).

Bezüglich der «Sippe» mit der Chromosomenzahl  $2n = 80$  führte er weiter aus:

«Die doppelte Chromosomenzahl der Hügel-*G. conopea* wäre wohl ein Grund, sie von den übrigen abzutrennen. Ihre Charakterisierung nach äusserlichen, morphologischen Merkmalen ist aber m. E. nicht so leicht und wird besser dem Spezialisten überlassen. Mit einer der beschriebenen Varietäten scheint sie nicht übereinzukommen. Ihr Geruch ist stets unangenehm, während die übrigen gar nicht oder dann wohlriechend sind.»

Anscheinend kannte Heusser die damals diskutierten Varietäten, da er versuchte die «Sippe»  $2n = 80$  taxonomisch zu erfassen. Spannend, dass er diesen Abgleich bezüglich der im Juli blühenden «Sippe»  $2n = 40$  nicht durchgeführt hat sowie einen Geruch nicht explizit den Zytotypen zuordnete. Die Varietät *densiflora* wurde von ihm nicht erwähnt.

Die Unterscheidung bzgl. **Standort (trocken / feucht)** sowie die **Eigenschaft des Geruches** werden im Folgenden ebenfalls eine wichtige Rolle spielen.

## 3. Strukturierung der Arten / «Sippen»

Wie im vorigen Abschnitt bereits angedeutet, wird es nötig sein, die verschiedenen Arten und polyploiden «Sippen» vor allem im Bezug auf die Standardwerke und die wissenschaftliche Literatur zu strukturieren.

### 3.1. Strukturierung 1. Teil: Vorab ein Wort zur Standardliteratur

Man sollte sich vergegenwärtigen, dass aufgrund der langjährigen Einstufung die publizierten charakteristischen Daten eher das *Gymnadenia conopsea* aggr. ( bzw. s.l.) beschreiben und eine nachträgliche Zuordnung zu Arten und «Sippen» so gut wie unmöglich ist. Auf eine Auflistung der insgesamt verwendeten 17 morphologischen Kriterien (dies wäre eine Tabelle über 3 Seiten) wird daher verzichtet bzw. nur in Einzelfällen tabellarisch dargestellt.

Ausgewertet wurden folgende Standard-Literaturstellen:

- [1] Lauber, Wagner und Gyax [2018] Flora Helvetica, 6. Aufl.; erwähnt nur die Nominalart; *G. conopsea* var. *densiflora* wird nur auf der InfoFlora Website angegeben.  
<https://www.infoflora.ch/de/flora/gymnadenia-conopsea-var-densiflora.html>
- [2] Eggenberg und Möhl [2020] Flora vegetativa, 4. Auflage – *G. conopsea* var. *densiflora* nicht erwähnt
- [3] Eggenberg et al. [2022] Flora Helvetica Exk. Führer 2. Auflage – *G. conopsea* var. *densiflora* nicht erwähnt
- [4] Rothmaler [2017] Exk. Flora von Deutschland 21. Auflage; unterscheidet *G. conopsea* subsp. *conopsea* und *G. conopsea* subsp. *densiflora*; erwähnt Arbeiten von Dworschak [2002]
- [5] Wartmann [2020], *G. conopsea* var. *densiflora* wird nicht erwähnt, lediglich Fotos Habitus von dichtblütigen und lockerblütigen Individuen.
- [6] Baumann [2005], zitiert auf den Seiten 453–454 verschiedene Literaturstellen bis 2005 inkl. Diskussion der Problematik, bestreitet die Möglichkeit einer klaren Trennung der Taxa, lässt bezüglich *G. densiflora* nahezu alle Fragen weitgehend offen, gibt aber in einer Tabelle eine konsolidierte Beschreibung der beiden Varietäten.
- [7] Reinhard, Götz, Peter und Wildermuth [1991] Problematik auf S.152 erwähnt, analysieren bzgl. Blütenstandsform, „*G. conopsea* ist eine der variabelsten Orchideenarten der Schweiz“.
- [8] Delforge [2006], erwähnt Problematik, erste genetische Untersuchungen deuten auf 3 Arten hin: *G. conopsea*, *G. borealis* und *G. densiflora*, obwohl diese überschneidende morphologische Eigenschaften aufweisen.
- [9] Füller [1969] Seite 32–44 Abb. 34 und 35 bzw. 36,37 zeigen locker und dichtblütige Blütenstände, erwähnt dichtblütige Individuen bzw. *G. conopsea* var. *densiflora* (S. 42) sowie Exemplare von bis zu 80 cm Höhe.
- [10] Künkele und Baumann [1998] in «Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs» Band 8 S. 344, erwähnt *G. densiflora* nicht, jedoch *G. conopsea*. Diese besitzt eine breite ökologische Amplitude, da sie sowohl auf trockenem als auch feuchtem bis wechselfeuchten Standorten gedeihen kann.
- [11] Griebel und Presser [2021] führen etliche «*Gymnadenia*-Arten» auf, welche zumindest bisher offiziell als Synonyme von *G. conopsea* betrachtet werden. Bzgl. *G. densiflora* unterscheiden die Autoren die *G. conopsea* subsp. *densiflora* und *G. conopsea* subsp. *friesica*, die Nordische Händelwurz mit Vorkommen im nördlichen Europa.
- [12] Souche [2004] S. 142-145 erwähnt eine „wohlriechende langspornige Variante“.
- [13] Feldmann und Rode [2014] S. 534 verwenden den akzeptierten Namen *Gymnadenia densiflora* (WAHLENB.) A.DIETR. und geben einen ausführlichen Beschrieb für die Art. Unterscheiden aber im Fall der *G. conopsea* drei «Sippen»
- [14] Rose, F. [1988] (Rich, T. [2012], update) beschreiben die 3 Arten *G. conopsea*, *G. densiflora* und *G. borealis*.
- [15] Möseler [1987] beschäftigte sich intensiv mit den beiden Subspezies.
- [16] AHO\_NRW [2018] zeigen beide Arten inkl. Diskussion, beziehen sich u. a. auf Möseler [1987]; Möseler und Patzke [1987].
- [17] Eccarius et al. [2022] Seite 48–75, bezieht sich in vielen Punkten auf Literatur [6] und bewertet die zurzeit bekannten genetischen Ergebnisse.

Am Beispiel der Pflanzenhöhe soll die Problematik der Angaben aufgezeigt werden.

	<i>G. conopsea</i>	<i>G. densiflora</i>	<i>G. odoratissima</i>
Pflanzenhöhe	20–50 cm [1] 30–50 cm [4] 20–70 cm [5] 35–100 cm [6] 15–50(–90) cm [7] 20–60 cm [8] 35–100 cm [10] 20–55 cm [11] 20–40(70) cm [13] 20–40 cm [14] 20–50 cm [15] 30–70 cm [16] 35–100(130) cm [17]	55–100 cm [4] Bis 100 cm [8] 40–100 cm [11] (40)60–80(>100) cm [13] 30–60 cm [14] 50–90 cm [15] 60–80(–100) cm [16] 40–100 cm [17] 3 mal grösser als Gc [6]	15–30 cm [4] 20–50 cm [6], [10], [17] 10–30(–40)cm [7] 10–30(–50) cm [8] 10–25(40 cm [11] 15–40(50) cm [13] (10)20–35(50) cm [17]

In der Regel ist nicht eindeutig klar, was hinter den Bereichangaben steht, sind damit Minimum / Maximum-Werte oder typische Werte gemeint, wobei die Definition «Was ist typisch» fehlt. Zum Beispiel widerspricht die Grössenangabe «30–60 cm bei Rose, F. [1988] (Rich, T. [2012])» (wie auch andere Angaben in der obigen Tabelle) dem Beschrieb von Wahlenberg, dass *G. densiflora* dreimal grösser sei als *G. conopsea*. Ein Verhältnis, das übrigens von Baumann [2005] in seiner Zusammenstellung übernommen wurde.

Die verschiedenen Angaben könnten aber durchaus als Phänotyp-Beschreibungen berechtigt sein, genauso wie der Beschrieb von Wahlenberg lediglich die extremsten Individuen beschreiben könnte. So erwähnen Vöth und Sonntag [2006] *G. densiflora* als «riesenhaft grosse; bis über hundertblütige Pflanze; Pflanzenhöhe: 60–80(–100) cm».

Und somit ist das Hauptproblem bereits formulierbar:

Wie vergleichbar sind die Daten der verschiedenen Quellen für die verschiedenen Populationen in den diversen Ländern, in verschiedenen Habitaten sowie unter den verschiedenen klimatischen Verhältnissen und unterschiedlichen Wachstumsfaktoren?

Eine der wichtigsten Aussagen aus aktuellen Literaturstellen ist für mich:

Im Falle der beiden (fast)-kryptischen Arten *G. conopsea* und *G. densiflora* kann nicht das einzelne Individuum beurteilt werden, sondern man muss immer die gesamte Population im Auge haben. Nur eine Kombination von Eigenschaften ermöglicht eine (fast) zuverlässige Zuordnung. (Efimov [2013], Bateman et al. [2021])  
[Aus dem Englischen übersetzt]

Eine Aussage, die nicht nur auf die *Gymnadenia*-Arten zutrifft, sondern auch auf andere Gattungen.

**Die übliche Standardliteratur wird uns bei der Unterscheidung der beiden *Gymnadenia*-Arten nicht wesentlich weiter helfen.**

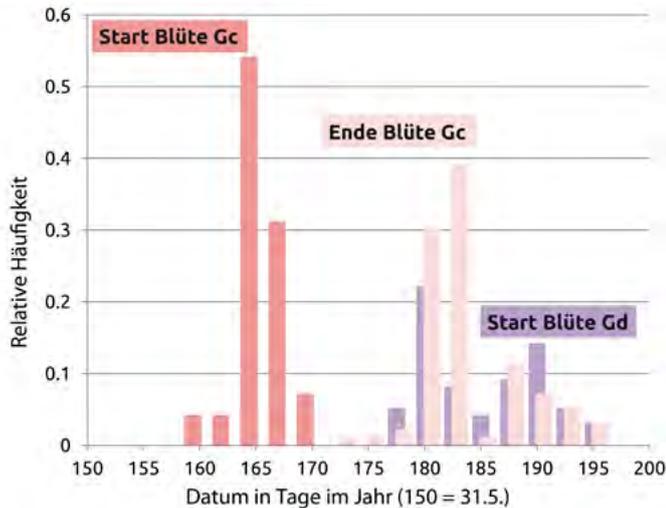
### 3.2. Strukturierung 2. Teil: Blühzeitpunkt und Chromosomenzahl (Zytologie)

Angaben zur Blütezeit – eine Auswahl

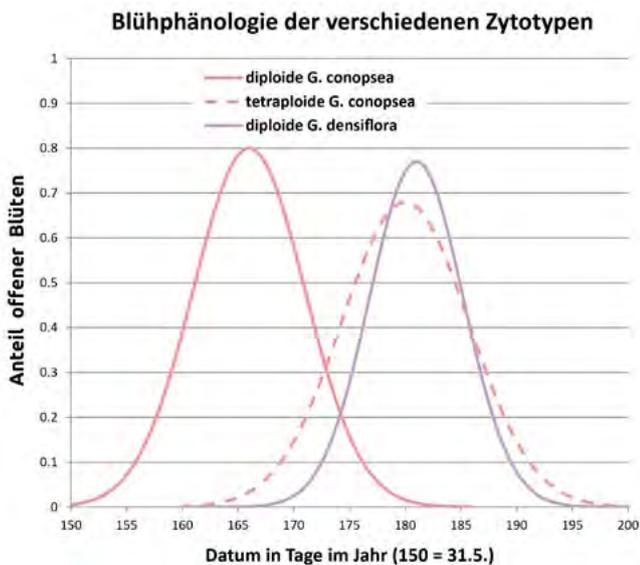
Literatur	<i>G. conopsea</i>	<i>G. densiflora</i>
Möseler [1987]	6 (1. W.)–7	7 (2./3. W.)–8
Reinhard et al. [1991]	5–8	blüht nach Gc
Baumann [2005]	Juni–Juli (Anf. August)	1 Monat nach Gc
Feldmann und Rode [2014]	5–7	7 (1. W.)–8 (1. W.)
Rothmaler [2017]	5–8	7–8
Griegl und Presser [2021]	5 (Ende)–8	6 (4. W.)–8 1 Monat nach <i>G. conopsea</i> im selben Biotop

# Orchideen

Das Einsetzen der Blüte sowie die Länge der Blütezeit ist von vielen äusseren Parametern abhängig. Generell wird *G. conopsea* s.s. als frühblühend bezeichnet und *G. densiflora* als spätblühend, letztere ungefähr 1 Monat später. Diese Aussage gilt eigentlich nur unter vergleichbaren Bedingungen (d. h. vergleichbares Habitat, Witterungsverlauf usw.) und streng genommen nur im selben Habitat (Mischpopulationen). Auch sind die Angaben aus den verschiedenen Ländern unterschiedlich. So schreiben Joffard et al. [2022] für die schwedischen Populationen auf Öland, dass *G. conopsea* typischerweise im Juni und *G. densiflora* im Juli blühen, jedoch ihre Blütezeit um bis zu 2 Wochen überlappen und unerwarteterweise in gemischten Population sogar etwas mehr überlappen.



Blühbeginn und Blühende in einer Mischpopulation aus Daten Joffard et al. [2022]



Blühzeiten skizziert gemäss Jersáková et al. [2010]

richten, welche sich nur gering von der Blütezeit der *G. densiflora* unterscheidet. Zudem setzte die Blüte dieser «Sippe» einige Tage vor der *G. densiflora* ein.

Wie in der Einleitung Kapitel 2.2 auf Seite 17 bereits erwähnt, hatte bereits Heusser [1938] für die Schweiz eine «Sippe» mit  $2n = 80$  (tetraploid) nachgewiesen.

Somit müssen wir uns in der Schweiz mit drei «Sippen» auseinandersetzen: der diploiden *G. conopsea* ( $2n_{Gc}$ ), der tetraploiden *G. conopsea* ( $4n_{Gc}$ ) – beide als *G. conopsea* s.s zusammengefasst – sowie der diploiden *G. densiflora* ( $2n_{Gd}$ ).

Die Abbildung (links) zeigt für ein Habitat, in welchem beide Arten vorkommen, die Blühverhältnisse (Daten aus dem Supplement zur Publikation Joffard et al. [2022]). Es wurden einzelne Individuen in ihrer Blühphase erfasst. Der Startzeitpunkt der individuellen Pflanzen ist für beide Arten deutlich unterschiedlich, jedoch das Ende die Blühphase von *G. conopsea* überlappt deutlich mit dem Blühbeginn der *G. densiflora*. – d.h. gleichzeitiges Vorkommen von abblühenden *G. conopsea* und aufblühenden *G. densiflora*. Das Blüh-Ende der *G. densiflora* Pflanzen wurde leider nicht erfasst

Aus taxonomischer Sicht ist die Blütezeit kein adäquates Bestimmungskriterium, jedoch bei geringer Überlappung der Blütezeiten der Arten und gleichzeitiger präziser Erfassung des Blühzustandes der Gesamtpopulation wäre es ein gutes Kriterium, um genauer hinzuschauen.

Als weitere Herausforderung ist in der Literatur eine «Sippe» im *G. conopsea* aggr. als **spätblühend jedoch morphologisch ähnlich *G. conopsea* s.s** erwähnt. Jersáková et al. [2010] untersuchten im Südosten der Tschechischen Republik *G. conopsea* s.l. und zeigen in einer Abbildung (Fig. 1 S. 1206 ihrer Publikation) den Unterschied der Blühzeiten anhand dem Anteil an offenen Blüten.<sup>2</sup>

Die Abbildung links zeigt die nachskizzierten Blühzeiten in einer Mischpopulation der drei «Sippen».

Bemerkenswert, wie die Blühzeiten der tschechischen Population (Erfassungsjahr 2009) mit der schwedischen Population (Abbildung oben, Erfassungsjahr 2019) übereinstimmen.

Unser Augenmerk sollte sich aber auf die Blütezeit der tetraploiden *G. conopsea* (gestrichelte Linie)

<sup>2</sup> Da in den verschiedenen Publikationen die Messwerte und Datumsangaben oft unterschiedlich präsentiert werden, wird in dieser Übersicht so weit als möglich versucht, eine einheitliche Darstellung zu erstellen.

# Orchideen

Die folgende Tabelle zeigt eine Auswahl über Arbeiten in diversen Ländern, in denen die 3 «Sippen» genetisch bzw. zytologisch eindeutig bestimmt wurden.

Literatur	Land	2nGc	4nGc	2nGd	
Mrkvicka [1993]	AT	X	X	---	unterscheidet früh- und spätblühende Pflanzen, bestimmt diese als diploid bzw. tetraploid. Er ordnet die frühe «Sippe» der diploiden <i>G. conopsea</i> subsp. <i>conopsea</i> bzw. die späte «Sippe» der <i>G. conopsea</i> subsp. <i>densiflora</i> zu. Gemäss Marhold et al. [2005] geht die damalige Zuordnung auf die Arbeiten von Löve, Á. und Löve, D. [1961] zurück (siehe Anmerkung unter der Tabelle). Aufgrund der Chromosomenzahlen und der Tatsache, dass bisher keine tetraploiden <i>G. densiflora</i> nachgewiesen wurden, <b>werden die beiden «Sippen» von mir im folgenden als 2nGc und 4nGc behandelt.</b>
Soliva und Widmer [1999]	CH	X	---	X	keine tertaploiden <i>G. conopsea</i> ; <i>G. conopsea</i> und <i>G. densiflora</i> streng mit früh- und spätblühend korreliert.
Gustafsson und Lönn [2003]	SE	X	---	X	untersuchten die frühblühende und spätblühende «Sippen» der <i>G. conopsea</i> Pflanzen und verglichen diese genetisch mit <i>G. odoratissima</i> bzw. <i>G. densiflora</i> . Die frühblühende «Sippe» war genetisch näher verwandt mit <i>G. odoratissima</i> . Die spätblühende «Sippe», obwohl morphologisch vergleichbar mit der frühblühenden, bestimmten sie als näher verwandt mit <i>G. densiflora</i> . Polyploide Pflanzen werden nicht diskutiert.
Marhold et al. [2005]	CZ SK	X	X	X	Identifikation der «Sippen» durch zytologische Analyse
Jersáková et al. [2010]	CZ	X	X	X	beschreibt eine spätblühende «Sippe» als tetraploide <i>G. conopsea</i>
Stark et al. [2011]	DE	X	X	X	Identifikation genetisch und zytologisch
Trávníček et al. [2012]	EU	X	X	X	Umfassende Studie mit <i>Gymnadenia</i> sp. aus 17 europäischen Ländern, weitere polyploide <i>G. conopsea</i> nachgewiesen; jedoch in UK und SE keine tetraploide <i>G. conopsea</i> (4nGc).
Gross und Schiestl [2015]	CH	X	X	---	Schwerpunkt der Arbeit liegt auf dem reproduktiven Erfolg von 4nGc vs. 2nGc.
Brandrud et al. [2019]	EU	X	---	X	Umfassende Studie zur Stellung der Gattung <i>Nigritella</i> im Vergleich zu <i>Gymnadenia</i> .
Chapurlat et al. [2020]	SE	X	---	X	Identifikation zytologisch
Bateman et al. [2021]	UK	X	---	X	bisher keine polyploiden «Sippen» im <i>G. conopsea</i> aggr. in UK nachgewiesen
Joffard et al. [2022]	SE	X	---	X	Schwerpunkt Bestäuber, Geruch mit ausführlichen Daten, speziell Blühdaten individueller Pflanzen
Länderkürzel : AT – Österreich, CH – Schweiz, CZ – Tschechien, SE – Schweden, SK – Slowakei, UK = Grossbritannien (Britische Inseln), EU – diverse Länder in Europa					

**Anmerkung zu:** Löve, Á. und Löve, D. [1961], „Chromosome numbers of Central and Northwest European plant species“, Opera botanica a Societate botanica lundensi. – Originalliteratur bisher noch nicht gefunden.

Marhold et al. [2005] beurteilen die Angaben in der Publikation bzgl. *G. densiflora* kritisch.

Die Arbeiten von Marhold et al. [2005] konkretisieren die Befunde einer früheren Arbeit von Jongepierová und Jongepier [1989]. Deren morphometrischen Untersuchungen an den tschechischen «Sippen» ergab bereits 1989 eine Einteilung in drei taxonomische Gruppen der *G. conopsea* s.l. (alle als diploid eingestuft):

- a) subsp. *conopsea* (Mitte Mai – Mitte Juni; weniger als 50 cm hoch; schmale Blätter ca. 10 mm breit; 1-3 nicht-scheidige Blätter; lockerer Blütenstand; 20–40 Blüten; **Geruch schwach, mehr oder weniger unangenehm**)
- b) subsp. *densiflora* (Mitte Juni– Ende Juli; mehr als 50 cm hoch; Blätter bis 40 mm breit; gewöhnlich fünf und mehr nicht-scheidige Blätter; dichter Blütenstand; mehr als 40 Blüten; **Geruch stark, unangenehm**) sowie
- c) eine Zwischengruppe (Juni– Ende Juli, mehr als 50 cm hoch; Blätter 10–20 mm breit; meist fünf und weniger nicht-scheidige Blätter; lockerer Blütenstand; mehr als 40–80 Blüten; **Geruch stark, unangenehm**).

Zudem kamen dem Autorteam Zweifel auf, ob die damals übliche Zuordnung «*G. conopsea* subsp. *densiflora* ist tetraploid» richtig ist.

Marhold et al. [2005] belegten durch ihre Studien anhand der Chromosomenzahl, dass in Tschechien diploide und tetraploide *G. conopsea* s.s. sowie die rein diploide *G. densiflora* vorkommen. Bezüglich der morphometrischen Daten – so scheint es mir – werden die beiden Zytotypen 2nGc und 4nGc zusammengefasst. Ungefähr 40 % der untersuchten *G. conopsea* Pflanzen blühten vor dem 10. Juni und alle *G. densiflora* danach.

Brandrud et al. [2019] erwähnen jedoch – wie bereits Gustaffson et al. [2003] – die spätblühende «Sippe», welche sie nun genetisch der *G. densiflora* zuordnen, obwohl die Pflanzen morphologisch eher *G. conopsea* entsprechen würden. Sie ziehen die Schlussfolgerung, dass ein erweiterter Beschrieb für *G. densiflora* nötig sei. Man könnte in Versuchung geraten anzunehmen, dass in früheren Arbeiten die Auswahl an Pflanzen zur Bestimmung bzw. Beschreibung nicht immer repräsentativ war. Nur in wenigen Literaturstellen wurden die Kriterien zur Auswahl der Pflanzen genauer angegeben.

Die internationale Zusammenarbeit Trávníček et al. [2012] ergab, dass neben der diploiden *G. densiflora* (2nGd) in allen 17 Ländern die diploide *G. conopsea* (2nGc) nachgewiesen wurde, jedoch nur in 5 Ländern die tetraploide *G. conopsea* (4nGc). Hierbei handelt es sich um Deutschland, Frankreich, Rumänien, Österreich und die Schweiz.

### 3.2.1. Fazit

#### Eine erste Zusammenfassung:

- Ohne eine genetische bzw. zytologische Bestimmung sind die Angaben in der allgemeinen Literatur – meines Erachtens – nur auf das *G. conopsea* aggr. zu beziehen.
- Angaben zur Morphologie, Phänologie usw. können nur aus den entsprechenden Literaturstellen entnommen werden, welche die «reinen» 2nGc, 4nGc und 2nGd gesichert unterscheiden.
- Für die Feldarbeit reicht es nicht, zwischen früh- und spätblühend zu unterscheiden, um *G. densiflora* zu identifizieren. Frühblühend gilt für 2nGc und spätblühend für 4nGc und 2nGd.
- Qualitative Aussagen wie «riesenhaft» oder «dichtblütig» sind Anhaltspunkte, aber keine eindeutige Beschreibung.
- Das Auftreten weiterer polyploiden «Sippen» bei *G. conopsea* s.s. äussert sich u. a. in der Variabilität dieser Art.
- Durch den Nachweis von 2nGc, 4nGc und 2nGd ist für uns in der Schweiz die Sachlage daher komplizierter als in Nordeuropa.



*Gymnadenia conopsea*



*Gymnadenia densiflora*

## 3.3. Strukturierung 3. Teil: Habitate

Begeben wir uns nun auf eine fiktive Wanderung, bei der wir unerwartet vor einer Blütenpracht stehen.

Der erste Gedanke nach *G. conopsea* wird sofort mit aggr. oder s.l. ergänzt, die Kamera bleibt inaktiv und wir machen zuerst einen taxonomisch nicht korrekten, aber hilfreichen ersten Schritt – wir betrachten das Habitat.



Habitat im Kanton Aargau Jura-Region Foto vom 3. Juni 2009

Um es vorwegzunehmen, auch hier sind sich die Autoren der verschiedenen Werke und Publikationen nicht ganz einig, weil die «Sippen» sehr wahrscheinlich in der Vergangenheit nicht klar getrennt wurden.

Literatur	<i>G. conopsea</i>	<i>G. densiflora</i>
Rothmaler [2017]	Wechselfrische Halbtrockenrasen, sickerfrische bis feuchte Moorwiesen, Quell- und Niedermoore, Sümpfe, lichte Wälder, Vorwälder in Tagbauen, Gebüsche – kalkhold	Wechselfrische Halbtrockenrasen, wechselfeuchte Wiesen, Quell- und Niedermoore
Möseler [1987]; Möseler und Patzke [1987]	Kalkreiche, trockene Standorte – in trockenen Kalkmagerrasen	Kalkreiche, staufeuchte, wechselfeuchte bis wechselfrockene Standorte – in Kalksümpfen und wechselfrockenen Kalkmagerrasen
Eccarius et al. [2022]	Trocken- und Halbtrockenrasen, wechselfeuchte Wiesen und Feuchtwiesen, Moorwiesen aber auch Nieder- und Quellmoore, lichte Wälder und Gebüsche trockenwarmer Standorte; breite ökologische Amplitude, bevorzugt basische Böden, Kalkgehalt nicht entscheidend	Halbtrockenrasen über Kalk, Nasswiesen und Quellmoore
Feldmann und Rode [2014]	Magerrasen, lichte Wälder, Gebüsche, frischere, ruderalisierte Wiesen, Bergwiesen; besiedelt auch Sekundär-Standorte; bevorzugt Kalkgebiete	Im Allg. als «Sippe» der Kalkflachmoore oder Hangquellmoore angesehen, aber mit beträchtlicher ökologischer Amplitude; beziehen sich auf Stark et al. [2010]

# Orchideen

Möseler [1987]; Möseler und Patzke [1987] erfassten die beiden Arten (in der Eifel, Deutschland) anhand des Reifegrades der Fruchtkapseln im August 1985, reif = *G. conopsea*, noch völlig grün = *G. densiflora*. Sie machten jedoch keine Aussage über die Möglichkeit einer tetraploiden «Sippe», welche ebenfalls noch grüne Fruchtkapseln haben sollte. Bezüglich der Habitatsansprüche der beiden Arten bemerkten sie:

„Die neuen Funde unterstreichen, dass *G. conopsea* ssp. *densiflora* neben Feuchtwiesen und Flachmooren den frischeren Flügel des Mesobromion bevorzugt.“

Auch Jongepierová und Jongepier [1989] stellten fest, dass die von ihnen klassifizierten *G. densiflora* in feuchten sowie in trockenen Habitaten aufzufinden waren.

Für die Population in Schweden und der Britischen Inseln kann man vorerst davon ausgehen, dass keine polyploiden «Sippen» vorhanden sind (Bateman et al. [2021], Trávníček et al. [2012]).

Meekers et al. [2012] fassen die Habitatspräferenzen folgendermassen zusammen:

- *Gymnadenia conopsea* s.s. kommt am häufigsten auf kalkhaltigen Substraten, in einem relativ warmen und trockenen gemässigten Tieflandklima vor. *G. densiflora* kommt auf Torf- oder Mineralböden sowie in Tieflandmooren (an basenreichen, stark kalkhaltigen Gewässern gebunden) vor, aber auch auf feuchten, basenreichen, aber kalkarmen Mineralböden.

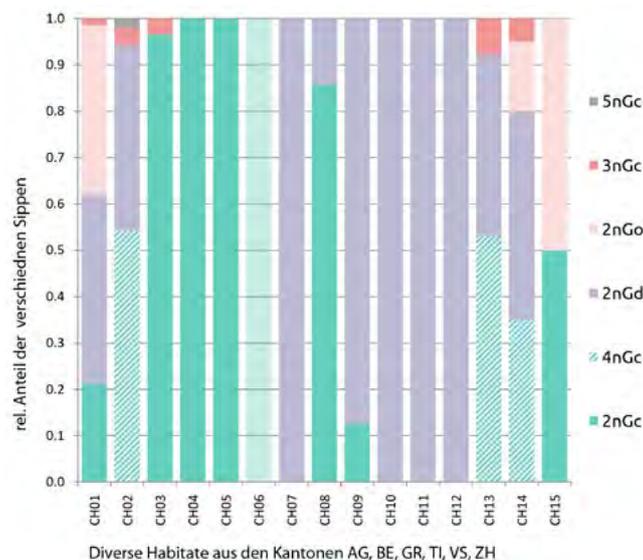
Bateman fasst die oben erwähnten Literaturquellen zusammen und gibt die Habitatspräferenz für *Gymnadenia conopsea* s.s. als kalkhaltiges Grünland an. *G. densiflora* wird auf basische Sümpfe und Feuchtwiesen spezialisiert beschrieben und selten auf kalkhaltigem Grünland (Bateman et al. [2021], Bateman [2022]).

Gustafsson und Lönn [2003] ermittelten die Ansprüche der beiden Arten *G. conopsea* und *G. densiflora* in schwedischen Habitaten. Im Falle, dass beide Arten in einem grösseren Habitat vorkommen,

- so ist die frühblühende Variante (= *G. conopsea*) signifikant mit dem Berg-Klee (*Trifolium montanum*) assoziiert, eher typisch für trockene Habitate.
- Hingegen ist die spätblühende Variante (= *G. densiflora*) signifikant mit dem Schmalblättrigen Wollgras (*Eriophorum angustifolium*) und einer dichteren Krautschicht assoziiert, somit eher feuchte Habitate.
- Schwieriger zuzuordnen ist ihrer Meinung nach das signifikante gemeinsame Auftreten vom Knolligem Geissbart (*Filipendula vulgaris*) mit der spätblühenden Variante.

Inwieweit die Details aus Nordeuropa auf unsere Breiten übertragen werden können, ist natürlich eine angemessene Frage. Als Schlussfolgerung liegt trotzdem nahe, dass eine Habitatspräferenz von *G. conopsea* (2nGc) eher für trockene Gebiete und für *G. densiflora* (2nGd) eher für wechselfeuchte bzw. feuchte Standorte vorliegen könnte.

Bezüglich der tetraploiden «Sippe» können zwei Arbeiten, in denen auch Pflanzen aus Schweizer Standorten untersucht wurden, herangezogen werden.



Die in Trávníček et al. [2012] untersuchten Schweizer Populationen – CH06 nur durch eine Pflanze repräsentiert.

Trávníček et al. [2012] werten die Habitatspräferenzen nicht aus, geben jedoch für die 15 untersuchten Schweizer Standorte einen kurzen Beschrieb des zugehörigen Habitats an. Eine eindeutige Zuordnung trocken / feucht lässt sich nachträglich für 2nGc, 4nGc und 2nGd nur bedingt vornehmen.

Die Verteilung (rel. Anteil) der «Sippen» in den 15 Habitaten zeigt ein interessantes Bild (vorbehaltlich einer repräsentativen Pflanzenentnahme in den Habitaten). Es scheint so als ob es «reine» 2nGc und «reine» 2nGd Habitate geben würde (im Sinne «reine» = stark dominante Vorkommen). Im Weiteren fällt auf, dass 4nGc in Habitaten zusammen mit 2nGd vorkommt.

In höheren Lagen der Alpen wurden auf feuchten Wiesen bzw. Habitaten vornehmlich 2nGd nachgewiesen (CH07, CH10 bis CH13). 4nGc wurde nur in einzelnen Fällen und in geringer Zahl nachgewiesen.

Deutliche Beispiele für das gemischte Vorkommen der Arten in der Schweiz sind die Habitate CH01 (2nGc und 2nGd) sowie CH02 (4nGc und 2nGd). Beide Habitate befinden sich im Kanton AG Jura-Region, Föhrenwald, Mischwald mit Föhren und Halbtrockenrasen, Mergelboden mit trockenen und wechselfeuchten Bereichen.

In einer weiteren Arbeit Gross und Schiestl [2015] werden spezifisch 2nGc und 4nGc untersucht. Auch in diesem Fall können die beiden Habitate bzgl. trocken / feucht nicht eindeutig zugeordnet werden (die Habitate sind mit CH01 und CH02 der obigen Abbildung jedoch vergleichbar). Eine gewisse Tendenz, dass die tetraploide *G. conopsea* eher feuchte Habitate bevorzugt ist aufgrund der geografischen Angaben im zugehörigen Supplement erkennbar.

### 3.3.1. Fazit und Arbeitshypothese

#### Eine zweite Zusammenfassung:

Auch wenn diverse Autoren die beiden Arten *G. conopsea* und *G. densiflora* bzgl. ihrer Habitatsansprüche als unterschiedlich beschreiben / betonen, so lässt sich aus der Literatur keine eindeutige Regel ableiten. Es sieht so aus, als ob die diploide *G. conopsea* im Vergleich zur tetraploide *G. conopsea* eher in trockenen Habitaten zu finden ist. Die tetraploide *G. conopsea* wird womöglich eher zusammen mit der *G. densiflora* vorkommen und / oder in feuchteren Bereichen der Habitate der diploiden «Sippe».

#### Arbeitshypothese 1:

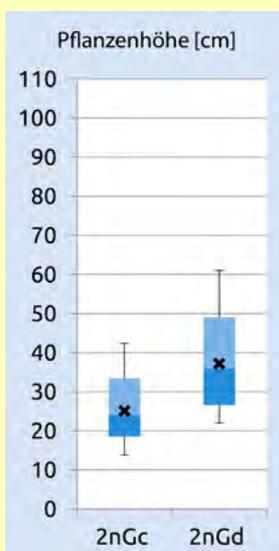
Erscheint ein Habitat auf den ersten Blick

- eher trocken, wie z. B. Halbtrockenrasen, so könnte *G. conopsea* (2nGc) dominieren;
- eher wechselfeucht, wie z. B. Pfeifengras-Föhrenwälder, so sollte man mit *G. conopsea* (4nGc) und *G. densiflora* rechnen;
- eher feucht / zeitweise durchnässt, wie z. B. Feuchtwiesen, so könnte *G. densiflora* vorherrschen.

Auf jeden Fall hilft auch die Begleitflora genauer anzuschauen, um das Habitat genauer erfassen zu können.

#### Erklärung der Grafiken, die in den folgenden Kapiteln verwendet werden.

Da in den verschiedenen Publikationen die Messwerte unterschiedlich präsentiert werden, wurde für den vorliegenden Beitrag eine einheitliche Darstellung gewählt.



Die blauen Balken repräsentieren 80 % der gemessenen Daten, die beiden schmalen Balken jeweils 10 % der unteren Werte bzw. oberen Werte. Der Median-Wert wird durch den Übergang von dunkel- zu hellblau angezeigt, jeweils 50 % der Daten liegen unterhalb bzw. oberhalb dieses Wertes. Die Kreuze entsprechen dem arithmetischen Mittelwert der Datensätze. In der Abbildung ist der Mittelwert jeweils etwas höher als der Median-Wert. Weichen Mittelwert und Median-Wert sehr stark voneinander ab, so liegt keine symmetrische Verteilung der Messwerte vor. Die Abbildung lässt sich somit folgendermassen:

Die diploide *G. conopsea* (2nGc) hat eine Höhe von ca. (15-)19-33(-42) cm. Die *G. densiflora* wurde mit einer Höhe von ca. (22-)27-49(-61) cm angegeben. Grob an der Grafik abgeschätzt liegen die grössten 10 % *G. conopsea* Pflanzen (ab ca. 33 cm) im Bereich der oberen 50 % der *G. densiflora* Pflanzen, die Überlappung der blauen Bereiche ist deutlich und zeigt die Schwierigkeit der Unterscheidung in diesem Fall anhand der Höhe.

Die hinterlegte Farbe der Abbildung, im Beispiel hellblau, repräsentiert die verwendete Publikation, hier Joffard et al. [2022].

Oft stellen die Daten nicht die Werte einzelner Pflanzen dar, sondern sind Mittelwerte aus den angegebenen Populationen, die von den Autoren ermittelt wurden.

## 4. Morphologie

Wie im vorigen Kapitel aufgezeigt kommen in der Schweiz hauptsächlich die beiden Zytotypen der *G. conopsea* (2nGc – diploid und 4nGc – tetraploid) sowie *G. densiflora* (2nGd – diploid) vor. Für eine Unterscheidung der «Sippen» durch morphologische Eigenschaften können daher nur Arbeiten berücksichtigt werden, die genetische bzw. zytologische Untersuchungen als Grundlage haben und die Messdaten den einzelnen «Sippen» eindeutig zuordnen.

Zusammenfassend werden in den Arbeiten hauptsächlich folgende relevante vegetative Haupt-Merkmale aufgeführt: **Pflanzhöhe**, **Anzahl Blätter** sowie **Anzahl Blüten** aufgeführt. Des Weiteren werden in zweiter Priorität der **Blattlänge**, der **Blattbreite** sowie der **Blütendichte** (Blüten/cm) eine wichtige Rolle für die Unterscheidung der «Sippen» zugeschrieben. Bezüglich der Blüten werden die **Spornlänge**, die **Breite der Lippe**, die **Grösse des Mittellappens** sowie die **Grösse des Fruchtknotens** in die Analysen mit einbezogen.

**Farbe der Lippe** spielt nur in einer Arbeit eine Rolle, der **Geruch der Blüten** lediglich nur indirekt in Arbeiten, die sich mit dem Themenkreis *Bestäubung / Bestäuber / Reproduktion* beschäftigen. Farbe und Geruch werden in einem separaten Kapitel behandelt.

In der folgenden Tabelle sind die Arbeiten mit morphometrischen Daten aufgelistet. Die Tabelle ist die Grundlage für die folgenden Analysen und wird somit auszugsweise in den einzelnen Unterkapiteln wiederholt, um das Hin- und Herblättern zu vermeiden.

Literatur «Sippen»	Höhe	Anzahl Blätter	Blattbreite	Blattlänge	Anzahl Blüten	Blüten pro cm	Spornlänge	Breite Lippe	Fruchtknoten	Kommentar
Mrkvicka [1993] 2nGc, 4nGc	X	X	X	X	X	X	X	X	X	[a]
Marhold et al. [2005] 2nGc, 4nGc, 2nGd	X	X	X		X	X		X		[b]
Stark et al. [2011] 4nGc, 2nGd	X	X	X	X	X	X	X		X	[c]
Gross und Schiestl [2015] 2nGc, 4nGc	X				X	X				[d]
Chapurlat et al. [2020] 2nGc, 2nGd	X				X		X	X		[e]
Bateman et al. [2021] 2nGc, 2nGd	X	X	X	X	X	X	X	X	X	[f]
Joffard et al. [2022] 2nGc, 2nGd	X				X		X			[g]

[a] untersuchte früh- und spätblühende «Sippen» der *G. conopsea* s.l., wie bereits erwähnt in dieser Arbeit aufgrund der Chromosomenanzahl als 2nGc und 4nGc interpretiert. Enthält Tabelle mit den Mittelwerten MW ( $\pm$  Standardabweichungen SD) über alle Pflanzen aus verschiedenen Standorten.

[b] trennten die beiden Arten Gc und Gd auf, mit der Folge, dass 2nGc und 4nGc bzgl. der morphometrischen Daten zusammengefasst sind (siehe voriges Kapitel). MW $\pm$ SD der Pflanzeigenschaften aus verschiedenen Standorten.

[c] verwendeten für die morphometrischen Daten nur 4nGc Pflanzen und 2nGd Pflanzen. Tabelle im Supplement zum Artikel zeigt MW $\pm$ SD aus den Pflanzeigenschaften für 23 Standorte 4nGc und 10 Standorte 2nGd.

[d] verwendeten für ihre Studie keine 2nGd Pflanzen. MW $\pm$ SD aus den Pflanzeigenschaften pro Standort und Jahr, diese werden separat ausgewiesen.

[e] untersuchten die Wechselwirkung von Pflanze und Bestäuber. MW $\pm$ SD aus den Pflanzeigenschaften für verschiedene Standorte (7 für 2nGc und 4 für 2nGd).

[f] hatte das Ziel, die aussagekräftigsten Eigenschaften für die britischen *Gymnadenia*-Arten herauszuarbeiten. Tabelle im Supplement zum Artikel zeigt MW ohne SD aus den Pflanzeigenschaften für verschiedene Standorte (9 für 2nGc und 8 für 2nGd) sowie Mittelwerte pro Art (MW $\pm$ SD) über die Standorte.

[g] untersuchten den Einfluss von Bestäubern bzgl. Veränderung von Blütenmerkmalen. Geben Daten für 576 individuelle Pflanzen aus verschiedenen Standorten (9 für 2nGc und 6 für 2nGd) im Supplement zum Artikel an.

Die meisten Arbeiten präsentieren die morphometrischen Werte bereits als Mittelwerte aus verschiedenen Standorten / Populationen, wenige Arbeiten zeigen die Original-Messdaten einzelner Pflanzen in ihren Supplement-Dateien. Die Zusammenstellungen in den folgenden Tabellen sind, sofern nicht separat vermerkt, berechnete Mittelwerte über die ausgewiesenen Populationen und zeigen somit die Varianz in der entsprechenden Region.

## 4.1. Pflanzenhöhe



*G. conopsea s.l.*, ein eher stattliches Exemplar mit breiteren Laubblättern

Höhe [cm]	Land	2nGc	4nGc	2nGd
Mrkvicka [1993]	AT	39.4±8.1	52.5±12.6	
Marhold et al. [2005] [b]	CZ/SK	40.7±8.4		67.3±13.2
Stark et al. [2011] [c]	DE		47.8±4.7	58.2±8.8
Gross et al. [2015] [d]	CH	40.4±6.7 43.9±5.2	56.3±8.9 60.1±10.1	
Chapurlat et al. [2020]	SE	25.9±3.5		34.3±4.6
Bateman et al. [2021]	UK	33.2±7.8		44.8±14.5
Joffard et al. [2022] [g]	SE	25.1±5.8		37.1±8.9

[b] 4nGc zusammen mit 2nGc als *G. conopsea s.s.* dargestellt.

[c] Im Supplement zum Artikel sind die Mittelwerte über die verschiedenen Standorte für alle Kriterien aufgelistet. Die Werte in den Tabellen sind Mittelwerte über die verschiedenen Standorte. Die angegeben ± Standardabweichung zeigt die Streuung über die Standorte, nicht die Streuung über die einzeln Pflanzen pro Population.

[d] Die Supplements zum Artikel sowie eine Tabelle mit Mittelwerten wurden mir nachträglich von Karin Gross per E-Mail zur Verfügung gestellt. Daten aus 2 Vegetationsjahren und 2 Standorten; die Wetterlage in der Schweiz für die Jahre 2011 und 2012<sup>3</sup> zeichnete sich durch eine Rekordwärme und Trockenheit im Frühling 2011 aus. Das Jahr 2012 hingegen wurde als sommer-warmer Frühling und nass-trüber Sommerbeginn beschrieben. Dies könnte die Wachstumsunterschiede gemäss der Publikation Gross und Schiestl [2015] erklären. Hier werden nur die Daten 2012 für beide Standorte berücksichtigt. Die Mittelwerte sind Mittelwerte der vermessenen Pflanzen in jeder Population, die Standardabweichung somit ein Mass für die Varianz der Einzelpflanzen.

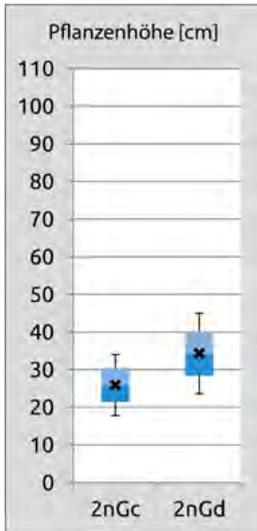
[g] Mittelwerte konnten über alle Pflanzen für verschiedene Standorte nachträglich berechnet werden sowie der Mittelwert über alle Standorte.

Ob die absolute Pflanzenhöhe ein gutes, belastbares Kriterium ist, kann bezweifelt werden. Diese ist nicht nur artspezifisch, sondern auch von verschiedenen Umweltparametern abhängig und zeigt somit eine hohe Variabilität. Dies gilt im Übrigen auch für weitere morphometrische Werte, die stark von den Wachstumsbedingungen abhängen.

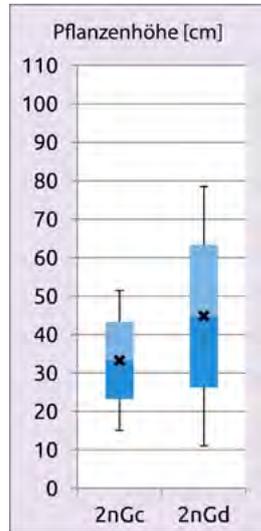
Auf der folgenden Seite sind die Daten grafisch aufgearbeitet, so dass Unterschiede deutlicher zum Vorschein kommen. Daten aus Schweden und Grossbritannien sind oben dargestellt, die weiteren Länder darunter.

<sup>3</sup> <https://www.meteoschweiz.admin.ch/service-und-publikationen/publikationen.html#order=date-desc&page=2&pageGroup=publication&year=2013&category=climate>

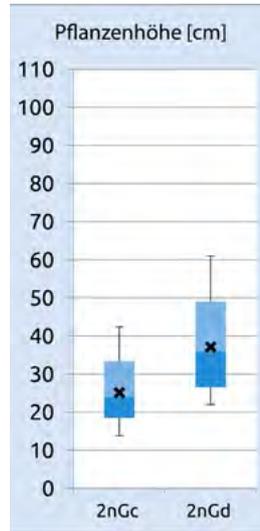
# Orchideen



Chapurlat et al. [2020]  
SE Höhenverhältnis  
 $2nGd : 2nGc = 1.32$

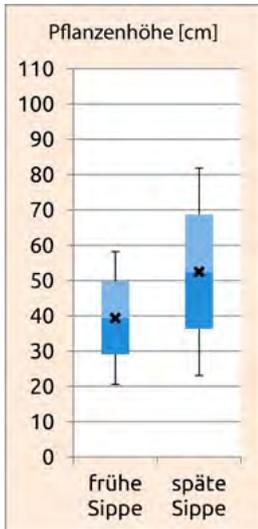


Bateman et al. [2021]  
UK Höhenverhältnis  
 $2nGd : 2nGc = 1.35$

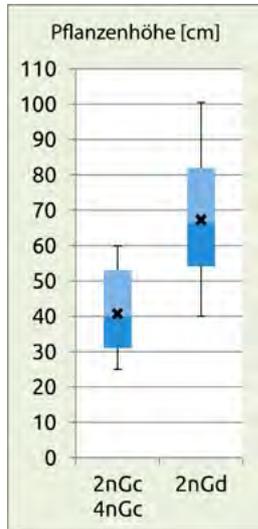


Joffard et al. [2022]  
SE Höhenverhältnis  
 $2nGd : 2nGc = 1.48$

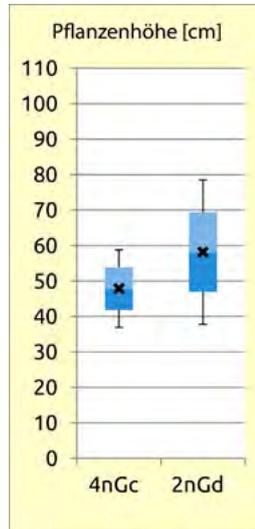
Der Vergleich der mittleren Pflanzhöhen zeigt einerseits, dass diese in Nordeuropa eher niedriger sind als in den anderen Ländern. Aber auch die maximale Höhe ist tendenziell niedriger. Erstaunlich ist die hohe Varianz bei 2nGd in Grossbritannien im Vergleich zu allen anderen Ländern. Dies zeigt die Schwierigkeit der Artzuordnung ausschliesslich anhand der Pflanzhöhe. In den Bildlegenden ist das Höhenverhältnis der dargestellten «Sippen» aus den entsprechenden Mittelwerten angegeben.



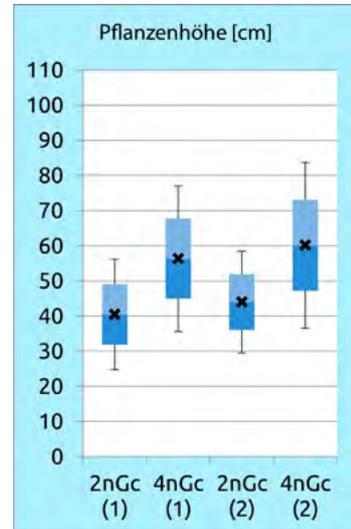
Mrkvicka [1993]:  
AT Höhenverhältnis  
 $4nGc : 2nGc = 1.33$



Marhold et al. [2005]:  
CZ/SK Höhenverhältnis  
 $2nGd : 2nGc = 1.65$



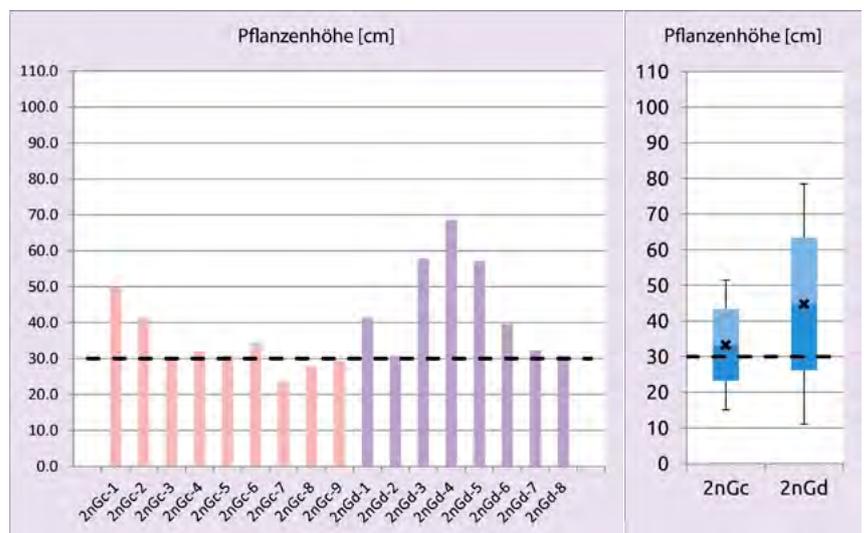
Stark et al. [2011]:  
DE Höhenverhältnis  
 $2nGd : 4nGc = 1.22$



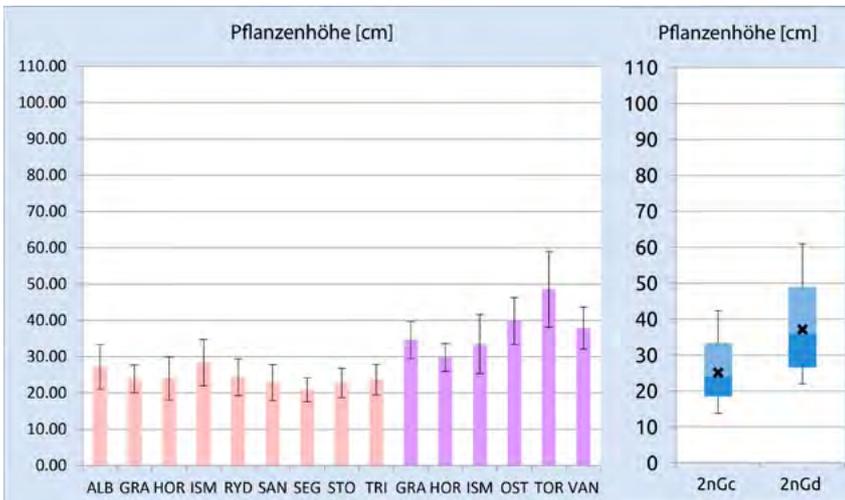
Gross et al. [2015]:  
CH Höhenverhältnis  
 $4nGc : 2nGc = 1.39 / 1.37$

In den folgenden Abbildungen sind die einzelnen Werte für die verschiedenen Habitate aus Grossbritannien (Abbildung rechts) und Schweden (Abbildung folgende Seite) dargestellt. Bateman et al. [2021] geben in ihrer Publikation an, dass 65 % *G. densiflora* Pflanzen eine Höhe von 30 cm und mehr (gestrichelte Linie) besitzen. 38 % der *G. conopsea* Pflanzen sind ebenfalls mindestens 30 cm hoch.

Ob die Aussage ohne Berücksichtigung der drei Habitate 2nGd-3 bis 2nGd-5 wohl auch aussagekräftig wäre?



Mittlere Pflanzhöhe in verschiedenen Habitaten (UK)  
Bateman et al. [2021]



Mittlere Pflanzenhöhe in verschiedenen Habitaten (SE)  
Joffard et al. [2022]

Die Daten von Joffard et al. [2022] zeigen deutlicher, dass eine Mindesthöhe von 30 cm ein Hinweis auf *G. densiflora* sein kann, zumindest für die nordeuropäischen Populationen.

Wenn die mittlere Pflanzenhöhe im Norden Europas effektiv kleiner ist im Vergleich zum restlichen Europa, so stellt sich die Frage:

**Wie verhalten sich die Pflanzengrößen (und weitere morphometrische Werte) zwischen tiefen und hohen Lagen in der Schweiz?** Die Höhenverbreitung von *G. conopsea* s.l. in der Schweiz liegt zwischen 230 und 2690 m ü. M. (gemäss AGE0-Datenbank).

Auf Basis der Angaben der anderen europäischen Länder könnte man als Arbeitshypothese eine Mindesthöhe für *G. densiflora* von 50-55 cm annehmen, um zumindest eine Motivation für eine genauere Betrachtung der Pflanzen / Population zu haben.

Mit hoher Sicherheit können wir davon ausgehen, dass die mittlere Pflanzenhöhe der Reihe folgt: *G. densiflora* ca. 1.3-mal grösser als *G. conopsea* (4nGc) und diese wiederum ca. 1.2 bis 1.3-mal grösser als *G. conopsea* (2nGc).

Es sei nochmals betont, dass die Schwankungsbreiten zu gross sind, um auf Ebene von Individuen eine eindeutige Zuordnung machen zu können. Ein Kriterium wie «riesenhaft gross» selektiert lediglich einzelne Pflanzen und unterscheidet u. U. nicht zwischen der tetraploiden *G. conopsea* (4nGc) und *G. densiflora* (2nGd). Mit nur einem morphologischen Kriterium ist keine Aussage bzgl. einer Art möglich.

## 4.2. Morphologie der Laubblätter Art und Anzahl Blätter



Weitaus aussagekräftiger könnten die Laubblätter der langspornigen *Gymnadenia*-Arten sein. Neben den grossen basalen Blättern, die den Stängel scheidig umfassen, erkennt man entlang des Stängels bis zum Ansatz der Infloreszenz mehrere brakteenähnliche Blätter (nicht-scheidig). Wichtig sind die Anzahl der verschiedenen Blatt-Typen sowie Länge und Breite der basalen Blätter.

Anzahl Blätter	Land	2nGc	4nGc	2nGd
Mrkvicka [1993] [a]	AT	3.56±0.6	3.88±0.7	
Marhold et al. [2005] [b]	CZ/SK	2.4±1.2		6.4±2.1
Stark et al. [2011] [c]	D		7.8±0.6	10.0±1.1
Bateman et al. [2021] [f]	UK	5.3±0.1 2.9±0.1		4.7±0.1 5.3±0.1

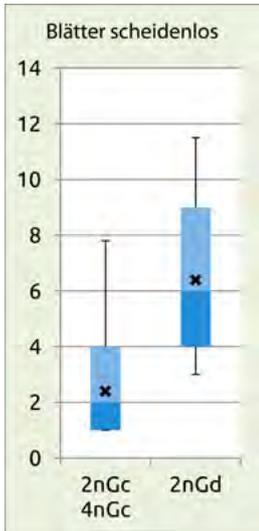
[a] Anzahl entspricht gemäss der typischen Zeichnung in der Publikation den scheidigen Grundblättern (Fig.1 S. 365; diese basiert auf Mittelwerten).

[b] Es werden nur die scheidenlosen (brakteenähnlichen) Stängelblätter angegeben; 4nGc zusammen mit 2nGc als *G. conopsea* s.s. dargestellt

[c] Gesamtzahl aller Blätter

[f] Werte oben scheidige und Werte unten scheidenlose Blätter; Mittelwert über die Populationen

# Orchideen



Die Angaben von Marhold et al. (siehe Abbildung links) zeigen deutlich, dass die Anzahl brakteenähnlicher Blätter ein gutes Mass für eine erste Klassifizierung der Pflanzen ist. Gemäss den Daten haben ca. 10 % der *G. densiflora* Pflanzen weniger als vier brakteenähnliche Blätter bzw. 10 % der *G. conopsea* Pflanzen haben mehr als vier (in der Grafik jeweils durch die schmalen Strich-Balken gekennzeichnet).

Bateman et al. [2021] geben in ihrer Analyse ebenfalls einen Grenzwert von 4 brakteenähnlichen Blättern an. Vier und mehr besitzen in Grossbritannien nach ihrer Analyse 91 % der *G. densiflora* Pflanzen, wobei lediglich 21 % der *G. conopsea* Pflanzen dieses Kriterium erfüllen.

Kaplan et al. [2019] geben im Bestimmungsschlüssel der tschechischen Flora ebenfalls das Kriterium Anzahl der brakteenähnlichen Stängelblätter an – vier und mehr für *G. densiflora*.

Bezüglich den brakteenähnlichen Blättern bei den tetraploiden *G. conopsea* Pflanzen kann keine Aussage gemacht werden. Diese wurden bisher nicht separat erfasst. In der Literatur wird im Vergleich zu diploiden *G. conopsea* die tetraploide *G. conopsea* als höher jedoch ansonsten als sehr ähnlich beschrieben. Ob sich dies auch

Marhold et al. [2005]

auf die Anzahl und Beschaffenheit der Blätter bezieht, kann daraus nicht ausgeschlossen werden. Wie aussagekräftig die «typische Zeichnung» in Mrkvicka [1993] ist, kann bzgl. der Blätter nachträglich nicht beurteilt werden.

## Blattlänge und Blattbreite

Für die Vermessung der Blattlänge und Blattbreite gibt es verschiedene Aussagen, welches basale Blatt zu betrachten ist. Sicher ist, dass das zweitunterste bzw. drittunterste Blatt die maximale Länge bzw. Breite zeigt. Ob die Maximalwerte am gleichen Blatt auftreten, ist anscheinend nicht immer geklärt.

Blattlänge [cm]	Land	2nGc	4nGc	2nGd	Kommentar
Mrkvicka [1993]	AT	15.6±3.5 - 16.2±3.1	19.3±3.9 - 23.2±4.5		2. Blatt 3. Blatt
Stark et al. [2011]	DE		16.5±2.0	18.9±3.5	2. Blatt
Bateman et al. [2021]	[f] UK	11.4±0.2		16.3±0.5	[f]

[f] Das längste Blatt kann, muss aber nicht, das breiteste sein.

Blattbreite [mm]	Land	2nGc	4nGc	2nGd	Kommentar
Mrkvicka [1993]	AT	11.3±2.5 - 9.7±2	17.5±3.5 - 18.1±5.5		2. Blatt 3. Blatt
Marhold et al. [2005]	[b] CZ/SK	11.3±2.8		23.4±7.5	2. Blatt
Stark et al. [2011]	DE		12.3±1.8	20.3±3.9	
Bateman et al. [2021]	[f] UK	10.8±0.2		14.6±0.4	

[b] 4nGc zusammen mit 2nGc als *G. conopsea* s.s. dargestellt

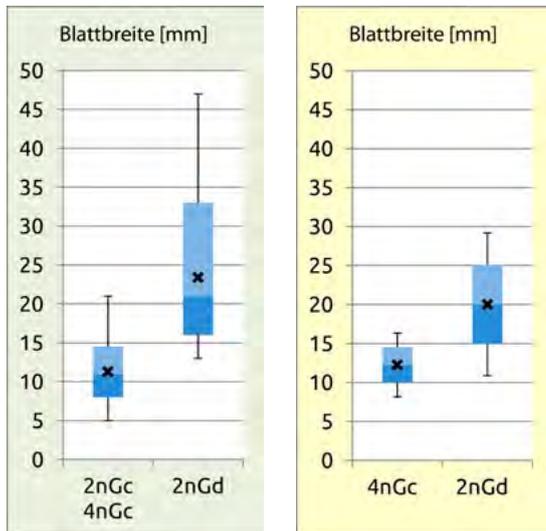
[f] Das breiteste Blatt kann, muss aber nicht, das längste sein.

Leider findet sich in den verschiedenen Literaturstellen keine Angaben bezüglich der Werte von Einzelpflanzen. Es werden nur Mittelwerte innerhalb einer Population angegeben. Wie bereits bei der Pflanzenhöhe erwähnt, sind Pflanzen aus Grossbritannien zierlicher und für das restliche Europa u. U. nicht repräsentativ.

*Blattbreite einer stattlichen Gymnadenia; 25 mm lassen eine G. densiflora als sehr wahrscheinlich erscheinen.*



# Orchideen



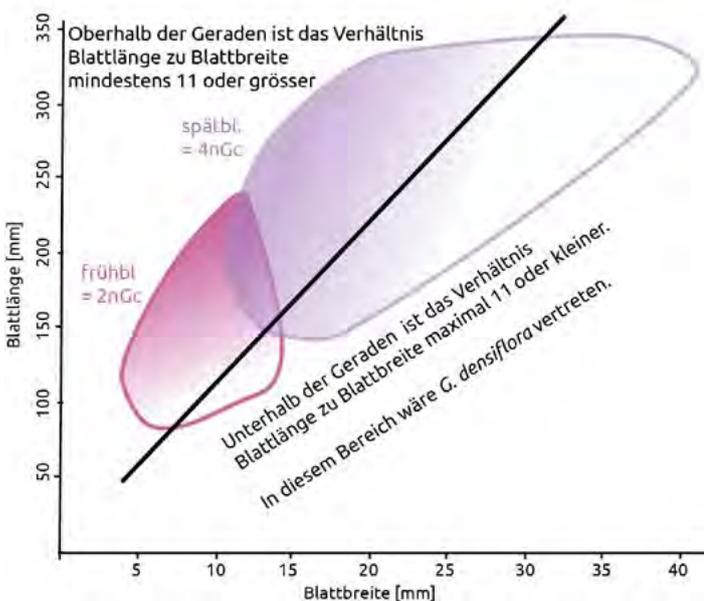
Marhold et al. [2005] Stark et al. [2011]

Aus den beiden Abbildungen (links) lässt sich ein Grenzwert für die Blattbreite des breitesten Blattes abschätzen.

Im Falle, dass nur eine der beiden Arten in einer Population vorkommt, spricht eine Blattbreite unter 15 mm für *G. conopsea*, eine Breite von mehr als 15 mm hingegen für *G. densiflora*.

In gemischten Populationen in denen viele Pflanzen unter 15 mm bzw. viele über 15 mm vorkommen spielt eine falsche Zuordnung von Individuen keine Rolle. Wichtig ist, dass die Population in ihrer Ausprägung (Angabe der Arten mit jeweils Anzahl Pflanzen, Charakterisierung der Fundbereiche usw.) erfasst wird.

Ein direkter Vergleich des Verhältnisses Länge/Breite (beide in mm) einer Pflanze könnte eine wichtige Grösse sein bzw. werden. Im Bestimmungsschlüssel der tschechischen Flora (Kaplan et al. [2019]) werden die beiden Arten u. a. anhand dieses Kriteriums unterschieden. Für *G. conopsea* mindestens 11 und mehr und für *G. densiflora* darf das Verhältnis nicht mehr als 11 betragen.



Blattlänge vs, Blattbreite, Abbildung nachgezeichnet gemäss Diagramm 1 in Mrkvicka [1993] S. 364

In der Publikation von Mrkvicka [1993] zeigt der Autor eine Grafik, in welcher die Blattlängen und Blattbreiten des 3. Laubblattes für die einzelnen vermessenen Pflanzen dargestellt werden. Die Abbildung kann aus urheberrechtlichen Gründen nicht direkt gezeigt werden, daher eine nachgezeichnete Version inklusive meiner Interpretation. Die Farbdichte repräsentiert die Anzahl Pflanzen, die Umrandung die Ausdehnung der Messwerte.

Unter der Voraussetzung, dass das Verhältnis Länge zu Breite allgemein anwendbar ist, liegen nahezu alle Messwerte im Bereich «Verhältnis grösser 11 (intensiv gefärbt)». Vor allem im Fall der 4nGc gibt es einige Pflanzen, die im «Bereich kleiner 11 (schwach gefärbt / weiss)» liegen. Mrkvicka [1993] hat lediglich nur 6 Pflanzen auf ihre Anzahl Chromosomen untersucht, aber weitaus mehr Pflanzen vermessen. Es ist nicht auszuschliessen, dass nicht die eine oder andere 2nGd miterfasst und nicht erkannt wurde (nochmals erwähnt, für Mrkvicka [1993] gehörten alle Pflanzen mit  $n = 80$  zur Subspezies *densiflora* und nicht zur tetraploiden *G. conopsea*).

## 4.3. Morphologie der Blüten

### Spornlänge

Spornlänge [mm]	Land	2nGc	4nGc	2nGd
Mrkvicka [1993]	AT	14.4±2	13.9±1.5	
Stark et al. [2011]	DE		18.0±1.0	16.5±1.3
Chapurlat et al. [2020]	SE	15.0±0.7		14.04±0.2
Bateman et al. [2021]	UK	15.2±0.15		14.0±0.1
Joffard et al. [2022]	SE	15.8±1.7		14.2±1.5

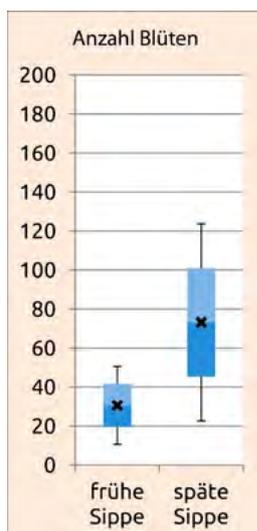
Die Mittelwerte der Spornlängen unterscheiden sich um ca. 1 mm, wobei *G. densiflora* eher den kürzeren Sporn hat. Da der Sporn mehrerer Pflanzen genau gemessen werden muss, kann das Kriterium im Feld nicht direkt verwendet werden.

### Anzahl Blüten

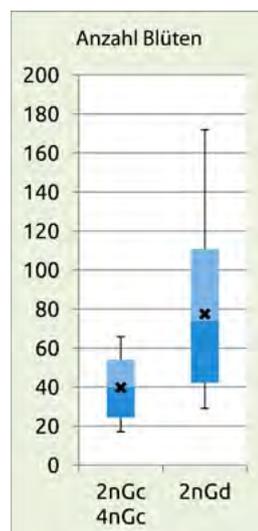
Anzahl Blüten	Land	2nGc	4nGc	2nGd
Mrkvicka [1993]	AT	20.6±8.6	73.2±21.7	
Marhold et al. [2005] [b]	CZ/SK	39.7±11.2		77.5±30.9
Stark et al. [2011]	DE		41.2±5.6	69.1±19.9
Gross et al. [2015]	CH	45.4±11.6 44.3±9.24	57.8±13.2 63.1±21.2	
Chapurlat et al. [2020]	SE	32.5±2.7		41.9±0.7
Bateman et al. [2021]	UK	32.9±0.8		43.5±1.72
Joffard et al. [2022]	SE	32.0±10.1		43.5±14.9

[b] 4nGc zusammen mit 2nGc als *G. conopsea* s.s. dargestellt

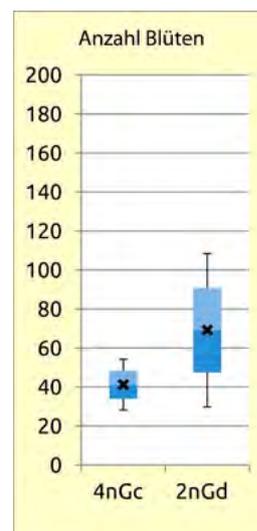
Die Anzahl Blüten kann im Feld nur zeitaufwendig erfasst werden (am ehesten noch im reifen Zustand der Samenstände kurz vor der Mahd). Die nordeuropäischen «Sippen» haben tendenziell weniger Blüten. Für die «Sippen» der weiteren Länder (folgende Abbildungen) zeigt sich eine hohe Varianz im Falle der *G. densiflora* mit teilweise deutlicher Überlappung mit den «Sippen» der *G. conopsea*.



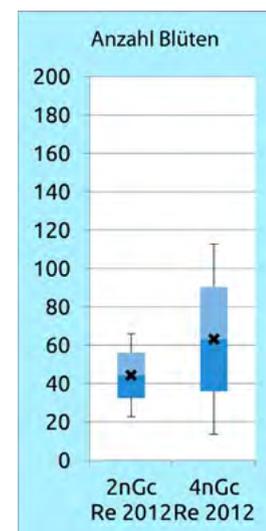
Mrkvicka [1993]



Marhold et al. [2005]



Stark et al. [2011]



Gross et al. [2015]

Wie gut sich die Anzahl an Blüten schätzen lässt, wird sich zeigen. Auffallend sind die doch extrem hohen Werte für *G. densiflora* im Falle von Marhold et al. [2005]; 10 % der Pflanzen hatten 110 bis ca. 170 Blüten! Die Werte bezüglich *G. conopsea* dieser Arbeit liegen im Vergleich mit den anderen Studien im Rahmen. Mangels Daten aus der Schweiz kann über das Verhältnis 4nGc und 2nGd keine Aussage gemacht werden. Im schlimmsten Fall unterscheiden sich die beiden «Sippen» in der Anzahl Blüten nicht wesentlich.

# Orchideen

## Blütendichte

Blütendichte [Blüten pro cm]		Land	2nGc	4nGc	2nGd
Mrkvicka [1993]	[a]	AT	3.2	6.6	
Marhold et al. [2005]	[b]	CZ/SK	2.4		2.0
Stark et al. [2011]	[c]	DE		3.4±0.5	4.8±0.7
Gross et al. [2015]	[d]	CH	3.8±0.3 3.7±0.3	3.8±0.3 3.7±0.3	
Bateman et al. [2021]	[f]	UK	4.95±0.15		5.96±0.17

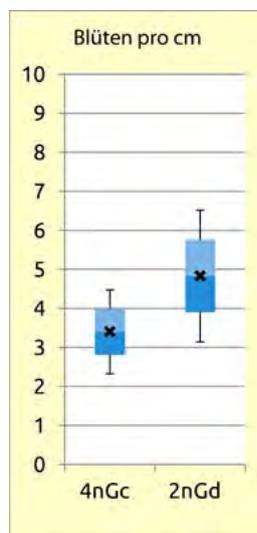
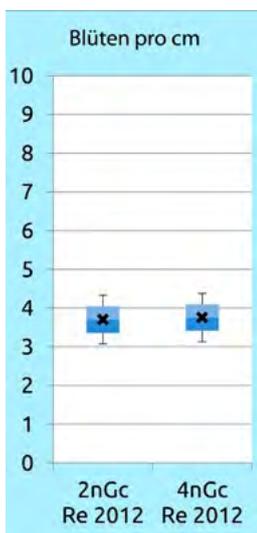
[a] Blütendichte wird nicht angegeben, berechnet aus Mittelwerten der Anzahl Blüten (AB) und Infloreszenzlänge (IL)  
 $\text{Blüten pro cm} = \text{AB} / \text{IL}$ .

[b] Mittlere Blütendichte ist als cm pro Blüte angegeben – Kehrwert berechnet;  
 4nGc zusammen mit 2nGc als *G. conopsea* s.s. dargestellt.

[c] berechnet aus den Mittelwerten pro Standort, ± Standardabweichung der Mittelwerte

[d] berechnet aus mittlerer Anzahl Blüten und mittlere Länge Infloreszenz.

[f] berechnet aus mittlerer Anzahl Blüten und mittlere Länge Infloreszenz.



Gross et al. [2015]

Stark et al. [2011]

In den Arbeiten sind leider keine individuellen Werte zur Anzahl Blüten und Infloreszenzlänge pro Pflanze angegeben. Die Dichte «Blüten pro cm» wurden nachträglich aus dem Verhältnis der Anzahl Blüten und Infloreszenzlänge im Fall Gross et al. [2015] berechnet. Im Falle Stark et al. [2011] wurden die angegebenen Mittelwerte pro Standort nachträglich gemittelt. Grundvoraussetzung für die Bestimmung der Blütendichte ist, dass der Blütenstand voll erblüht ist. Wie bereits erwähnt ist es unter Umständen besser, die Blütenzahl am Fruchtstand vor einer Mahd im Herbst zu bestimmen.

Im Falle einer Dichte von weniger als 4 Blüten pro cm kann man davon ausgehen, dass es sich mit hoher Wahrscheinlichkeit um eine Population von *G. conopsea* (2nGc bzw. 4nGc) handelt. Bei mehr als 4 Blüten pro cm könnte *G. densiflora* (2nGd) in Frage kommen. Auffallend ist auf jeden Fall die hohe Schwankungsbreite in Fall der *G. densiflora*,

die bereits in der Anzahl Blüten ersichtlich ist. Die Art hat anscheinend bzgl. ihrer Infloreszenz eine hohe Variabilität. Die Daten zeigen jedoch auch, dass die „dichtesten *G. conopsea*“ den „lockerblütigsten *G. densiflora*“ im Aussehen gleichen. Dies passt zur bereits erwähnten Bemerkung von Brandrud et al. [2019] im Kapitel 3.2 auf Seite 19, die morphologisch wie *G. conopsea* aussehende Pflanzen der *G. densiflora* zuordneten. Wie die Beschreibung von Wahlenberg [1806] «Hauptachse des Blüentriebs nicht sichtbar» in diesem Zusammenhang zu werten ist, bleibt offen.

## Lippenbreite

Schwierig zu fassen ist auch die Lippenbreite, die sich nur über eine repräsentative Blütenstatistik ermitteln lässt. Hier braucht es eine belastbare Statistik mit einer repräsentativen Anzahl an Pflanzen bzw. Blüten. Unter Umständen ist die von Chapurlat et al. [2020] definierte Blütengröße aussagekräftiger (siehe Tabelle unten).

Lippenbreite [mm]		Land	2nGc	4nGc	2nGd
Mrkvicka [1993]		AT	6.3±0.7	6.9±1.0	
Marhold et al. [2005]	[b]	CZ/SK	5.4±1.1		6.8±1.4
Bateman et al. [2021]		UK	6.1±0.04		6.6±0.1

Blütengröße [mm <sup>2</sup> ] Produkt aus Höhe × Breite				
Chapurlat et al. [2020]	SE	97.2±3.7		114.9±5.9

[b] 4nGc zusammen mit 2nGc als *G. conopsea* s.s. dargestellt

Bezüglich der morphologischen Beschreibungen von Mrkvicka [1993] sollte folgende Unsicherheit in der Interpretation auf jeden Fall erwähnt werden.

Während bei der Anzahl Chromosomen, dem Habitus sowie den Laubblättern die spätblühende *Gymnadenia* eher der tetraploiden Form der *G. conopsea* entspricht, könnte im Falle der Blütenmorphologie auch eine Interpretation zu Gunsten der *G. densiflora* möglich sein. Jedoch ist die Datenbasis zu dünn und nur anhand der Publikation kann dies nicht mehr nachvollzogen werden.

## Fruchtknoten

Auch für die Länge des Fruchtknotens liegen wenige Daten vor. Eine eindeutige Aussage lässt sich nur bedingt machen. Bereits Wahlenberg [1806] beschreibt den Fruchtknoten im Falle der *G. densiflora* als kürzer, was die Daten tendenziell wiedergeben.

Fruchtknoten [mm]	Land	2nGc	4nGc	2nGd
Mrkvicka [1993]	AT	8.1±1.2	7.3±1	
Stark et al. [2011]	DE		9.1±0.8	8.1±0.8
Bateman et al. [2021]	UK	8.2±0.09		7.8±0.13



Über den zweiten Teil der Beschreibung von Wahlenberg «Fruchtknoten stehen mehr waagrecht von der Blütenachse ab» finden sich in der bisher analysierten Literatur keine Angaben. Ein Versuch, anhand einer Fotografie den Winkel abzuschätzen, zeigt die linke Abbildung ganz links vermutlich Samenstand *G. densiflora*, Mitte und rechts Samenstände von *G. conopsea*, letzterer nicht sehr gut ausgebildet.

### 4.3.1. Fazit und Arbeitshypothese

#### Eine dritte Zusammenfassung:

Im Kapitel Morphologie sind lediglich die Daten zusammengestellt, welche in mehreren Studien erfasst wurden. Dies bedeutet nicht, dass z. B. die Position des letzten scheidigen Laubblattes kein Kriterium sein könnte, wie bei Marhold et al. [2005] berichtet. Oder auch die Form der drei-lappigen Lippe könnte ein Kriterium sein, ist aber durch die verschiedenen Arbeiten nicht belegt.

An dieser Stelle ist eine treffende Anmerkung in der Flora Tschechiens (Kaplan et al. [2019]), welche mir erst seit Anfang März vorliegt und viel Gedanken-Arbeit erspart hätte, angebracht:

«In der mitteleuropäischen Literatur wurden die Arten *G. conopsea* und *G. densiflora* oft verwechselt und unterschiedlich verstanden oder gar nicht unterschieden. Die tetraploiden Populationen von *G. conopsea* wurden von einigen Autoren als *G. densiflora*-Arten betrachtet. Diese beiden Arten unterscheiden sich nach den Ergebnissen einer morphometrischen Analyse (MARHOLD et al. 2005) vor allem durch die Breite der unteren Laubblätter, die Anzahl der Blüten im Blütenstand, die Anzahl der Blätter und das Verhältnis zwischen der Gesamthöhe der Pflanze und dem Abstand von der Basis des Stängels bis zur Basis des obersten Laubblattes mit Blattscheide.»  
[aus den Tschechischen mit Deeple und Google übersetzt]

#### Arbeitshypothese 2:

Betrachtet man ein Habitat mit *Gymnadenia*-Arten aus der Distanz, so ist die Gesamtheit der Pflanzen zu betrachten. Im Falle von stattlichen, auffälligen Pflanzen könnte es sich um *G. densiflora* handeln. Eine Mindesthöhe von 50-55 cm kann hier als Arbeitshypothese vorerst angenommen werden.

Für eine mögliche Bestimmung müssen aber weitere Kriterien herangezogen werden.

Die Anzahl der brakteenähnlichen Blätter, die Breite des 2. und / oder 3. scheidigen Stängelblattes (mehr als 15 mm) sowie das Verhältnis Blattlänge und Breite (kleiner als 11) sind morphologische Merkmale, die bei der Unterscheidung der beiden Arten u. U. den Ausschlag zur *G. densiflora* geben. Einziger Wermutstropfen ist, dass für die tetraploide *G. conopsea* (4nGc) nur sehr wenige Daten vorliegen.

Unbestritten ist die Blütenanalyse ein wichtiges Element für eine taxonomische Beschreibung einer Art. Für den «täglichen Gebrauch im Feld» benötigt man jedoch andere leichter ermittelbare Bestimmungsmerkmale. Die Angabe «dichter Blütenstand» ist bei ca. 4 bzw. ca. 5 Blüten pro cm – d. h. ein Unterschied von 1 Blüte pro cm – sowie im Falle der *G. densiflora* gepaart mit einer hohen Varianz unter Umständen ein schwaches Kriterium.

## 5. Die eher subjektiven Kriterien

Hierzu gehören Geruch und Farbe. Die verbale Beschreibung von Farbnuancen sowie Geruchs-Eindrücken ist kein leichtes Unterfangen. Im Falle der Farbe können Vergleichstabellen herangezogen werden, doch dazu später mehr. Wenden wir uns zunächst dem Geruch zu.

### 5.1. Unterschiede im Geruch

Duft in ausgewählten Standardwerken und älterer Literatur

	<i>G. conopsea</i>	<i>G. densiflora</i>
Heusser [1938]	4nGc (tetraploid) Geruch ist stets unangenehm, während die übrigen diploiden «Sippen» nicht oder dann wohlriechend sind	
Summerhayes [1951]	Je nach Beobachter angenehm bis unangenehm; variabel	recht angenehm, nach Nelke, Gewürznelke, anders als <i>G. conopsea</i>
Bisse(1963) zitiert in Chater und Richardson [1980]	kein	stark, Vanille, Zitrone
Procházka(1980) zitiert in Jongepierová und Jongepier [1989]	kein	stark, Vanille, Zitrone
Möseler [1987]	nahezu duftlos	stark, angenehm
Jongepierová und Jongepier [1989]	schwach ± unangenehm	stark, angenehm, ± würzig, Geruch vrgl. <i>Dianthus</i>
Reinhard et al. [1991]	Meist stark duftend	(kein Duft erwähnt)
Mrkvicka [1993]	schwach	stark
Marhold et al. [2005]	schwach, Vanille ähnlich, leicht unangenehm, muffig	stark, angenehm, Gartennelke, Flieder, Gewürznelke
Baumann [2005]	stark duftend	(Stellt die Angaben von Möseler [1987] in ihrer Absolutheit in Frage.)
Rose, F. [1988] (Rich, T. [2012])	süß mit ranzigem Beigeschmack	sehr süß (wie Nelken) kein ranziger Beigeschmack
Feldmann und Rode [2014]	Meist (besonders abends) duftend	intensiv nach Flieder und Gewürznelken
Rothmaler [2017]	duftlos	duftend
Lauber et al. [2018]	wohlriechend	---
Griegl und Presser [2021]	leichter Zimtduft	intensiv nach Gewürznelke
Eccarius et al. [2022]	stark duftend	intensiv nach Gewürznelke

Die Beurteilung eines Geruches ist sehr subjektiv und vor allem ist der Geruchssinn bei jedem Menschen unterschiedlich ausgeprägt. Somit ist klar, ganz einheitlich ist die obige Bewertung nicht. Die Intensitäten reichen von duftlos (kein) über schwach und meist stark bis stark, intensiv. Für die Duftnoten werden neben dem Nelkenduft auch Vanille, Zitrone, Zimt erwähnt. Bezüglich dem Empfinden finden sich Beschreibungen von angenehm, recht angenehm bis unangenehm, muffig, ranzig. Alles in allem ein breites Spektrum und leider nicht widerspruchsfrei.

Aus der Tabelle kann sicher geschlossen werden, dass *G. densiflora* als stark duftend empfunden wird und bereits Summhayes [1951] den Vergleich mit Nelke, Gewürznelke hervorhob. Heusser [1938] erwähnte speziell die von ihm als tetraploid charakterisierte «Sippe» mit starken, unangenehmen Geruch.

Dworschak [2002] unterscheidet in seiner Arbeit etliche «Sippen» innerhalb *G. conopsea* s.l. und beschreibt diese jeweils als neue Art. Diese sind jedoch bis heute als solche nicht akzeptiert und werden weiterhin taxonomisch als *G. conopsea* geführt. Bezüglich Geruch machte er jedoch eine spannende Aussage:

«Im darauffolgenden Jahr glaubte ich, verschiedene Pflanzen durch ihren Geruch unterscheiden zu können. Bei genauerer Beobachtung stellte sich heraus, dass

a) nur sehr wenige Gymnadenien stark duften und

b) die Händelwurz von vielen verschiedenen Insekten besucht wird.

Daraus schließe ich, dass sich der Duft dieser Orchideen nur vereinzelt zur Unterscheidung von Pflanzen eignet.»

Auf der anderen Seite gibt es auch ganz eindeutige Aussagen wie bei Marhold et al. [2005]:

«Obwohl der Blütenduft als subjektives Merkmal betrachtet werden könnte, scheint dieser in diesem Fall zuverlässig zu sein und ermöglicht die Identifizierung von *G. conopsea* durch einen schwachen vanilleartigen, aber leicht unangenehmen (muffigen) Duft und von *G. densiflora* durch einen starken und angenehmen, würzigen bis nelkenartigen Duft.»

[aus dem Englischen übersetzt]

Wie bereits in Kapitel 3.2 erwähnt, dürfte es sich um den Duft von diploiden *G. conopsea* handeln. Jersáková et al. [2010] beziehen sich bzgl. Geruch auf die Arbeit vom Marhold et al. [2005] und zitieren:

«Der vom Menschen wahrgenommene Blütenduft wurde ebenfalls als Unterscheidungsmerkmal herangezogen, wobei  $4x Gc$  [=  $2nGc$ ] und  $8x Gc$  [=  $4nGc$ ] einen leicht unangenehmen, vanilleartigen Geruch und  $4x Gd$  [=  $2nGd$ ] einen angenehmen, würzigen bis nelkenartigen Geruch verströmen.» [aus dem Englischen übersetzt]

Die Aussagen bei Marhold et al. [2005] sind nicht spezifisch auf diploide bzw. tetraploide *G. conopsea* bezogen. Ob der Geruch für beide Zytotypen der gleiche ist, ist für mich noch nicht beantwortet.

In einer mündlichen Mitteilung erwähnte auch Florian P. Schiestl (Universität Zürich), dass *G. densiflora* eindeutig durch ihren Geruch identifizierbar wäre.

Bei den vielen Untersuchungen über Bestäuber / Pflanzen-Wechselwirkung müsste eigentlich eine eindeutige Aussage über den Geruch der Arten und Zytotypen gemacht werden können.

Bei weit über 70 identifizierten flüchtigen Substanzen, die speziell auf die Wirkung auf Insekten untersucht wurden, lohnt ein Blick auf die Duftnoten der einzelnen Verbindungen mit hohem Anteil am Duftbouquet. Ein Abgleich mit den der Duft-Datenbank «Good Scents Company»<sup>4</sup> ergibt, dass über 90 % der nachgewiesenen flüchtigen Stoffe eine angenehme, süßliche, blumige, fruchtige Duftnote besitzen. Nur wenige werden als unangenehm, herb, stechend, fettig und ranzig beschrieben.

In einer der ersten Untersuchungen zum Duft der Orchideen schreibt Kaiser [1993] in seinem Buch zu *G. conopsea* s.l.:

... die Duftzusammensetzung kann sogar innerhalb einer <homogenen> Population beträchtlich variieren, so dass im untersuchten Fall der <aromatisch würzig-blumige> Grundduft bei einer Gruppe von Pflanzen durch Eugenol und Zimtalkohol und bei einer zweiten durch Benzylacetat und verwandte Verbindungen geprägt wird. ...

---

4 <http://www.thegoodscentscopy.com/search2.htm>

Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht über die untersuchten «Sippen» sowie die Tageszeit der Entnahme der Geruchsprobe.

Geruch		Land	2nGc	4nGc	2nGd
Huber et al. [2005]	[h]	CH	Tag und Nacht		
Jersáková et al. [2010]	[i]	CZ	Nacht	Nacht	Nacht
Gross et al. [2015]	[d]	CH	Tag	Tag	
Joffard et al. [2022]	[g]	SE	Tag und Nacht	---	Tag und Nacht

Hinweis: Die Kommentierung der Literatur wird gemäss den vorigen Tabellen fortgeführt und ergänzt.

[d] Probennahme 9-18 Uhr (GMT+1) nicht an regnerischen Tagen, deutlicher Unterschied zwischen den Zytotypen

[g] 4nGc kommt in Schweden nicht vor siehe Trávníček et al. [2012] und Kapitel 3

[h] behandelt *G. conopsea* und *G. odoratissima*. 2005 wurden die «Sippen» nicht unterschieden, die Daten werden für *G. conopsea* angegeben (hier als 2nGc interpretiert).

[i] Probennahme 20-23 Uhr

Bezüglich Geruch gibt es keine umfassende Zusammenstellung<sup>5</sup> über alle drei «Sippen»

Joffard et al. [2022] ermittelten das Komponenten-Spektrum des Geruches der beiden Arten 2nGc und 2nGd umfassend bei Tag und bei Nacht, Jersáková et al. [2010] alle drei «Sippen» (2nGc, 4nGc und 2nGd) nur in der Nacht und die weiteren zwei Arbeiten (alle Schweiz, Arbeitsgruppe Florian P. Schiestl (Universität Zürich)) hauptsächlich am Tage.

Obwohl die Studien in verschiedenen Ländern und unter verschiedenen Bedingungen durchgeführt wurden, lassen sich einige wichtige Aussagen treffen, die u. U. allgemeingültig für die drei «Sippen» sind. Bedauerlich ist, dass für 2nGd kein Daten für die Schweiz vorliegen.

In ihren Zusatzdaten zur Publikation geben Joffard et al. [2022] für alle untersuchten Pflanzen (total 558) die jeweilige Geruchszusammensetzung an (in verschiedenen Habitaten sowie Tag und Nacht-Werte). Basierend auf diesen Daten sind die Mittelwerte pro Art und Tageszeit in der folgenden Tabelle symbolisiert dargestellt.

Ohne ein wenig Chemie geht es in diesem Unterkapitel leider nicht. Die verlässlichsten Interpretationen dieser Daten sind:

- Das Komponentenspektrum der diploiden *G. conopsea* (2nGc) ist gänzlich anders als das von *G. densiflora* (2nGd). Komponenten, die in 2nGc den Geruch bestimmen, sind in 2nGd nicht nachweisbar.
- Bestimmende Geruchskomponenten sind im Falle 2nGd die Stoffe mit süsslichem, fruchtigem (Benzylbenzoat, Benzylacetat) sowie Gewürznelkenduft (Eugenol).
- In Falle 2nGc ist das Komponentenspektrum etwas komplexer und kann durch süsslich, blumig, herb, ranzig bzw. fettig (Phenethylalcohol, Phenethylacetat, Heptanal) beschrieben werden, jedoch ohne Gewürznelkenduft.
- Der Tag / Nacht-Unterschied in der Zusammensetzung ist ersichtlich, im Falle 2nGd verändern sich nur die relativen Anteile der Komponenten.
- Im Fall von 2nGc treten nachts zusätzliche Komponenten, wenn auch mit kleinem Anteil auf. Dies sind zum einen der Gewürznelkenduft von Eugenol, die Komponente Muskatnuss (Elemicin) sowie stark erhöht der unangenehme Geruchsstoff nach Fäkalien, Tierkadaver (Indol).

<sup>5</sup> Bezüglich Methodik der in situ Probennahme der flüchtigen Komponenten wird auf die diversen Arbeiten verwiesen. Die einzelnen Bestimmungen werden von den Autorentams als repräsentativ für die jeweilige Population betrachtet.

# Orchideen

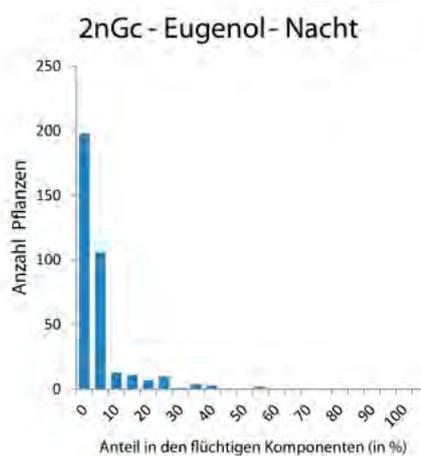
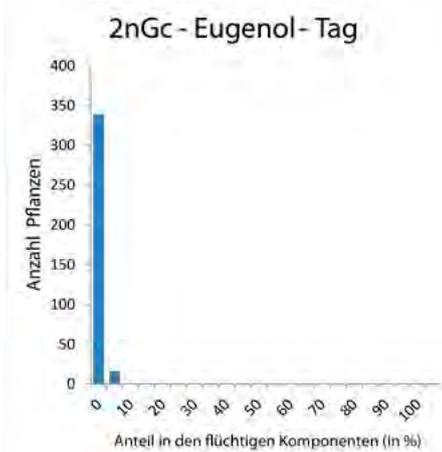
2nGd Tag	2nGd Nacht	Geruch (Substanz)	2nGc Tag	2n Gc Nacht
●	●	süss-balsamisch (Benzylbenzoat)	○	○
●	●	Gewürznelke, Nelke (Eugenol)	○	●
●	●	fruchtig, aromatisch (Benzylalkohol)	○	○
●	●	süss, angenehm nach Jasmin riechend (Benzylacetat)	○	○
●	●	bittermandelartig (Benzaldehyd)	●	●
●	●	Gewürznelke, angenehm (Methyleugenol)	○	○
●	●	Orangenschalen (Decanal)	●	●
●	○	Muskatnuss (Elemicin)	○	●
●	●	Veilchen, Hyazinthe (Cinnamylalkohol)	○	○
○	○	angenehm blumig (Phenethylalkohol)	●	●
○	○	Rosen, Honig (Phenethylacetat)	●	●
○	○	herb, stechend, süss, ranzig (Heptanal)	●	●
○	○	fettig (1-Tetradecanol)	●	●
○	○	zitronig (Octanal)	●	●
○	○	wachssartig fettig (1-Tetradecylacetat)	●	○
○	○	konzentriert Fakalien, Tierkadaver, verdünnt eher angenehm (Indol)	●	●
○	○	fruchtig, Orange (Hexylacetat)	●	●
○	○	ranzig (1-Hexadecanol)	●	○
○	○	Zitrus – Rose (Z-5-Dodecenylnacetat)	●	○
○	○	süss, frisch, wie frisch gewaschene Wäsche (Dodecylacetate)	●	○
○	○	reife Früchte, Birne, Aprikose, holzig (Heptylacetat)	●	●

Gekürzte Liste gemäss Daten aus Joffard et al. [2022].

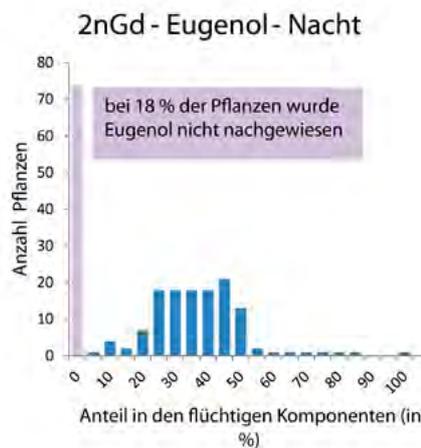
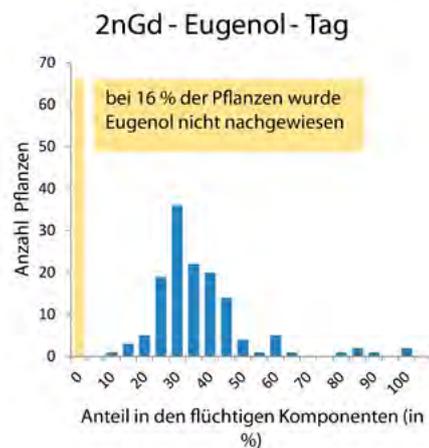
Die Grösse der Zeichen ● symbolisiert den Anteil (Mittelwerte) im Geruchsgemisch, ○ bedeutet in Spuren nachgewiesen und ○ bedeutet nicht nachgewiesen. Gelb unterlegt sind die eher unangenehm riechenden Komponenten.

Es ist zu umfangreich alle Arbeiten bzgl. der Zusammensetzung der flüchtigen Hauptkomponenten an dieser Stelle ausführlich zu behandeln. Zum Einen sind die analytischen Methoden nicht 100 % vergleichbar, zum Anderen werden in den verschiedenen Tabellen nicht alle nachgewiesenen Komponenten angegeben – im Vordergrund der Arbeiten standen jeweils die Stoffe, welche für die Bestäuber von Bedeutung sind.

Wie bereits auf Seite 36 erwähnt wurde der Gewürznelkenduft (Eugenol) als das Kriterium zur Unterscheidung *G. conopsea* und *G. densiflora* empfohlen. Ein Vergleich bezüglich der – in meiner Interpretation – für den Geruch wichtigen Stoffe zeigt wiederum die Komplexität der Datenlage und soll anhand der wichtigsten Komponente «Eugenol» dargestellt werden.



Vergleich der Anteile an Eugenol – verantwortlich für den ...



... Gewürznelkenduft – der beiden Arten am Tag und in der Nacht gemäss Daten Joffard et al. (2022)

Bei diesen „Eugenol freien“ Pflanzen dominieren lediglich die anderen bereits zuvor in der Tabelle erwähnten Komponenten. Am Rande sei erwähnt, dass weitere dem Eugenol verwandte Komponenten, die auch einen Gewürznelken- bzw. Muskatgeruch besitzen, in diesen knapp 20 % Pflanzen ebenfalls nicht nachgewiesen wurden. Das Autorenteam gibt diesbezüglich keinen Hinweis und kommentieren den Befund der vielen Null-Werte auch nicht.

Für die übel riechenden Komponenten (wie z. B. Indol, Heptanal) können vergleichbare Abbildungen erstellt werden – ebenfalls mit Pflanzen mit etlichen Nullwerten (in sowie insgesamt stark schwankenden Anteilen an den verschiedenen Komponenten..

Huber et al. [2005] finden für *Gymnadenia conopsea* erhebliche Anteile an Eugenol am Tag. In der Arbeit wurde nicht zwischen den drei «Sippen» unterschieden.

Die Arbeiten von Jersaková et al. [2010] zeigen hingegen im Falle der *G. densiflora* keine Nullwerte für Eugenol (min / max 18 % bis 66 %). Erstaunlich sind jedoch die deutlichen Anteile an Eugenol im Falle der diploiden *G. conopsea* (min / max 0 % bis 63 %) sowie bei der tetraploiden *G. conopsea* (min / max 4 % bis 63 %).

Die Angaben in der Arbeit von Gross et al. [2015] können nicht direkt mit den obigen Werten verglichen werden. Es werden nicht die relativen Anteile (in %) angegeben, sondern absolute Konzentration im erfassten Gasvolumen der Probe. Bezüglich Eugenol zeigen die Daten, dass der Anteil im Falle der diploiden *G. conopsea* mindestens dreimal geringer ist als im Falle tetraploiden *G. conopsea*. Auf Grund der Daten sind Null-Werte sowie hohe Einzelwerte nicht auszuschliessen und wären somit qualitativ konsistent zu Jersaková et al. [2010].

In den Abbildungen ist die absolute Anzahl an Pflanzen über den analytisch bestimmten Anteil an Eugenol aufgetragen.

In den oberen Abbildungen erkennt man, dass im Falle der *G. conopsea* (2nGc) die meisten Pflanzen keinen (= Nullwert) bzw. einige wenige Pflanzen am Tag Gewürznelkenduft (Eugenol) verströmen.

In der Nacht nimmt der Anteil an Pflanzen mit der Geruchskomponente Eugenol zu. Im Grossteil der Pflanzen (knapp 200) konnte die Geruchskomponente jedoch nicht nachgewiesen werden. Welcher Art der Geruch der Pflanzen war, wurde nicht berichtet.

**Meine Annahme: Am Tag war kein Gewürznelken-Komponente im Geruch vorhanden, nachts teilweise schon.**

In den beiden unteren Abbildungen erkennt man, dass im Falle der *G. densiflora* (2nGd) bei knapp 20 % der Pflanzen am Tag wie auch in der Nacht kein Eugenol (Gewürznelkenduft) nachgewiesen wurde: **Meine Annahme: Jede fünfte bis sechste Pflanze zeigte keinen Gewürznelkengeruch.**

## 5.1.1. Fazit und Arbeitshypothese

### Eine vierte Zusammenfassung:

Inwieweit die Analysen der Geruchskomponenten repräsentativ sind, kann nicht beurteilt werden. Bezüglich der Aussage «Gewürznelkenduft = *G. densiflora*» verunsichern die hohe Anzahl an Null-Werten (geruchslos) sowie die Angaben von fast 100 % Eugenol in einigen Pflanzen (siehe Abbildung Seite 39). Es ist sehr unwahrscheinlich, dass in einem natürlichen Duftgemisch plötzlich nur eine der Komponenten auftritt. Vergleichbare Aussagen gelten für die «unangenehmen» Geruchskomponenten der *G. conopsea*. Ebenfalls erstaunt das Ergebnis von hohen Eugenol-Werten im Falle der *G. conopsea* (diploid und tetraploid), die somit nach Gewürznelken riechen und zwar mit oder ohne unangenehmen Geruch, je nach Anteil der schwankenden Menge an «übel riechenden» Komponenten.

### Arbeitshypothese 3:

Das persönliche Geruchsempfinden an einer bzw. weniger Pflanzen ist kein ausreichendes Kriterium für die Bestimmung der Art. Bei einer ausführlichen Erfassung von morphologischen Daten und allfälligen Proben für genetische bzw. zytologische Untersuchungen macht es Sinn, auch den Geruch zu erfassen und zu beschreiben (u. U. inklusive einer genauen Analyse der Komponenten).

Entlang des Weges / Pfades die Pflanzen zu beschnuppern macht Sinn, ein Durchstreifen eines Habitates nur wegen dem Geruch ist meines Erachtens unangebracht – bis jetzt gibt es keinen belastbaren Beweis für eine sichere Bestimmung der Arten anhand des Geruches.

## 5.2. Farbe der Blütenlippe

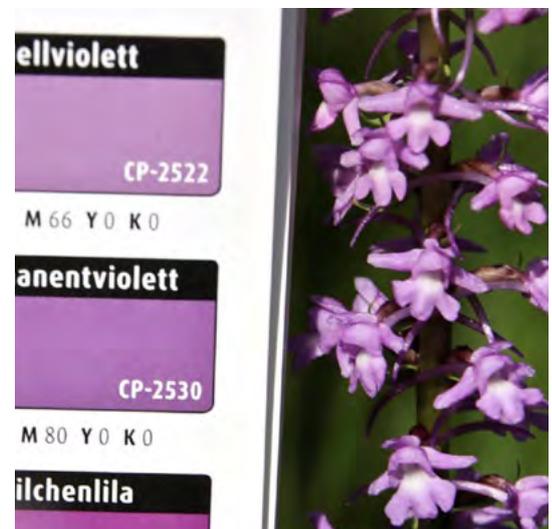
Hier gilt das Gleiche wie im vorigen Abschnitt für den Geruch bemerkt. Eine Untersuchung der Farbe «in situ» macht im Feld nur bei einer systematischen Erfassung Sinn. Da die häufige *Gymnadenia conopsea* s.l. oft am Wegesrand vorkommt, soll die Arbeit von Bateman et al. [2021] trotzdem kurz erwähnt werden.

Unter Verwendung eines Farbindexes (Royal Horticultural Society Colour Chart (Ausgabe 1966) – kurz RHS-Chart) wurde das Farbfeld bestimmt, welches der Lippenfarbe am nächsten kommt. Dies ermöglichte eine Darstellung der interpretierten Farbe im Farbraum (CIE). Als Ergebnis gaben Bateman et al. [2021] an, dass die Farben bei *G. densiflora*, im Vergleich zu *G. conopsea*, eher einen höheren Blauanteil haben (gilt für die *Gymnadenia*-Arten der Britische Inseln). Und es war zu erwarten, dass die Übergänge natürlich wieder fließend sind und eine Einzelmessung nicht eindeutig zu einer Art zuordenbar ist. Auch im Falle der Farbe müssen mehrere Pflanzen betrachtet werden.

Dass die *Gymnadenien* teils sehr intensive, dunkle Farben haben, ist im Feld offensichtlich. Erste eigene Versuche anhand einer Farbpalette für Druckerzeugnisse (Farbwelten Farbindex) mit 936 Farbfeldern, davon jeweils 72 Violetttöne und 72 Magentatöne zeigten deutliche Unterschiede im Vergleich der Pflanzen (siehe Abbildung Seite 41 unten). Dieses Jahr soll versucht werden, ob eine Farbanalyse – im Zusammenhang mit den morphometrischen Daten – bei der Unterscheidung der drei Schweizer «Sippen» hilfreich ist.

Zum Schluss einige Bemerkungen zu eigenen ersten Erfahrungen. Beim Abgleichen mit dem Farbfeld ist Folgendes zu beachten:

- Nicht ganz einfach, braucht Zeit.
- Vorsichtiges Vorgehen im Umfeld der Pflanzen, immer vom Weg/Pfad aus operieren.
- Zur Beleuchtung sollte eine einheitliche Lichtquelle (Tageslicht LED-Leuchte) eingesetzt werden.
- Angestrebte Verbesserung: Farbfelder mit Loch in der Mitte.
- Gut entwickelte Blüten in der Mitte der Infloreszenz bewerten.
- Für Fotos sollte der Hintergrund ein neutrales Grau sein.
- Farbbestimmung im Feld am Objekt (Beispiel entsprach dem Farbfeld CP-2522).
- Fotos dienen der Dokumentation und nicht der Farbbestimmung (hier könnte auch das Feld CP-2530 infrage kommen), auch im Druck wird die Farbe u. U. nicht exakt wiedergeben.



## 6. Zusammenfassung und Schlussfolgerungen

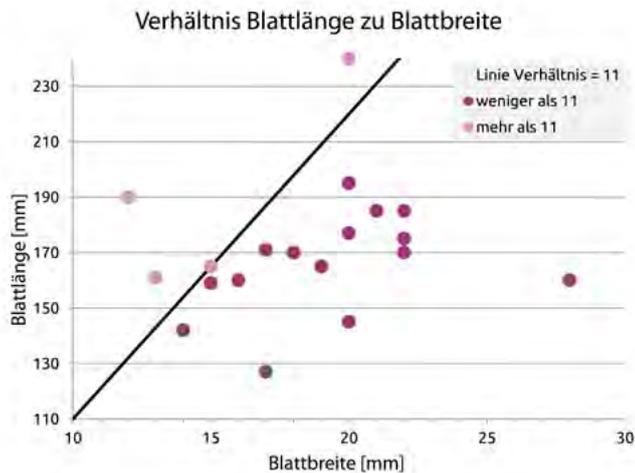
Ohne eine genetische bzw. zytologische Bestimmung können die beiden kryptischen Arten nicht mit 100%iger Sicherheit bestimmt werden. Mithilfe einer detaillierten Betrachtung morphologischer Kennzeichen sollten mehrere Pflanzen in einer Population als Gemeinschaft den beiden Arten *G. conopsea* bzw. *G. densiflora* zugeordnet werden können. Durch den Nachweis von diploiden und tetraploiden *G. conopsea* neben der diploiden *G. densiflora* ist für uns in der Schweiz die Sachlage komplizierter.

Das Auftreten mehrerer polyploiden «Sippen» bei *G. conopsea* s.s. äussert sich u. a. in der Variabilität dieser Art. Schlagworte wie „früh- und spätblühend“ unterscheiden nicht zwischen *G. densiflora* und tetraploiden *G. conopsea*. Die Beschreibung „riesenhafter Wuchs“ trifft nur auf einzelne wenige Exemplare zu.

Ob eine Habitatspräferenz in der folgenden Weise vorliegt, dient als Arbeitshypothese und muss noch belegt werden:

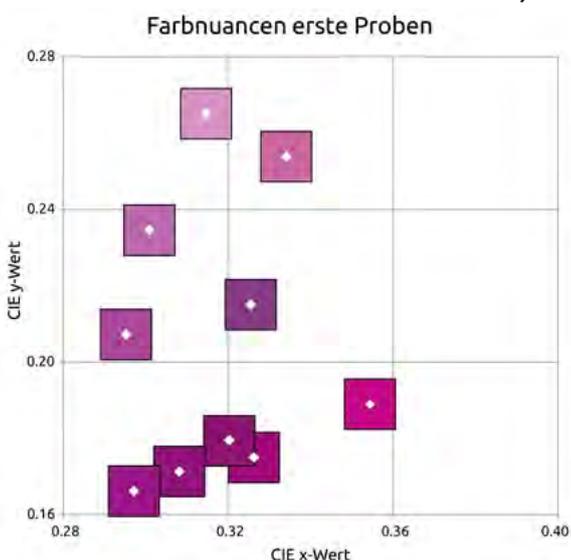
- eher trocken, wie z. B. Halbtrockenrasen, so könnte *G. conopsea* dominieren;
- eher wechselfeucht, wie z. B. Pfeifengras-Föhrenwälder, so sollte man mit *G. densiflora* und *G. conopsea* rechnen – womöglich der grösseren tetraploiden Form;
- eher feuchte / zeitweise durchnässte Habitate, wie Feuchtwiesen, so könnte *G. densiflora* vorherrschen.

Es können auch andere Pflanzenarten zusammen mit den *Gymnadenia*-Arten systematisch auftreten, wie zum Beispiel typische Arten der Halbtrockenrasen. Eine genauere Bestimmung der Begleit-Pflanzen macht durch aus Sinn.



Ein nicht repräsentativer erster Versuch aus dem Jahr 2021, um die Kriterien kennenzulernen. Das Verhältnis Blattlänge zu Blattbreite deutet auf *G. densiflora* hin (oben).

Die Farbe (unten) mit CIE y kleiner 0.24 und CIE x kleiner 0.32 deutet u. U. auch *G. densiflora*.



Pflanzen mit über 50 cm Höhe sollten vermehrt Aufmerksamkeit geschenkt und gemäss den weiteren Kriterien untersucht werden. Im Vordergrund stehen vor allem die Anzahl der brakteenähnlichen Stängelblätter. Bei der *G. conopsea* wird die Anzahl mit 4 und weniger, im Falle *G. densiflora* nahezu ausschliesslich mit 4 und mehr angegeben.

Die Breite des breitesten Blattes und besonders das Verhältnis aus Blattlänge zu Blattbreite sind weiter essentielle Kriterien. Für *G. conopsea* sollte dieses mindestens 11 oder höher sein. Für *G. densiflora* wird für das Verhältnis 11 und kleiner erwartet.

Erste, grobe Richtwerte für die Blattbreite sind für *G. conopsea* (diploid) unter 10 mm, für *G. conopsea* (tetraploid) 10 mm bis 15 mm und für *G. densiflora* mehr als 15 mm. Diese Werte müssen jedoch mit Vorbehalt betrachtet werden, denn sie hängen von der Entwicklung der Pflanzen – der Vitalität – ab.

Die wichtigste Frage hierzu ist: Können die Pflanzen als «normal entwickelt» betrachtet werden?

Die Blütendichte «Anzahl Blüten pro cm», die Grösse des Fruchtknotens, die Länge des Sporns und die Form der Lippe bedürfen einer genaueren morphometrischen Analyse und können nicht so einfach angewendet werden.

Ob die Farbe der Lippe ein Kriterium werden kann, welches die Bestimmung der Art bestärkt, ist es Wert untersucht zu werden.

Ob die Stellung des Fruchtknotens ein verwendbares Kriterium ist, wäre ebenfalls einen Beweis wert. So können nach der Blüte vor einer Mahd gezielt Pflanzen zur Analyse gesammelt werden, bevor die Fruchstännde als Futter oder Kompost verwertet werden.

Bezüglich Geruch der Blüte müssen erst noch Erfahrungen gesammelt werden. Ob die Aussage «Alle *G. densiflora* riechen angenehm» streng gilt und es nicht doch zeitweise geruchslose Pflanzen der Art gibt, ist – zumindest für mich – eine offene Frage. Genauso wie die Möglichkeit angenehm riechender polyploiden *G. conopsea* noch nicht ausreichend beantwortet ist.

Die gewählten Kriterien basieren auf morphometrischen Analysen der mit genetischer / zytologischer Methoden eindeutig bestimmten *Gymnadenia*-Arten. Mit den in diesen Publikationen beschriebenen Kriterien müsste es somit möglich sein verschiedene Populationen zu den beiden Arten zuzuordnen.

Dies alles schliesst nicht aus, dass es noch weitere Kriterien geben könnte, die nicht Gegenstand der Publikationen waren. Eine systematische Analyse der Form der Infloreszenz und eine eindeutige Zuordnung zu den Arten könnten die Angaben «*G. densiflora* eher pyramidal» und «*G. conopsea* eher walzenförmig» in ein anderes Licht rücken.

Spannend wären auch eindeutige Aussagen zur Wuchsform und Rosetten.



Austrieb einer *G. densiflora* – oder doch nicht?

Für diejenigen, die an der Spurensuche mitmachen und sich über ihre Erkenntnisse und Fragen austauschen möchten, wird eine separate E-Mail-Adresse eingerichtet:

[gymnadenia@ageo.ch](mailto:gymnadenia@ageo.ch)

Machst du auch mit?

Wir sind auf Rückmeldungen gespannt.

## 7. Literaturverzeichnis

AHO_NRW [2018]	<i>Kapitel Gymnadenia conopsea und G. densiflora</i> , in <i>Die Orchideen Nordrhein-Westfalens</i> , LWL-Museum für Naturkunde, Münster, 244–251.
Bateman, R. M.; Rudall, P. J. und Denholm, I. [2021]	<i>In situ morphometric survey elucidates the evolutionary systematics of the orchid genus Gymnadenia in the British Isles</i> , Systematics and Biodiversity 19 : 571–600 DOI: 10.1080/14772000.2021.1877848.
Bateman, R. M. [2022]	<i>Systematics and conservation of British and Irish orchids: a “state of the union” assessment to accompany Atlas 2020</i> , Kew Bulletin 77 : 355–402 DOI: 10.1007/s12225-022-10016-5.
Baumann, H. [2005]	<i>Kapitel Gymnadenia</i> , in <i>Die Orchideen Deutschlands</i> , Baumann, H.; Blatt, H.; Dierssen, K.; Dietrich, H.; Dostmann, H.; Eccarius, W.; Kretzschmar, H.; Kühn, H.-D.; Möller, O.; Paulus, H. F.; Stern, W. & Wirth, W. (Ed.), Uhlstädt-Kirchhassel, 444–463.
Brandrud, M. K.; Paun, O.; Lorenz, R.; Baar, J. und Hedrén, M. [2019]	<i>Restriction-site associated DNA sequencing supports a sister group relationship of Nigritella und Gymnadenia (Orchidaceae)</i> , Molecular Phylogenetics and Evolution 136 : 21–28 DOI: <a href="https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.03.018">https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.03.018</a> .

Chapurlat, E.; Le Roncé, I.; Ågren, J. und Sletvold, N. [2020]	<i>Divergent selection on flowering phenology but not on floral morphology between two closely related orchids</i> , Ecology and Evolution 10 : 5737–5747 DOI: <a href="https://doi.org/10.1002/ece3.6312">https://doi.org/10.1002/ece3.6312</a> .
Chater, A. O. und Richardson, I. B. K. [1980]	<i>Kapitel Gymnadenia</i> , in <i>Flora Europaea Vol. 5</i> , Tutin, T. G.; Heywood, V. H.; Burges, A.; Moore, D. M.; Valentines, D. H.; Walters, M. & Webb, D. A. (Ed.), Cambridge University Press, 332.
Chenevard, P. [1899]	<i>Notes floristiques</i> , Bulletin des travaux de la société botanique de Genève IX : 118–131
Delforge, P., [2006]	<i>Orchidées d'Europe d'Afrique du Nord et du Proche-Orient</i> . Delachaux et Niestlé,
Dietrich, A., [1833]	<i>Flora des Königreiches Preussen. Band 1</i> , Verlag v. Ludwig Ochmigke
Dietrich, A. [1839]	<i>Notizen aus der Flora der Mark Brandenburg</i> , Allgemeine Gartenzeitung : 169–172
Dworschak, W. [2002]	<i>Gliederung der verschiedenen Erscheinungsformen der Mücken-Händelwurz in Südbayern</i> , Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal e. V. 55 : 25–47.
Eccarius, W., Dietz, B.-R. und Oppel, T. [2022]	<i>Die Orchideengattung Gymnadenia</i> , Selbstverlag
Efimov, P. G. [2013]	<i>Sibling species of fragrant orchids (Gymnadenia: Orchidaceae, Magnoliophyta) in Russia</i> , Russian Journal of Genetics 49 : 299–309 DOI: 10.1134/s102279541302004x.
Eggenberg, S. und Möhl, A., [2020]	<i>Flora Vegetativa</i> , Haupt Verlag
Eggenberg, S.; Bornand, C.; Juillerat, P.; Jutzi, M.; Möhl, A.; Nyffeler, R. und Santiago, H. [2022]	<i>Flora Helvetica - Exkursionsflora</i> , Haupt Verlag
Feldmann, R. und Rode, P. [2014]	<i>Kapitel Gymnadenia conopsea und G. densiflora</i> , in <i>Thüringens Orchideen</i> , Heinrich, W.; Voelckel, H.; Dietrich, H.; Feldmann, R.; Geithner, A.; Kögler, V.; Rode, P. & Westhus, W. (Ed.), Uhlstädt-Kirchhasel, Arbeitskreis Heimische Orchideen Thüringen e. V., 523–540.
Füller, F., [1969]	<i>Platanthera, Gymnadenia, Leucorchis</i> , A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt, .
Griehl, N. und Presser, H. [2021]	<i>Kapitel Gymnadenia</i> , in <i>Orchideen Europas</i> , Franckh-Kosmos, Stuttgart, 141–148.
Gross, K. und Schiestl, F. P. [2015]	<i>Are tetraploids more successful? Floral signals, reproductive success and floral isolation in mixed-ploidy populations of a terrestrial orchid</i> , Annals of Botany 115 : 263–273 DOI: 10.1093/aob/mcu244.
Gustafsson, S. und Lönn, M. [2003]	<i>Genetic differentiation and habitat preference of flowering-time variants within Gymnadenia conopsea</i> , Heredity 91 : 284–292 DOI: 10.1038/sj.hdy.6800334.
Heusser, C. [1938]	<i>Chromosomenverhältnisse bei schweizerischen basitonen Orchideen</i> , Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft 48 : 562–605 DOI: <a href="https://doi.org/10.5169/seals-32598">https://doi.org/10.5169/seals-32598</a> .
Huber, F. K.; Kaiser, R.; Sauter, W. und Schiestl, F. P. [2005]	<i>Floral scent emission and pollinator attraction in two species of Gymnadenia (Orchidaceae)</i> , Oecologia 142 : 564–575 DOI: 10.1007/s00442-004-1750-9.

Jersáková, J.; Castro, S.; Sonk, N.; Milchreit, K.; Schödelbauerová, I.; Tolasch, T. und Dötterl, S. [2010]	<i>Absence of pollinator-mediated premating barriers in mixed-ploidy populations of <i>Gymnadenia conopsea</i> s.l. (Orchidaceae)</i> , Evolutionary Ecology 24 : 1199–1218 DOI: 10.1007/s10682-010-9356-7.
Joffard, N.; Olofsson, C.; Friberg, M. und Sletvold, N. [2022]	<i>Extensive pollinator sharing does not promote character displacement in two orchid congeners</i> , Evolution 76 : 749–764 DOI: 10.1111/evo.14446.
Jongepierová, I. und Jongepier, J. W. [1989]	<i>Study on the Taxonomy of <i>Gymnadenia conopsea</i> in Czechoslovakia – a Preliminary Report</i> , Mem. Soc. Roy. Bot. Belg. 11 : 123–132
Kaiser, R., [1993]	<i>Vom Duft der Orchideen</i> , Editiones Roche, F. Hoffmann-Roche A, Basel.
Kaplan, Z.; Kaplan, Z. und Batousek, P. [2019]	<i>12. <i>Gymnadenia</i></i> , in <i>Klíč ke květeně České republiky [Flora der Tschechischen Republik]</i> , Academia, 492–497.
Künkele, S. und Baumann, H. [1998]	<i>Kapitel <i>Gymnadenia</i></i> , in <i>Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs Band 8</i> , Sebald, O.; Seybold, S.; Philippi, G. & Wörz, A. (Ed.), Verlag Eugen Ulmer, 344–349 und 445–446.
Lauber, K.; Wagner, G. und Gyğax, A., [2018]	<i>Flora Helvetica – Illustrierte Flora der Schweiz</i> , Haupt Verlag.
Marhold, K.; Jongepierová, I.; Krahulcová, A. und Kučera, J. [2005]	<i>Morphological and karyological differentiation of <i>Gymnadenia densiflora</i> and <i>G. conopsea</i> in the Czech Republic and Slovakia</i> , Preslia 77 : 159–176
Meekers, T.; Hutchings, M. J.; Honnay, O. und Jacquemyn, H. [2012]	<i>Biological Flora of the British Isles: <i>Gymnadenia conopsea</i> s.l.</i> , Journal of Ecology 100 : 1269–1288 DOI: 10.1111/j.1365-2745.2012.02006.x.
Möseler, B. M. [1987]	<i>Zur morphologischen, phänologischen und standörtlichen Charakterisierung von <i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br. ssp. <i>densiflora</i> (WAHLENB.) K. RICHTER</i> , Flor. Rundbr. (Göttingen) 21 : 8–18
Möseler, B. M. und Patzke, E. [1987]	<i>Zur Verbreitung von <i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br. ssp. <i>densiflora</i> (WAHLENB.) K. RICHTER in der Eifel und Anmerkungen zur Phänologie der Artengruppe <i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br. s. l.</i> , Flor. Rundbr. (Göttingen) 21 : 19–20
Mrkvicka, A. C. [1993]	<i>Statistische Untersuchungen an <i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br. s. l.</i> , Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. 25 : 361–367
Reinhard Hans R; Gölz, P.; Peter, R. und Wildermuth, H., [1991]	<i>Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete</i> , Fotorotar AG, Druck + Verlag.
Rose, F. [1988] (Rich, T. [2012], update)	<i><i>Gymnadenia conopsea</i></i> , in Rich, T. C. G. & Cleal, H.B.R. (eds.); Plant Crib 3 (2012) London: Botanical Society of the British Isles.
Rothmaler [2017]	<i>Rothmaler – Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Grundband</i> , Jäger, Eckehart J. (Ed.), 21. Auflage, Springer Spektrum Berlin, Heidelberg.
Schmidely, A. [1884]	<i>Annotations au catalogue des plantes vasculaires des environs de Genève de G.F. Reuter</i> , Bulletin des travaux de la société botanique de Genève III : 139–142
Schröter, C. [1900]	<i>Fortschritte der schweizerischen Floristik – Gefäßpflanzen</i> , Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft 10 : 131
Soliva, M. und Widmer, A. [1999]	<i>Genetic and Floral Divergence among Sympatric Populations of <i>Gymnadenia conopsea</i> s.l. (Orchidaceae) with Different Flowering Phenology</i> , International Journal of Plant Sciences 160 : 897–905 DOI: 10.1086/314192.
Souche, R., [2004]	<i>Les Orchidées sauvages de France</i> , Les Créations du Pélican.

Stark, C.; Michalski, S. G.; Babik, W.; Winterfeld, G. und Durka, W. [2011]	<i>Strong genetic differentiation between <i>Gymnadenia conopsea</i> and <i>G. densiflora</i> despite morphological similarity,</i> Plant Systematics and Evolution 293 : 213–226 DOI: 10.1007/s00606-011-0439-x.
Summerhayes, V. S. [1951]	in <i>Wild Orchids of Britain</i> , Fisher, J.; Gilmour, J.; Huxley, J.; Stamp, D. & Hosking, P. E. E. (Ed.), Collins, London (the New Naturalist), 223–228.
Trávníček, P.; Jersáková, J.; Kubátová, B.; Krejčíková, J.; Bateman, R. M.; Lučanová, M.; Krajníková, E.; Těšitelová, T.; et al. [2012]	<i>Minority cytotypes in European populations of the <i>Gymnadenia conopsea</i> complex (Orchidaceae) greatly increase intraspecific and intrapopulation diversity,</i> Annals of Botany 110 : 977–986 DOI: 10.1093/aob/mcs171.
Vöth, W. und Sontag, S. [2006]	<i>Die intraspezifischen Varietäten der <i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.,</i> Jour. Eur. Orch 38 : 581–624
Wahlenberg, G. [1806]	<i>Utkast till Gottlands Flora [Entwurf der Flora von Gotland],</i> Kungl. Svenska und vetenskapsakademiens handlingar : 57–75
Wartmann, B. A., [2020]	<i>Die Orchideen der Schweiz – Der Feldführer</i> , Haupt Verlag, Bern.

Für die Literaturrecherche wurden folgende digitalen Archive verwendet:

<https://www.e-rara.ch/>

<https://www.e-periodica.ch/>

<http://www.biolib.de/>

<https://www.zobodat.at/>

<https://www.biodiversitylibrary.org/>

<https://www.researchgate.net/>

<https://sammlungen.ub.uni-frankfurt.de/botanik/nav/index/all>

sowie die Internetauftritte der verschiedenen Journale.

Mein Dank gilt Karin Gross (Paris Lodron Universität Salzburg), Florian P. Schiestl (Universität Zürich) für die Zusendung der fehlenden Daten zu ihrer Arbeit sowie Jana Jersáková (University of South Bohemia in České Budějovice) und Richard Bateman (Royal Botanic Gardens, Kew), die mir per E-Mail zur Klärung meiner Fragen geholfen haben.