PHILIPPIA I/3: 137–148 1972

ALBERT NIESCHALK und CHARLOTTE NIESCHALK

Kritische Bemerkungen zur Taxonomie und Verbreitung von Dactylorhiza elata (POIR.) SOO (Hohes Knabenkraut, Orchideengewächse)

Abstract

The distribution area of the West-mediterranean *Dactylorhiza elata* (POIR.) SOÓ (Orchidaceae) comprises North-west Africa (Tunesia, Algeria, Morocco), Portugal, Spain, Sicily, Corse, and South-west France. Formerly, this polymorphous species had been divided in several geographically separated taxa. Based on a systematical analysis of the different characters of numerous fresh samples and herbarium specimens, especially from Spain, it is stated that a taxonomical subdivision of the *D. elata* complex is impossible in the traditional way. The ecological requirements of *D. elata* are precised. Other species of *Dactylorhiza* do not occur in the major part of its area. There are no closer relations between *D. elata* and the other European taxa of the genus.

Einführung

Im letzten Jahrzehnt haben wir *Dactylorhiza elata* (POIR.) SOÓ an zahlreichen Wuchsorten ihres südwesteuropäischen Areals von Südfrankreich über die Pyrenäen und die kantabrische Küste bis in die Sierra Nevada und auf die Serranía de Ronda im Süden Spaniens beobachtet. Nach Zusammenfassung unserer aus eigener Anschauung gewonnenen Einsichten in diesen schwierigen Formenkreis können wir uns nur der Auffassung von KLINGE (1898), der auch SOÓ (1933, 1960, 1968) gefolgt ist, anschließen und alle den Formenkreis betreffenden Vorkommen innerhalb des weiträumigen Areals als zu einer einzigen Art gehörig betrachten, deren heute gültige Bezeichnung „auf den für die ganze Gruppe zweifellos ältesten Namen *Orchis elata* POIRET 1786" zurückgeht (SOÓ 1933).

KLINGE (1898), begabt mit einem sicheren Blick für große Zusammenhänge sowohl in taxonomisch-systematischer als auch in phytogeographischer Hinsicht, schließt alle westmediterranen Vorkommen dieser Sippe in Nordafrika (Tunesien, Algerien, Marokko), Spanien, Lusitanien und Südfrankreich (?) zusammen und wählt dafür eine neue Bezeichnung *„Orchis africana"* bzw. *„O. orientalis* subsp. *africana"*, da er *O. africana (= D. elata)* als Unterart einer aus insgesamt sechs Unterarten bestehenden Gesamtart *O. orientalis* versteht, deren Areal von der Insel Madeira über das Mediterrangebiet bis nach Ostasien reicht. Spätere Autoren sind hierüber jedoch zu anderen Auffassungen gekommen.

Zumindest sind aber die im mediterranen Raum vertretenen Unterarten von *Orchis orientalis* in ihren verwandtschaftlichen Beziehungen sowie in ihrer systematischen Stellung innerhalb der Gattung und geographischen Abgrenzung erneut zu revidieren und im Sinne von KLINGE (1899) besser zu klären. Grund hierfür ist die Annahme, daß das Areal der bisher als ausschließlich westmediterran angesehenen *Dactylorhiza elata* mit größter Wahrscheinlichkeit auch Teile des ostmediterranen Raumes umfaßt, wie die Wiedergabe einer aus der südlichen Türkei stammenden, als *„D. cilicica"* bezeichneten, aber mit *D. elata* übereinstimmenden Pflanze erkennen läßt (SUNDERMANN 1969). Für *D. elata* ergäbe sich hieraus ein

von der bisherigen Vorstellung abweichender Arealcharakter, für den es nicht nur bei den Orchidaceae, sondern auch bei anderen Pflanzenfamilien genügend Parallelbeispiele gibt.

Ob die von KLINGE (1898) für Cilicien (südliche Türkei) und Nordpersien angegebene *Orchis orientalis* KLINGE subsp. *cilicica* KLINGE (= *Orchis incarnata* L. var. *olocheilos* BOISS.), jetzt *Dactylorhiza cilicica* (KLINGE) SOÓ (SOÓ 1960), nun als eigenes Taxon noch außer *D. elata* dort vorkommt oder überhaupt identisch mit *D. elata* ist, bedarf einer sorgfältigen und umfassenden Bearbeitung der ostmediterranen Vorkommen dieses Verwandtschaftskreises. Die von SCHLECHTER (1928) in einer Differentialdiagnose zwischen *D. elata* und *D. cilicica* für die letztere angeführten Merkmale sind – als ein weiterer beachtenswerter Hinweis – zur Trennung der beiden Arten nicht geeignet, sondern liegen nach unseren Feststellungen zur Morphologie von *D. elata* in Spanien und Frankreich innerhalb der Variationsbreite von *D. elata.* Bei BOISSIER (1884) ist zu *O. incarnata* var. *olocheilos* nichts ausgesagt, was dieses Taxon gegenüber nahe verwandten Sippen erkennbar machen könnte. Von *D. elata* auffällig verschieden ist dagegen eine unter *D. umbrosa* (KAR. et KIR.) NEVSKI (= *O. turcestanica* KLINGE) veröffentlichte Pflanze aus der Osttürkei (VÖTH 1970). Nach KLINGE (1898) ist diese Art ferner identisch mit der bei REICHENBACH fil. (1851, tab. 162, fig. III) abgebildeten *O. incarnata* L. var. *kotschyi* RCHB. fil.

Dactylorhiza elata ist, wie wir in Spanien und Frankreich festgestellt haben, als Art nicht problematisch, sondern gegen alle übrigen in Europa vertretenen Arten der Gattung *Dactylorhiza* gut abgegrenzt und an einem unverkennbaren und einprägsamen Habitus, sowie einer Reihe von Einzelmerkmalen sicher zu identifizieren. Charakteristisch für *D. elata* sind der hohe, kräftige und stattliche Wuchs, der von keiner anderen europäischen *Dactylorhiza*-Art erreicht wird; die Besetzung des unteren und mittleren Stengelteils mit einer Anzahl langer, schmal- bis breitlanzettlicher oder auch ovallanzettlicher, straff aufrecht stehender Blätter, die den unteren und mittleren Stengelteil umhüllen, während der obere Stengelteil nur mit kleinen schmallanzettlichen bis brakteenförmigen Blättchen besetzt ist; die sehr lange, dichte bis aufgelockerte Blütenähre; die großen Blüten mit einer breitrundlichen, am unteren Rande gekräuselten Lippe; die leuchtend rote bis rötliche Blütenfärbung; der dicke und lange, meist abwärts gebogene Sporn; die großen und langzugespitzten Brakteen; der unregelmäßig kantige und innen hohle Stengel und die vielfach geteilten großen Knollen. Schwierigkeiten treten erst auf, wenn man versucht, *D. elata* systematisch zu unterteilen bzw. das an den Wuchsorten vorgefundene Material mit den in der Literatur vielfach beschriebenen Sippen dieses Formenkreises in Einklang zu bringen. Hier bewahrheitet sich die Bemerkung, daß „neben dem Problem von *D. traunsteineri* dasjenige der Gruppe *D. elata* die schwerste Frage der *Dactylorchis*-Forschung" sei (SOÓ 1933).

Während KLINGE (1898) von einer weiteren Unterteilung der mit vielen Varietäten ausgestatteten *„Orchis africana"* abgesehen hat, unterscheidet SOÓ (1933, 1960), der vor SENGHAS (1968) die letzte zusammenfassende Darstellung dieser polymorphen und kritischen Art gegeben hat, bei *Dactylorhiza elata* drei „mehr oder minder geographisch getrennte" Unterarten. Seine Bemerkung, die Unterarten seien durch Zwischenformen verbunden, deutet bereits auf bestehende Schwierigkeiten hin, wie auch die Verbreitungsangaben für die einzelnen Unterarten sich mehrfach überschneiden oder auf gleiche Gebiete beziehen. Die Unterarten von *D. elata* sind:

1. subsp. *sesquipedalis* (WILLD.) SOÓ mit den Varietäten *ambigua* SCHLECHT. (= *O. ambigua* MATR. DON.), *iberica* STEPH. und *corsica* (BRIQ.) SOÓ in Südfrankreich,

Korsika, Portugal und Spanien (Katalonien, Aragonien, Asturien, Altkastilien León bis Jaén und Granada). Sie wird in ihren wesentlichen Trennungsmerkmalen dort wie folgt beschrieben: Pflanzen 30 – 60, selten bis 100 cm; Blätter verschieden gestaltet, die unteren breitlanzettlich

Abb. 1 (links). Habitus von *Dactylorhiza elata* (POIR.) SOÓ: mittlere Pflanze 82 cm groß, Sierra de Alcaraz, Spanien, 8-VI-1968; linke Pflanze 68 cm groß, rechte Pflanze 38 cm groß, Sierra Nevada, Spanien, 12-VI-1968.

Abb. 2 (rechts). Habitus von *Dactylorhiza elata* (POIR.) SOÓ: mittlere Pflanze 104 cm groß, St. Affrique, Frankreich, 18-VI-1965; linke Pflanze 99 cm groß, rechte Pflanze 106 cm groß, Dordogne, Frankreich, 14-VI-1971.

bis eiförmig-lanzettlich, 6 – 7mal länger als breit (viel breiter als die übrigen Blätter), die mittleren schmallanzettlich, 8 – 10mal länger als breit (viel schmäler als die unteren), die oberen brakteenförmig, Blätter in der Mitte am breitesten; Ähre 5 – 15 cm lang, dicht, Brakteen länger als die Blüten, daher Ähre im Knospenzustand schopfig; die größten Blüten von allen Unterarten; Form der Lippe verschieden, Lippe 12 – 18 mm breit und 10 – 14 mm lang; Sporn zylindrisch oder konisch-zylindrisch.

2. subsp. *durandii* (BOISS. et REUTER) SOÓ in Südspanien, besonders Andalusien (Serranía de Ronda, Sierra de Alcaraz, Sierra Nevada) und Nordafrika (Marokko, Algier): die höchste Form, Pflanzen 80 – 110 cm; alle Blätter ± gleichgestaltet, gegen die Basis am breitesten, alle Blätter lineallanzettlich, schmallanzettlich bis lanzettlich, 8 – 10mal länger als breit; Ähre verlängert, 12 – 25 cm, locker; Blüten kleiner als bei voriger; Lippenform mannigfaltig, bis 14 mm breit und bis 12 mm lang; Sporn sackförmig-zylindrisch.

3. subsp. *elata* (POIRET) SOÓ (= Typus) mit var. *munbyana* (BOISS. et REUT.) SOÓ in Nordafrika (Algier) und vielleicht Sizilien: Pflanzen 30 – 80 cm; alle Blätter ± gleichgestaltet, nach dem Grunde zu am breitesten, alle Blätter breitlanzettlich bis elliptisch-lanzettlich, 5 – 9mal länger als breit; Ähre kurz, locker; Brakteen selten länger als die Blüten, Ähre kaum schopfig; Lippe bis 12 mm breit und 10 mm lang oder auch kleiner; Sporn sackförmig-zylindrisch und kürzer als bei den vorigen Unterarten.

Nach unseren Beobachtungen zur Taxonomie und Verbreitung von *Dactylorhiza elata* in Spanien und Frankreich – der nordwestafrikanische Teil des Areals ist uns unbekannt – kann man sie weder in der angeführten, noch in einer anderen Weise (vgl. SCHLECHTER 1928, CAMUS 1929, VERMEULEN 1947 u. a.) in geographisch getrennte Sippen gleicher oder untergeordneter Rangstufen aufspalten, weil es dem natürlichen Verhalten dieser Art widerspricht. Anhand einiger zur Trennung der Sippen benutzter Merkmale werden wir versuchen, die einer systematischen Bearbeitung entgegenstehenden und nur durch ausgiebige Feldstudien erkennbaren Schwierigkeiten zu erläutern. Als Grundlage dieser Auseinandersetzungen benutzen wir weiterhin die Bearbeitung von SOÓ (1933).

Merkmalsanalyse

Zur Unterscheidung der verschiedenen Taxa wird von SOÓ (1933) wie auch von anderen Autoren, allerdings mit unterschiedlichen Ergebnissen, die Größe der Pflanzen herangezogen. Die für Südspanien, besonders die Gebirge Andalusiens angegebene subsp. *durandii* soll nach SOÓ (1933) die größte Sippe sein. Das trifft auf einige Gebiete im Süden Spaniens zu. In den Gebirgen Alcaraz, Segura und Cazorla, in denen *Dactylorhiza elata* in den Höhenlagen zwischen 1000 und 1400 m ü. d. M. zerstreut vorkommt, zeichnet sich die Art durch auffällig große und üppig entwickelte Pflanzen aus, die 80 bis 90, mitunter auch 100 bis 110 cm erreichen. Daneben findet man aber auch solche, die oft nur 30 bis 40 cm hoch sind. Das entspricht einem im gesamten Areal zu beobachtenden charakteristischen Verhalten dieser Art, indem die in der Regel dicht besetzten Populationen stets aus einem Gemisch großer oder auch sehr großer, mittlerer und kleiner bis sehr kleiner Pflanzen bestehen.

In der Sierra Nevada, die ebenfalls in dem für subsp. *durandii* angenommenen Areal liegt, haben wir in den Barrancos de los Viboras, an den quelligen Hängen einer Talmulde, die von der Straße Granada – Pico de Veleta gekreuzt wird, bei etwa 1500 m ü. d. M. reiche Vorkommen von *Dactylorhiza elata* mit mehreren hundert Pflanzen beobachtet, deren Durchschnittsgröße hier jedoch, entgegen der Diagnose dieser Unterart, nur bei (35) 40 bis 70 cm liegt, viele dort vorhandene noch kleinere Pflanzen nicht eingerechnet. Das gleiche gilt für einige in einer tieferen Höhenlage bei etwa 750 m ü. d. M. gelegenen Vorkommen in der Umgebung von Ronda, an denen die Pflanzen in der Regel mittlere Größen bis etwa 55 cm erreichen und große Pflanzen von 70 bis 75 cm Ausnahmen sind. Umgekehrt wächst *D. elata* auch im nördlichen, der subsp. *sesquipedalis* zugeordneten Teil des Areals in sehr großen

Formen. An einer Wuchsstelle bei St. Affrique kommen 100 bis 110 cm hohe Pflanzen vor (Abb. 2, mittlere Pflanze), wovon wir uns in mehreren Jahren überzeugen konnten, hier ebenfalls mit mittleren und kleinen, teils nur 25 bis 30 cm hohen Exemplaren gemischt. Bemerkenswert bezüglich ihrer Größe sind vor allem die reichbesetzten Bestände von *D. elata* im Gebiet von Les Eysies und Sarlat in der Dordogne, in denen Pflanzen von 100 cm Höhe keine Ausnahme sind und sogar Pflanzen bis 125 cm vorkommen (Abb. 2, linke und rechte Pflanze).

Bei der diagnostischen Verwendung der Blattformen zur Bestimmung der Unterarten ergeben sich besonders große Schwierigkeiten, wie sich bald herausstellt, wenn man reiche Populationen in ihrem gesamten Umfang studieren kann und bei der Bearbeitung nicht auf einzelne Herbarbelege angewiesen ist. Pflanzen mit unterschiedlich geformten Blättern, von denen die unteren viel breiter als die mittleren sind, haben wir in Südfrankreich und in den Pyrenäen, aber auch im Südosten Spaniens, vor allem in den Gebirgen Alcaraz und Cazorla, gesehen. Von den meist 6 bis 8 Stengelblättern, oft von ledrig harter Struktur, sind in diesen Fällen die untersten sehr kurz, breit-oval und vorn stumpf abgerundet, zudem, in Abweichung von der Regel, häufig ± vom Stengel abstehend, die mittleren breitlanzettlich und ± lang zugespitzt, während die obersten, wie allgemein bei *Dactylorhiza elata,* wesentlich kleiner, schmallanzettlich bis brakteenförmig ausgebildet sind.

Vorherrschend im mittleren und südlichen Spanien, wenn nicht überhaupt im gesamten Areal, sind Pflanzen mit ±gleichgestalteten Blättern, die wir in der Serranía de Cuenca, im nördlichen Teil der Sierra de Alcaraz, in der Sierra de Segura oder der Sierra Nevada gesehen haben. Die breitlanzettlichen bis lanzettlichen und langzugespitzten Blätter sind, bei Längen von etwa 14 bis 21 cm und Breiten von etwa 1,5 bis 2,5 cm, 6 – 15mal länger als breit, wenn wir auch wegen der Variabilität der Blattformen keine allgemein verbindlichen Maßangaben machen können. Die Populationen sind jedoch niemals ausschließlich mit Pflanzen, die schmale und gleichförmige Blätter haben, besetzt, sondern enthalten stets auch solche, die bezüglich ihrer Blattformen zu subsp. *sesquipedalis* gehören müßten (Abb. 1). Auch im nördlichen Teil des Areals ist *Dactylorhiza elata* an zahlreichen Stellen überwiegend mit schmalen, gleichförmigen Blättern ausgestattet, so in dem nach Roncesvalles führenden Tal nördlich von Pamplona, bei Deva an der kantabrischen Küste oder bei Les Eysies in der Dordogne. Die Vorkommen des letztgenannten Gebiets zeichnen sich durch eine ausgeprägte Schmalblättrigkeit aus, wie wir sie sonst nirgends – auch nicht im südlichen Spanien – gesehen haben (Abb. 2, linke Pflanze). Aber auch hier finden wir immer wieder einzelne Pflanzen mit den für subsp. *sesquipedalis* angenommenen Blattformen.

Ein Vergleich der mit schmalen und gleichförmigen Blättern, wie auch mit kurzen Brakteen ausgestatteten Pflanzen von Deva mit der für Nordspanien und Portugal angegebenen subsp. *sesquipedalis* var. *iberica* STEPH., von VERMEULEN (1970) als identisch mit *Orchis incarnata* L. var. *ambigua* GUIMARÁES angesehen, erbrachte, wie zu erwarten war, nur eine teilweise Übereinstimmung mit der Diagnose dieser Sippe. Sind schon die Blattformen und ihr gegenseitiges Verhältnis innerhalb einer Pflanze in ihrer diagnostischen Verwertbarkeit äußerst fragwürdig, so ist die Fixierung der stärksten Blattbreite auf eine bestimmte Stelle des Blattes, um auch dieses zu erwähnen, als Unterscheidungsmerkmal unbrauchbar.

Als ein diagnostisch zuverlässiges Merkmal von *Dactylorhiza elata* gelten ungefleckte Blätter, wie zuletzt noch VERMEULEN (1970) betont. Von dieser allgemein verbreiteten Ansicht abweichende Hinweise sind selten. So erwähnt D'ALLEIZETTE (1966), daß die Blätter von *D. sesquipedalis* in Südwestfrankreich sehr selten ein wenig gefleckt seien, wobei es

sich dann wohl um ± reine Hybriden mit *D. maculata* handele, und CAMUS (1929) bestreitet heftig eine Mitteilung von STEPHENSON, daß *D. sesquipedalis* auch gefleckt vorkomme. In den südostspanischen Gebirgen Alcaraz, Segura und Cazorla, die ein zusammenhängendes Teilareal darstellen, finden wir *D. elata* nicht selten mit gefleckten Blättern. Die Populationen setzen sich aus gefleckt- und ungeflecktblättrigen Pflanzen zusammen, wobei die ersteren oftmals bis zur Hälfte der Population ausmachen. Die kleinen bis großen, verwaschen bis kräftig ausgebildeten Flecken haben vorwiegend eine querovale Form, wie wir sie auch von *D. fuchsii* kennen. Keinesfalls handelt es sich bei diesen Pflanzen, die außer der Blattfleckung keine weiteren Merkmalsabweichungen zeigen, um Bastarde mit geflecktblättrigen *Dactylorhiza*-Arten, sondern um echte *D. elata*, die hier isoliert von anderen *Dactylorhiza*-Arten vorkommt.

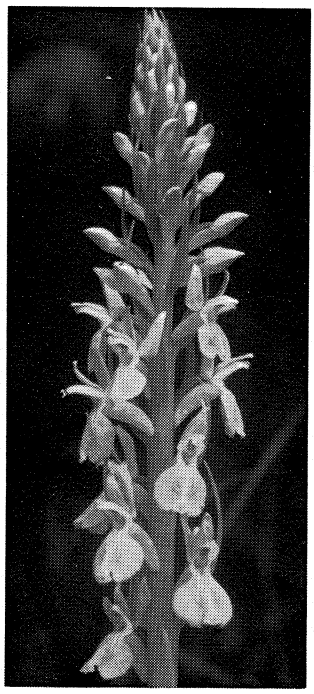

Abb. 3 (links). Blütenstand von *Dactylorhiza elata* (POIR.) SOÓ: Sierra Nevada, Spanien, 12-VI-1968.

Abb. 4 (rechts). Ausschnitt aus einem Blütenstand von *Dactylorhiza elata* (POIR.) SOÓ: Sierra de Alcaraz, Spanien, 8-VI-1968.

Dactylorhiza elata hat eine lange und reichbesetzte, schmal- bis breitzylindrische Blütenähre, bei großen Pflanzen nicht selten von 30 bis 35 cm Länge und die von SOÓ (1933) angegebenen Längenmaße noch übertreffend. Als eindrucksvolles Beispiel verweisen wir auf eine 70 cm hohe Pflanze, die wir in einer Population üppig entwickelter Exemplare in der Sierra de Cazorla sahen, deren 30 cm langer Blütenstand etwa 120 Blüten trug. Die Pflanzen

von Les Eysies haben vorwiegend sehr schmale Blütenähren (Abb. 2, linke Pflanze), die im Extremfall 51 cm Länge erreichen können. Im nördlichen wie im südlichen Bereich des Areals kommen aber auch Pflanzen mit kurzer Blütenähre vor. In Frankreich hat *D. elata* in der Regel eine mehr gleichmäßig besetzte, dichte bis mäßig dichte Blütenähre, während im mittleren und südlichen Spanien der Blütenstand in der Regel, vor allem in seinem unteren Teil, stärker aufgelockert ist, was den von SOÓ (1933) hervorgehobenen Merkmalsunterschieden zwischen subsp. *sesquipedalis* und subsp. *durandii* nahekommt. Nach D'ALLEIZETTE (1966) soll jedoch die aus Südfrankreich beschriebene *D. ambigua* MATR. DON auch eine lockere Ähre mit Blütenabständen im untersten Teil von oftmals 1 bis 1,5 cm haben. CAMUS (1929) stellt die so charakterisierte *D. ambigua* als Synonym zum Typus *D. sesquipedalis,* so daß auch in der Verwertbarkeit dieses Merkmals eine gewisse Unsicherheit besteht.

Nach SOÓ (1933) soll subsp. *sesquipedalis* die größten B l ü t e n haben. Auch CAMUS (1929) gibt für *Dactylorhiza sesquipedalis* sehr große Blüten, dagegen für *D. elata,* die er als eigene Art von der ersten trennt, im Vergleich zur Größe der Pflanzen verhältnismäßig kleine Blüten an. Die größten Blüten bei *D. elata* haben wir in den spanischen Gebirgen Alcaraz, Segura und Cazorla gesehen, deren Vorkommen sich in auffälliger Weise durch Großblütigkeit auszeichnen. Lippenbreiten bis 1,8 cm sind hier eine häufige Erscheinung, an großen und üppigen Pflanzen sogar bis 2,0 oder 2,2 cm, während bei St. Affrique selbst die größten Pflanzen nur Lippenbreiten von 1,2 bis 1,4 cm und sehr hohe Pflanzen in der Dordogne Lippenbreiten bis 1,6 cm zeigen. In den spanischen Westpyrenäen kommt *D. elata* mit kleinen Blüten und kurzer Blütenähre vor, und auch in den Barrancos de los Viboras in der Sierra Nevada haben die Pflanzen durchweg kleinere Blüten. Unsere Beobachtungen zur Blütengröße bei *D. elata* sind keineswegs erschöpfend, dürften aber doch wohl hinreichend bezeugen, daß auch dieses Merkmal zur Abgrenzung sich geographisch ausschließender Unterarten nicht verwertbar ist.

Die Variabilität der B ü t e n l i p p e läßt sich bei *Dactylorhiza elata* bis in alle Populationen hinein verfolgen und entspricht darin einem auch anderen Arten der Gattung *Dactylorhiza* eigentümlichen Verhalten. Die Variabilität der Lippe bezieht sich bei *D. elata* vorwiegend auf Eigenschaften, die wir für weniger wesentlich halten, während die für diese Art charakteristischen Lippenmerkmale recht konstant sind. *D. elata* hat in der Regel eine breitrundliche Lippe, die sehr viel breiter als lang, oft doppelt so breit wie lang ist (Abb. 4). Seltener ist die Lippe so breit wie lang, nur vereinzelt länger als breit (Abb. 3). Die Lippe ist zum Grunde hin verschmälert oder auch breit abgerundet. Die Lippe ist ungeteilt und in diesem Falle ohne oder mit einer kleinen vorstehenden Mittelspitze versehen, oder sie ist im unteren Lippenteil schwach- bis deutlich dreigeteilt, indem der kurze oder auch ± vorgezogene schmale und spitze Mittellappen von den breiten Seitenlappen durch kurze Einschnitte oder kleine Einbuchtungen getrennt ist. Eine Dreiteilung der Lippe ist an der lebenden Pflanze in der Regel wenig auffällig und tritt erst an gepreßten Lippen im Herbar deutlicher in Erscheinung. Lebend ist die Lippe bei *D. elata* – und hier kommen wir zu charakteristischen und konstanten Merkmalen dieser Art – im Mittelteil in der Längsrichtung leistenartig hochgeknickt, wodurch sich die durch Einschnitte von der Mittelspitze getrennten Seitenlappen nach der Mitte zu unter die Mittelspitze schieben. Ferner ist der untere gezähnelte Rand gekräuselt bzw. zerknittert. Zu beiden Seiten der hochstehenden Mittelachse hat die Lippe meistens kleine schlüsselförmige Vertiefungen. Die seitlichen Lippenränder sind dann wieder nach oben gerichtet. Die Lippe ist im ganzen gesehen meistens ausgebreitet, kann aber auch an den seitlichen Rändern

zurückgeschlagen oder sehr selten im ganzen zusammengeklappt sein. Die Lippenzeichnung besteht aus strich- oder punktförmig zusammengesetzten Schleifenmustern, umgeben von einzelnen kurzen Strichen oder Punkten. Auch die schmal eiförmigen bis lanzettlichen Sepalen sind häufig wie die Lippe gezeichnet. Die Blütenfarbe ist leuchtend rot bis rötlich, seltener violett bis dunkelviolett. Letzteres trifft auf die Populationen bei Les Eysies zu. Bei solchen Pflanzen ist die Lippenzeichnung auf dem dunkelvioletten Untergrund weniger sichtbar. Die Form der Lippe, bereits von SOÓ (1933) allgemein als mannigfaltig angegeben, scheidet bei Differenzierungsversuchen innerhalb von *D. elata* als brauchbares Mittel aus, muß aber auch, wie bereits vermerkt wurde, bei der Abgrenzung gegen nahe verwandte Sippen der Gesamtart *Orchis orientalis* bezüglich ihrer Verwendbarkeit überprüft werden.

Der Sporn von *Dactylorhiza elata* ist zylindrisch oder auch konisch- bis sackförmig-zylindrisch mit stumpfer oder auch abgestutzter Spitze, ± abwärts gebogen, seltener ± gerade. Häufig ist der Sporn oberseits stärker gewölbt als an der Unterseite und dem Ovarium anliegend nach unten gebogen. Die Länge des Sporns wechselt. Er ist 1/2 bis 2/3 so lang wie das Ovarium (z. B. an einer Wuchsstelle bei Cañete oder stellenweise in der Sierra de Alcaraz), so lang wie das Ovarium (z. B. an der Mehrzahl der Pflanzen einer Lokalität bei Ronda) oder länger als das Ovarium (z. B. an einem Fundort in der Sierra Nevada). Bei Les Eysies ist der Sporn von *D. elata* stark gekrümmt und nach dem Ende zu ± lang zugespitzt.

Dactylorhiza elata hat lanzettliche bis schmallanzettliche und lang zugespitzte Brakteen, deren Länge variiert. Im nördlichen Teil des Areals sind das für subsp. *sesquipedalis* kennzeichnende Merkmal sehr langer Brakteen, die im unteren Teil der Ähre 2 bis 3mal länger als die Blüten sind, und der damit verbundene schopfige Knospenstand vorherrschend, während im mittleren und südlichen Spanien überwiegend Pflanzen mit kürzeren Brakteen, die – dem Typus der Art entsprechend (SOÓ 1933) – auch im untersten Teil der Ähre die Blüten nur wenig oder gar nicht überragen, vertreten sind. Eine geographische Abgrenzung der durch unterschiedlich lange Brakteen voneinander abweichenden Sippen läßt sich aber nicht durchführen. Die Übergänge sind fließend, und außerdem kommen im nördlichen Gebiet Populationen vor, deren Pflanzen kurze Brakteen haben (z. B. bei Deva), wie im mittleren und südlichen Gebiet Populationen vorhanden sind, deren Pflanzen sich durch ausgeprägt lange Brakteen und einen schopfigen Knospenstand auszeichnen (z. B. bei Cañete oder bei Vianos). Außerdem weisen die Populationen auch bezüglich der Brakteen meist keine vollständige Einheitlichkeit auf.

Unsere Untersuchungen lassen erkennen, daß bei *Dactylorhiza elata* die variierenden Merkmale sich nicht in bestimmten Kombinationen zusammenfinden, wodurch voneinander abweichende, in sich aber ± gleichförmige und auf ein eigenes Areal beschränkte Sippen entstanden wären, sondern daß die vorhandenen Merkmalsabweichungen die verschiedenartigsten Verbindungen untereinander eingehen und eine Vielfalt von Formen entwickelt haben, die in ihrer Verbreitung nicht unbedingt an ein bestimmtes Gebiet gebunden sind. Nicht selten treffen verschiedene Formen am gleichen Wuchsort zusammen, so daß selbst die Beschreibung von Populationsformen schwierig ist. Man könnte bei einem solchen Versuch jeweils nur den in der Population vorherrschenden Typ erfassen. Allerdings erreicht die Polymorphie von *D. elata* bei weitem nicht einen so breiten Spielraum wie bei *D. traunsteineri* mit ihren teils stark voneinander abweichenden und schwierig zu erfassenden Formen, sondern hält sich in engeren Grenzen, so daß die Vielfalt der Formen dem typischen Erscheinungsbild der Art untergeordnet bleibt.

Bearbeiter und Monographen der europäischen Orchideen bzw. der Gattung *Dactylorhiza* (REICHENBACH 1851, SCHLECHTER 1928, CAMUS 1929, SOÓ 1933, VERMEULEN 1947 u. a.) haben die in den verschiedensten Gebieten des Areals entstandenen Beschreibungen aus dem Formenkreis von *D. elata,* die sich vermutlich oftmals auch auf wohl ± zufällig den Wuchsorten entnommene Belege stützen, in ein geordnetes System gebracht, sind dabei aber den natürlichen Gegebenheiten entsprechend zu unterschiedlichen Ergebnissen gekommen. Dagegen faßte KLINGE (1898) alle damals für den Formenkreis vorhandenen Taxa, darunter auch *Orchis elata* POIRET, als Synonyme einer einzigen Art, die er *Orchis africana* nannte, zusammen.

Standortsansprüche

Zur Ökologie von *Dactylorhiza elata* findet man in der Literatur wenig zutreffende Angaben. *D. elata* zeigt aber ein sehr spezielles ökologisches Verhalten, wodurch die Art in der Regel auf nur zerstreute Vorkommen jeweils kleineren Umfangs beschränkt bleibt. Die Populationen selbst sind jedoch meist dicht besetzt, wofür eine Wuchsstelle von 50 qm Fläche mit etwa 200 blühenden Pflanzen bei Siles in der Sierra de Segura ein eindrucksvolles Beispiel ist. Wir finden *D. elata* nicht in Sümpfen, Sumpfwiesen oder Mooren (SOÓ 1933 u. a.), also auf anmoorigen oder torfigen Böden mit stagnierendem Wasserhaushalt, sondern an quellignassen Örtlichkeiten, an denen eine in dauernder Bewegung befindliche Frischwasserzufuhr vorhanden ist. Das sind vor allem geologisch bedingte sickerquellige Grenzhorizonte an steilen bis mäßig steilen Hängen oder auch Quellaustritte auf flach geneigten Lagen. Vom Gesteinsuntergrund ist *D. elata* unabhängig, sie wächst auf Kalk-, Sand- und Schieferböden.

Zur Begleitflora von *D. elata* gehören *Juncus*- und *Carex*-Arten, *Tetragonolobus maritimus* (L.) ROTH, *Sonchus*- und *Mentha*-Arten. Häufigste Begleitpflanze im gesamten Areal ist *Schoenus nigricans* L. Die vielfach geteilte Knolle und die zahlreichen Wurzeln von *D. elata* sind mit dem Wurzelgeflecht der Begleitpflanzen, besonders von *Schoenus nigricans,* aufs engste verfilzt. Die schon mehrfach erwähnten Vorkommen von *Dactylorhiza elata* in der Dordogne weichen ökologisch vom typischen Verhalten der Art insofern ab, als es sich hier um Massenbestände handelt, die sich über die quelligen, zur Blütezeit unter Wasser stehenden Rieselwiesen flacher Talgründe, wie z. B. im Tal der Petite Beune, weit hinziehen und zur Blütezeit die vorwiegend mit *Juncus*-Arten besetzten Wiesen stellenweise rotviolett färben.

Dactylorhiza elata hat ein hohes Lichtbedürfnis. Sie wächst stets an unbeschatteten Stellen, an denen sie den ganzen Tag über der Sonneneinstrahlung ausgesetzt ist. Wir haben sie daher vorwiegend in offenem Gelände; innerhalb von Waldgebieten wächst sie an baum- und strauchfreien Stellen. Im Süden Spaniens liegen die Wuchsorte von *D. elata* vielfach in montanen bis hochmontanen Lagen zwischen 1000 und 1500 m ü. d. M. Auch in den spanischen Pyrenäen sahen wir Wuchsstellen von *D. elata* noch oberhalb von 1000 m ü. d. M., während sie an der kantabrischen Küste nur wenige Meter über dem Meeresspiegel und auch in Südfrankreich in niedrigen Lagen wächst. Der Höhenlage entsprechend kommt *D. elata* in Südfrankreich und Nordspanien bereits Anfang bis Mitte Juni zur Blüte, während sie in den südspanischen Gebirgen erst Mitte bis Ende Juni ihre Hochblüte hat.

Verbreitung und Stellung

Die systematische Stellung von *Dactylorhiza elata* innerhalb der Gattung *Dactylorhiza* ist verschieden beurteilt worden. *D. elata* ist mit keiner der in Europa vertretenen

Dactylorhiza-Arten in enge verwandtschaftliche Beziehungen zu bringen und kann im System der Gattung auch nur gesondert behandelt werden (vgl. VERMEULEN 1947). Gegen eine Zugehörigkeit von *D. elata* zu *D. incarnata* (L.) SOÓ im Sinne von REICHENBACH fil. (1851), der auch WILLKOMM und LANGE (1870) noch gefolgt sind, als auch *zu D. majalis* (RCHB.) HUNT et SUMMERH. ist schon KLINGE (1898) aus gutem Grund energisch angegangen. Aber erneut findet man, wenn auch in Verbindung mit Erwägungen über die Entstehung dieser Art, die Bemerkung „vom Habitus her scheint *D. sesquipedalis* eine sehr große Form von *D. incarnata* zu sein" (VERMEULEN 1947), die nicht unwidersprochen bleiben kann. SCHLECHTER (1928) betont, daß *D. elata* von *D. incarnata* durch den Habitus getrennt sei, dem einige charakteristische Trennungsmerkmale wie Blattform, Blattstellung oder Lippenform hinzugefügt werden können, und auch von *D. maculata* (L.) SOÓ durch verschiedene, dort näher ausgeführte, Merkmale gut unterschieden sei. Auch ohne die anfangs erwähnte Revision des Verhältnisses zwischen *D. elata* und *D. cilicica* erfordert die von SOÓ (1960) unterschiedlich gehandhabte Einfügung dieser beiden Taxa in das System der Gattung eine kritische Überprüfung.

Phytogeographisch ist *Dactylorhiza elata* von den übrigen *Dactylorhiza*-Arten weitgehend getrennt. Die im wesentlichen auf den mediterranen Raum beschränkte Art besitzt wie die Gesamtart *Orchis orientalis* ein eigenes Areal (KLINGE 1899), in dem, abgesehen von den mediterranen Vertretern der Sektion *Sambucinae,* andere *Dactylorhiza*-Arten nicht oder nur selten vorkommen. Nur im nördlichen Teil ihres Areals dringt *D. elata* über die südwestlichen Verbreitungsgrenzen eurosibirisch oder mitteleuropäisch verbreiteter *Dactylorhiza*-Arten in deren Areale vor, wo sie stellenweise am gleichen Wuchsort mit diesen zusammentrifft und auch Bastarde bildet. Bei den von uns beobachteten (bereits beschriebenen und mit Namen versehenen) Bastarden zwischen *D. elata* einerseits und *D. maculata, D. incarnata* und *D. majalis* andererseits (vgl. SOÓ 1933, KELLER 1935 – 1938), handelte es sich stets um einzelne oder einige wenige Pflanzen, die in ihrer intermediären Stellung einschließlich Blütezeit zwischen den Elternarten gut erkennbar waren. Hybridogene Formenschwärme oder auf Bastardierung zurückzuführende Populationsformen, auf deren kritische Prüfung jüngst noch SENGHAS (1968) hingewiesen hat, haben wir an keiner Stelle gesehen. Die für Südwestfrankreich mehrfach versuchte Erklärung des dort vorhandenen Formenreichtums von *D. elata* durch hybridogene Entstehung kann jedoch auf Spanien kaum Anwendung finden, weil *D. elata* dort von den für eine Bastardierung geeigneten *Dactylorhiza*- oder auch *Orchis*-Arten weitgehend isoliert ist. Den rezenten Formenreichtum von *D. elata* sehen wir in der starken Variabilität der Art selbst begründet, wie bereits KLINGE (1899) für die Gesamtart betont hat, und wie CAMUS (1929) und SOÓ (1933) durch Ablehnung der vorwiegend auf die spekulativen Gedankengänge von FUCHS zurückgehende Hypothese von der Entstehung der verschiedenen Formen durch Bastardierung mit anderen *Dactylorhiza*- und *Orchis*-Arten bestätigt haben. Abschließend teilen wir – ohne Berücksichtigung bereits bestehender Verbreitungsangaben – die von uns beobachteten Vorkommen von *D. elata* mit:

Spanien: Serranía de Ronda: 2 km westlich von Ronda, Provinz Malaga um 750 m ü. d. M.; 1968, 1971. – Sierra Nevada: Barrancos de los Viboras zwischen Granada und Picacho de Veleta, zahlreich, um 1500 m ü. d. M.; 1968, 1969. – Sierra de Cazorla: mehrfach im Gebiet zwischen Cazorla, Iruela, Parador „El Adelantado" und Torre del Vinaigre, Provinz Jaén; 1969, 1970. – Sierra de Segura: an mehreren Stellen im Gebiet zwischen Beas de Segura und Hornos, Provinz Jaén; 1967, 1968; an zahlreichen Stellen im Gebiet zwischen Segura de la Sierra, Acebeas und Siles, Provinz Jaén, um 1300 bis 1400 ü. d. M.; 1967, 1969, 1970. – Sierra de Alcaraz: an vielen Stellen im Gebiet

zwischen Vianos, Tortas, Paterna de Madera, Riopar und Fabricas de Riopar, im Mundotal und dessen Nebentälern, Provinz Albacete, um 800 bis 1300 m ü. d. M.; 1967, 1968, 1969. — Cuenca: an mehreren Stellen südlich der Stadt in Richtung Valencia; 1970, 1971. — Serranía de Cuenca: Talgrund nördlich der Straße zwischen Cañete und Salinas del Manzana, Provinz Cuenca, zahlreich; 1968, 1970; südlich Laguna del Marquesado, Provinz Cuenca, zusammen mit der im mittleren Spanien seltenen *Dactylorhiza incarnata;* 1970; östlich Tejadillos bei Tragacete, Provinz Cuenca, zusammen mit *D. saccifera* und einem im mittleren Spanien bemerkenswerten Vorkommen von *D. majalis;* 1970; südlich des Ortes Cañigral, Provinz Teruel; 1970. — Pyrenäen: Boixols bei Orgaña, Provinz Lerida, zahlreich; 1965; Lloses bei Viu de Llevata, Provinz Lerida, zusammen mit *D. incarnata, D. majalis, D. incarnata x D. majalis* und dem Tripelbastard *D. incarnata x D. majalis x D. elata,* um 950 bis 1000 m ü. d. M.; 1965; Foradada del Toscar, Provinz Huesca, um 1000 m ü. d. M.; 1965; Torla, Provinz Huesca, an mehreren Stellen südlich des Ortes und im Parque Nacional de Ordesa an den Ausläufern des Maladetta-Massivs, um 1200 m ü. d. M., an einer Stelle zusammen mit *D. maculata* und *D. elata* x *D. maculata* in mehreren Exemplaren; 1965; Jaca, Provinz Huesca; 1965; Urbañiz, Provinz Pamplona; 1966. — Kantabrische Gebirge: Deva, Provinz San Sebastian, um 10 m ü. d. M., zusammen mit *D. maculata* und *D. elata* x *D. maculata* in mehreren Exemplaren; 1966; Corconte, Provinz Santander im obersten Ebrotal, zahlreich, um 950 m ü. d. M.; 1966.

Frankreich: Haute-Garonne: Lac de St. Martin bei Capvern, hier auch *D. maculata,* jedoch beide Arten zonenweise getrennt und keine Bastarde; 1965, 1966. — Aveyron: St. Affrique unweit des Ortes in Richtung Millau; 1965, 1966. — Dordogne: an vielen Stellen und meistens in größeren Beständen im Gebiet zwischen Les Eysies-de-Tayac, Le Bugue und Sarlat, nur stellenweise und wenig zahlreich dort *D. maculata, D. incarnata* und *D. majalis,* bei Le Bugue *D. elata* x *D. incarnata* in mehreren Exemplaren; 1966, 1971.

Zusammenfassung

1. Das Areal der westmediterranen *Dactylorhiza elata* (POIR.) SOÓ (Orchidaceae) umfaßt Nordwestafrika (Tunesien, Algerien, Marokko), Portugal, Spanien, Sizilien, Korsika und Südwestfrankreich. Es handelt sich um eine polymorphe Art, die früher in mehrere geographisch getrennte Taxa unterteilt wurde.
2. Anhand einer systematischen Analyse der Einzelmerkmale von zahlreichen französischen und vor allem spanischen Proben wird jedoch nachgewiesen, daß eine taxonomische Gliederung des schwierigen Formenkreises in der herkömmlichen Weise nicht möglich ist.
3. Die Standortansprüche von *D. elata* werden präzisiert. Im größten Teil ihres Areals kommen andere *Dactylorhiza*-Arten nicht oder nur selten vor. Im nördlichen Spanien und in Südfrankreich dringt sie jedoch in die Areale mitteleuropäisch oder eurosibirisch verbreiteter Sippen der Gattung ein.
4. Innerhalb der europäischen Arten der Gattung *Dactylorhiza zeigt D. elata* keine näheren Verwandtschaftsbeziehungen.

Literatur

ALLEIZETTE, M. C. D', 1966: Etude sur les variations des orchidées du groupe *Dactylorchis* des prairies du Sud-Ouest de la France. Bull. Soc. bot. France **113:** 5 — 6, 344 — 350.

BOISSIER, E., 1884: Flora orientalis. V. Basileae.

CAMUS, E.-G. et CAMUS, A., 1929: Iconographie des orchidées d'Europe et du Bassin Méditerranéenne. I. Texte. Paris.

KELLER, G., 1935 — 1938: *Orchis* L. In: KELLER, G. und SCHLECHTER, R. (Herausg.) Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. IV. Sonderh. Rep. Spec. nov. **A, 4:** 193 — 400.

KLINGE, J., 1898: *Dactylorchidis, Orchidis* subgeneris, monographiae prodromus. Acta Hort. Petropol. **I, 17:** 147 – 201.
– 1899: Zur geographischen Verbreitung und Entstehung der *Dactylorchis*-Arten. Acta Hort. Petropol. **II, 17:** 149 – 250.
REICHENBACH, H. G. fil., 1851: Icones florae germanicae et helveticae. XIII. Lipsiae.
SCHLECHTER, R., 1928: Monographie der Gattungen und Arten. In: KELLER, G. und SCHLECHTER, R. (Herausg.) Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. I. Sonderh. Rep. Spec. nov. **A, 1:** 1 – 304.
SENGHAS, K., 1968: Taxonomische Übersicht der Gattung *Dactylorhiza* NECKER ex NEVSKI. Jahresber. naturwiss. Ver. Wuppertal **21 – 22:** 32 – 67.
SOÓ, R. VON, 1933: Kritische Monographie, enthaltend die Beschreibung der Arten und Unterarten, Rassen, Varietäten, Formen und Bastarde, nebst Literaturangaben und biologischen Anmerkungen. In: KELLER, G. und SCHLECHTER, R. (Herausg.) Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. II. Sonderh. Rep. Spec. nov. **A, 2:** 201 – 261.
– 1960: Conspectus orchidearum europaeum et mediterraneum. II. Synopsis generis *Dactylorhiza (Dactylorchis).* Ann. Univ. Sci. Budapest, Sect. biol. **3:** 335 – 357.
– 1968: Die Geschichte der Erforschung der Gattung *Orchis* (sensu lato), besonders von *Dactylorhiza.* Jahresber. naturwiss. Ver. Wuppertal **21 – 22:** 7 – 19.
SUNDERMANN, H., 1969: Über einige ostmediterrane Orchideen. Orchidee **20:** 79 – 83.
VERMEULEN, P., 1947: Studies on *Dactylorchis.* Utrecht.
– 1970: Some critical remarks on the dactylorchids of Portugal. Bol. Soc. Brot., Sér. **II, 44:** 85 – 98.
VÖTH, W., 1970: *Dactylorhiza umbrosa.* Orchidee **21:** 362 – 364.
WILLKOMM, M. et LANGE, J., 1870: Prodromus florae hispanicae. I. Stuttgart.

Manuskript bei der Schriftleitung eingegangen am 28. November 1971.

Anschriften der Verfasser:

A. NIESCHALK
Stechbahn 15
354 Korbach (Waldeck)
BRD

C. NIESCHALK
Stechbahn 15
354 Korbach (Waldeck)
BRD

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Philippia. Abhandlungen und Berichte aus dem Naturkundemuseum im Ottoneum zu Kassel

Jahr/Year: 1970-1973

Band/Volume: 1

Autor(en)/Author(s): Nieschalk Albert, Nieschalk Charlotte

Artikel/Article: Kritische Bemerkungen zur Taxonomie und Verbreitung von Dactylorhiza elata (POIR.) SOÓ (Hohes Knabenkraut, Orchideengewächse) 137-148