
HET GESLACHT *EPIPACTIS* IN DE BENELUX: BLOEMBIOLOGISCHE BESCHRIJVINGEN EN SOORTTYPISCHE KENMERKEN

Jean CLAESSENS en Jacques KLEYNEN

Zusammenfassung

Beschreibung der neun *Epipactis*-Arten der Benelux anhand der Blütenbiologie. Ausführlich wird auf die allogamen bzw. autogamen Kennzeichen der verschiedenen Arten eingegangen.

Résumé

Description des neuf espèces d'*Epipactis* dans la Benelux. Attention spéciale est donnée à la structure florale et au caractère allogame ou autogame des espèces différentes.

Summary

Description of the nine *Epipactis*-species occurring in the Benelux. Special attention is paid to the floral structure and the allogamous or autogamous character of the different species.

1 Inleiding

In dit artikel wordt getracht een overzicht te geven van de *Epipactis*-soorten die in de Benelux voorkomen. Het is niet de bedoeling een zo volledig mogelijk beeld van de verspreiding van de soorten te geven, daarvoor bestaan al andere geschikte werken. Mennema et al. (1980) en Kreutz (1987) bespreken de verspreiding van het geslacht *Epipactis* in Nederland, terwijl van Rompaey et al. (1972) de gegevens betreffende België en Luxemburg verwerkt hebben.

Ons doel is dieper in te gaan op de soorttypische kenmerken van de negen in de Benelux voorkomende *Epipactis*-soorten, omdat er nog steeds onder botanici onenigheid heerst over de indeling van dit geslacht. De bloembiologische opbouw is in laatste instantie doorslaggevend voor de indeling van de soorten; daarom gaan we na een kort algemeen beeld (standplaats, habitus, oecologische eisen)

vooral in op de bloembouw en meer bepaald op de bouw van het zuiltje, een soortspecifiek orgaan bij *Epipactis*.

2.1 Algemene kenmerken

Wil men dieper ingaan op de bloembouw van het geslacht *Epipactis*, dan zal er duidelijkheid moeten zijn over de gebruikte terminologie, vandaar dat wij aan de hand van figuur 1 en 2 kort ingaan op de bouw van de *Epipactis*-bloem. Uitgegaan wordt van een bloem van *Epipactis helleborine*.

Het perianth bestaat uit 3 buitenste bloemdekbladen, de sepalen (s), 2 binnenste bloemdekbladen, de petalen (p) en een derde binnenste bloemdekblad, dat anders gevormd is, de lip, die op zijn beurt weer bestaat uit een voorste deel, het epichiel (e) en een achterste deel, het hypochiel (h).

Op het epichiel zijn bij de meeste soorten meer of minder duidelijke knobbels te vinden, de calli (c). Het hypochiel fungeert bij de meeste *Epipactis*-soorten als verzamelnep voor de afgescheiden nectar.

Meeldraden en stamper zijn samengegroeid tot één voortplantingsorgaan, het zuiltje (foto 21). Het zuiltje bestaat uit de volgende onderdelen: de stempel (st, foto 3), de polliniën (p) die meestal in een uitholling aan de bovenkant van het zuiltje liggen, het clinandrium (k, foto 19) ; dit is bij de allogame soorten duidelijk verdeeld in twee holtes (foto 19,20,4). Dit is van belang, omdat hierdoor de polliniën in de juiste positie ten opzichte van het rostellum komen te liggen. Anders krijgt het insect wel de kleefstof aan zijn kop vastgeplakt, maar komt de verbinding met de polliniën niet tot stand. Bij de autogame soorten zullen we dan ook zien, dat het clinandrium niet geleded of gereduceerd is als gevolg van het functieverlies van het rostellum. Bij het geslacht *Epipactis* zijn de stuifmeelkorrels in meer of mindere mate samengevoegd tot twee stuifmeelklompjes, de polliniën. Zolang deze nog niet rijp zijn, worden ze beschermd door een kapje, de anthere (a). Links en rechts van de polliniën kan men nog twee uitstekende delen van het zuiltje zien, de auriculae (au) oftewel de oortjes. Deze auriculae zijn opgebouwd uit staafovormige cellen, die een bescherming vormen tegen slakkenvraat (Vermeulen, 1968, p.10). Tussen stempel en clinandrium bevindt zich het rostellum (r, foto 3). De functie van dit orgaan is tweeledig: allereerst bevat het een kleefstof, beschermd door een zeer dun vliesje. Als nu een insect van de nectar in het hypochiel wil eten, stoot het met zijn voorhoofd of rug (afhankelijk van de grootte van het insect) tegen het rostellum. Dit springt aan de voor- en achterkant gelijktijdig open, waardoor in één handeling de polliniën aan het insect vastgeplakt worden. Doordat ze na enige tijd iets naar voren zakken, staan ze in de juiste positie om op de stempel te belanden. Deze is sterk kleverig, waardoor de polliniën geheel of gedeeltelijk op de stempel blijven plakken.

Een tweede functie van het rostellum is om te verhinderen, dat de polliniën naar voren schuiven en zo op de stempel belanden. Het al of niet aanwezig zijn van een

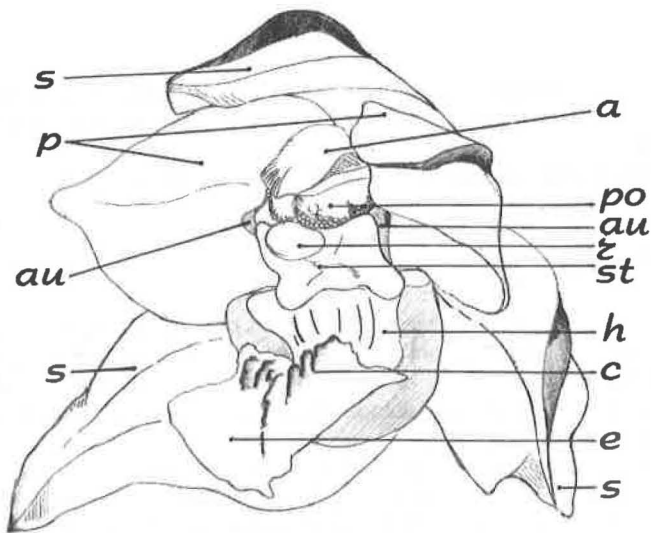


fig.1. *Epipactis hellebozine*

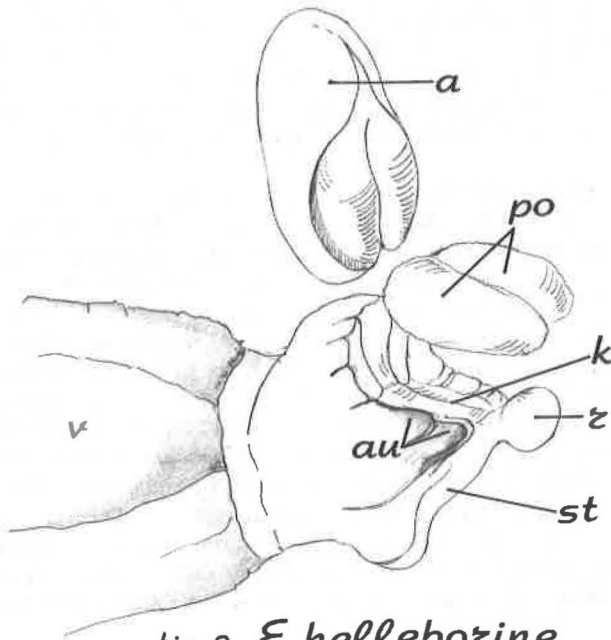


fig. 2. *E. hellebozine*
voortplantingsorgaan

rostellum en de samenstelling van de polliniën zijn sterk bepalend voor de indeling in allogame soorten (afhankelijk van vreemdbestuiving) en autogame (zelfbestuivende) soorten.

Verdere onderdelen van de bloem zijn nog het vruchtbeginsel (v) dat al of niet gesteeld kan zijn, en het schutblad, de bractee.

2.2 De indeling

De rode draad die wij willen volgen, is die van de bestuiving: beginnend bij de strikt allogame soorten (*E.helleborine*, *E. helleborine* ssp.*neerlandica*, *E.purpurata*, *E.atrorubens*), komen we via de facultatief autogame soorten (*E.palustris* en *E.microphylla*) uit bij de obligaat autogame soorten, te weten *E.muelleri*, *E.leptochila* en *E.phyllanthes*.

Zoals gezegd, beperken wij ons bij bespreking van habitat en habitus tot de voornaamste kenmerken. Uitvoerige beschrijvingen kan men vinden in de recente orchideeënflora's van Buttler (1986) en Baumann en Künkele (1982, 1988) en natuurlijk van Landwehr, deel 2 (1977).

3.1 *Epipactis helleborine* - Brede wespenorchis

Als eerste bespreken wij de Brede wespenorchis, niet alleen omdat het de algemeenst voorkomende *Epipactis*-soort is in de Benelux, maar ook omdat het de "moeder" van een aantal soorten is. Lange tijd was men het niet eens over de systematiek van het geslacht *Epipactis* en fungeerde *E.helleborine* als een verzamelse soort, waartoe alle twijfelgevallen werden gerekend. Men kan dit vergelijken met de soort *Ophrys arachnitiformis*, waaruit gaandeweg verschillende soorten zijn gedestilleerd.

Zoals gezegd is de Brede wespenorchis een zeer algemene soort, maar het is tevens ook de veranderlijkste soort. Dat is niet zo verwonderlijk, als men het verspreidingsgebied bekijkt: het areaal strekt zich uit over praktisch geheel Europa, Voor-, Midden- en gedeeltelijk Oost-Azië en noordelijk Noord-Amerika.

Het is ook een soort met een brede oecologische amplitude: ze heeft een voorkeur voor voedsel- en kalkrijke bodems maar is ook aan te treffen op silicaatgesteente, zand, mergel en leembodems. Ook qua standplaats laat ze een grote variabiliteit zien, groter dan de andere *Epipactis*-soorten: ze komt voor op lichte tot halfbeschaduwde standplaatsen, zowel aan de rand van het bos als meer in het midden; in alle soorten bossen met een voorkeur voor kruidenrijke beuken- en gemengde beukenbossen (Bayer, 1981). In Limburg kan men *E.helleborine* veelvuldig vinden in de nabijheid van populieren (*Populus x canadensis*). In hoeverre er een relatie bestaat tussen de orchideeën-mycorrhiza en die van de populieren is ons nog niet duidelijk. In Nederland is het een kensoort van de Eiken-Beuken-klasse (*Quercofagetea*) (Den Held, 1985). *E.helleborine* komt in de hele Benelux veelvuldig voor.

Ondanks de grote variabiliteit is *E.helleborine* aan de hand van een aantal kenmerken goed te determineren, waarbij wel aangetekend moet worden, dat niet alle kenmerken tegelijkertijd en in dezelfde mate hoeven voor te komen. De plant is 30-90 cm hoog, heeft brede eivormig tot ei-lancetvormige, dofgroene bladeren, naar boven toe langer en spitsler wordend. De lange (tot 35 cm) veelbloemige tros is eerst knikkend, later rechtopstaand. De onderste bracteeën zijn langer dan de bloemen (hierdoor kan verwarring optreden met *E.leptochilal*), de bovenste korter.

De bloemen zijn vrij groot en variëren qua kleur sterk, van groen tot roodpaars. De bloemdekbladeren zijn eerst klokvormig maar staan later wijd open. De lip is korter en smaller dan de andere bloemdekbladeren. Het hypochiel is diep komvormig, van binnen donkerpurper met een groene rand en bevat nectar. Het epichiel is klein, breder dan lang, rose tot purper gekleurd met twee groenachtige of paarse knobels. De punt van de lip is meestal naar beneden gebogen. Opvallend is het opaalwitte, grote, naar voren stekende rostellum (foto 12). De stempel is breed, rechthoekig, naar achteren gebogen met een naar voren stekende onderste stempelrand (fig. 3).

E.helleborine is een allogame soort (ingericht op vreemdbestuiving) en is een typische wespenbloem. Volgens Wiefelspütz (1970) worden vooral wespen door bruinige, vuilrode tot vaal geelgroene kleuren aangetrokken. Wespen hebben korte mondwerktuigen en komen gemakkelijk bij de vrij toegankelijke nectar. Ze zijn genoodzaakt de kop diep in het hypochiel te steken, komen zo in contact met het rostellum, en krijgen dan de polliniën op de kop geplakt. Om de kop in de juiste positie te brengen, bevindt zich tussen epichiel en hypochiel een nauwe spleet waardoor de tong van het insect naar de nectar geleid wordt. Op die manier is de juiste positionering van de polliniën op de kop verzekerd.

Het stempelslijm is minder sterk dan dat van het rostellum, zodat we meestal maar delen van de polliniën op de stempel aantreffen en we bezoekers van *E.helleborine* kunnen zien rondvliegen met verscheidene polliniënpakketjes op kop of borst.

Ook hommels worden wel gesignaleerd, maar doordat ze een lange tong bezitten, kunnen zij de nectar bereiken zonder met het rostellum in aanraking te komen. De ook vaker als bezoeker genoteerde zweefvliegen spelen geen rol van betekenis bij de bevruchting. Bijen zijn niet geïnteresseerd in de Brede wespenorchis.

Het expliciete karakter van wespenbloem bracht Darwin tot de uitspraak: "Als de wespen in een distrikt zouden uitsterven, zou *E.helleborine* waarschijnlijk ook uitsterven".

E.helleborine bezit nog een middel, om bezoekers aan zich te binden. Vöth (1982) veronderstelt dat tijdens perioden van grote warmte de nectar gaat gisten en zo alcohol produceert die de insecten bedwelmt. Müller (1988) heeft aangetoond, dat de nectar inderdaad in geringe mate alcohol bevat. In de nectar werden gistcellen aangetroffen die in suikerhoudende oplossingen alcohol kunnen aanmaken. Door die alcohol worden de wespen versuft, wat op een warme zomerdag goed te constateren valt. Ze kruipen van bloem naar bloem en verzekeren daarmee de

wespenorchis van een goede bestuiving. Dat de bloemen goed bestoven worden bewijst de vruchtzetting: 70 tot 80% van alle bloemen zet zaad. Müller (l.c.) heeft onderzoek gedaan naar het allogame aspect van *E.helleborine*. Zij omhulde de bloeiaar van een aantal planten met netten om insectenbezoek te voorkomen en zette vervolgens plexiglasen kokers over de planten om de mechanische invloeden (wind en regen) uit te sluiten. Uit haar onderzoekingen bleek, dat er nagenoeg geen vruchtzetting plaatsvond. Dit is in tegenspraak met de bevindingen van andere auteurs (Wiefelspütz, 1970; Bayer, 1980), die wel een facultatieve autogamie constateerden: als insectenbezoek uitblijft, kunnen de polliniën door indrogen van het rostellum omklappen en zo op de stempel terechtkomen. Wij hebben dit ook geconstateerd (foto 2), maar het is voor zover wij weten een zelden voorkomend verschijnsel.

Wiefelspütz en Bayer zijn van mening, dat de ontwikkeling van de bestuiving bij *Epipactis* in de richting van autogamie verloopt. Bayer (l.c., p.223): "Der Leser wird bemerkt haben, daß hinter diesen Ausführungen die Hypothese steht, daß bei der Gattung *Epipactis* ein Entwicklungsprozeß von ursprünglicher Allogamie zur Autogamie abläuft, der bei den einzelnen Sippen verschieden weit fortgeschritten ist".

Beide hierboven genoemde auteurs hebben populaties van *E.helleborine* geobserveerd waarbij het rostellum maar zeer zwak ontwikkeld was. Bayer beschrijft een populatie, die tussen *E.helleborine* en *E.leptochila* staat. Qua habitus lijken de beschreven planten op *E.leptochila* (vooral de lange bracteeën zijn zeer opvallend) terwijl ook andere eigenschappen (vroeg bloeitijd, sterk naar beneden gericht rizoom, sterke neiging tot groepsvorming) kenmerken van *E.leptochila* zijn. Maar doordat de planten een hoogstens even lang als breed, teruggeslagen, meestal roodlila gekleurd epichiel hebben en het zuiltje normaal ontwikkeld is (d.w.z. met clinandrium en rostellum), worden ze tot *E.helleborine* gerekend.

Bayer (l.c. p.239): "Es sieht also so aus, als ob an entsprechenden Standorten eine Entwicklung von der allogamen *E.helleborine* zur autogamen *E.leptochila* im Gange ist".

Reineke (1987) heeft *E.helleborine*-populaties bestudeerd, waarbij de planten op verschillende wijzen tot autogamie kwamen. Op de eerst beschreven groeiplaats (2 afwijkende planten temidden van een grotere populatie) was het rostellum al in de knop nagenoeg verdwenen. Bij een tweede populatie (42 planten) was het rostellum bij de beginnende anthese wel werkzaam, maar twee dagen later al ingedroogd. Na vergelijking van deze populaties werden de planten (2 ex.) door Wiefelspütz (l.c., p.58) beschreven. Hij komt tot de conclusie, dat deze mutaties waarschijnlijk spontaan zijn ontstaan. Maar zo'n sprong voorwaarts is niet met behulp van de bestaande evolutietheorieën te verklaren. Reineke veronderstelt daarom, dat het hier "gestabiliseerde atavismen" betreft. Experimenten hebben uitgewezen, dat phylogenetisch oudere kenmerken wél plotseling kunnen optreden. Reineke (l.c., p.830): "Es ist deshalb durchaus denkbar, daß auch in der freien Natur Atavismen kurzer Reichweite vorkommen. Und vielleicht sind sie noch nicht

einmal selten, bleiben aber umso mehr unbemerkt, je weniger sie sich von der Variabilität der rezenten Art abheben".

Hij stelt verder, dat phylogenetisch oude en jongere kenmerken door elkaar kunnen voorkomen. Daarom zijn de ativistische vormen van *E.helleborine* sterk van elkaar verschillend en niet in een phylogenetische volgorde in te passen. Atavismen duren normaal maar één seizoen, daarom introduceert Reineke het begrip "gestabiliseerd atavisme", want de geobserveerde planten konden zich voortplanten.

Duidelijk is, dat het laatste woord over de ontwikkelingsgang van *E.helleborine* nog niet gezegd is.

3.2 *Epipactis helleborine* var. *neerlandica*

Deze vorm werd door Vermeulen (1949) als variëteit van *E.helleborine* beschreven. Een uitvoerige beschrijving verscheen in de Flora Neerlandica deel 1, afl.5 (1958). Door Buttler (1986) werd ze zonder verdere uitleg verheven tot ondersoort.

De kenmerken, zoals gegeven door Vermeulen (l.c.) zijn: een plant met korte, stevige, dicht opeen geplaatste bladeren. De tros is kort tot vrij lang, dichtbloemig met een dichtbehaarde as en vrij korte bracteeën. De bloemen hebben paars gekleurde petalen en weinig of niet gerimpelde knobbels op het vaak paars aangelopen epichiel. Het vruchtbeginsel is soms vrij dicht behaard. Volgens Vermeulen zijn ook de bladrandpapillen van *E.helleborine* var. *neerlandica* anders: ze zijn "als gelijkbenige driehoeken met de toppen naar buiten", dit in tegenstelling tot de gewone wespenorchis waarbij de papillen ongelijkbenige driehoeken met de toppen naar de bladtop toe. Kapteyn den Boumeester (1989) onderzocht bladeren van beide soorten en kwam tot de conclusie, dat er inderdaad verschillen zijn, maar minder duidelijk en minder absoluut dan werd verwacht.

Een laatste kenmerk is, dat de wortels meestal in etages uit de wortelstok ontspringen, een kenmerk dat bezwaarlijk in de werkelijkheid getoetst kan worden. R.Sienaert (mond.med.) constateerde, dat dit bij enkele onderzochte planten van een Belgische populatie niet altijd het geval was.

Als standplaats noemt Vermeulen matig droge duinvalleien waar *E.helleborine* var. *neerlandica* vooral tussen Kruipwilg (*Salix repens*) voorkomt, bijna steeds verspreid groeiend. Ook komt ze voor in loofbossen en vooral dennenbossen, waar ze dan massaal voorkomt. Kapteyn den Boumeester (l.c.) ging in zijn artikel na, welke kenmerken bruikbaar zijn om *E.helleborine* var. *neerlandica* te onderscheiden. Bij planten uit kruipwilgvegetaties bleek, dat ze verschillen doordat:

1. de bladeren dichter opeengeplaatst en steviger zijn;
2. de bladeren schuin omhoog gericht zijn, vaak stengelomvattend en in zekere mate gootvormig;
3. de bladeren andere bladrandpapillen bezitten;
4. de planten een tros met meestal dicht opeengeplaatste bloemen hebben.

Hij concludeerde, dat in de kruipwilgvegetaties inderdaad de typische var. *neerlandica* voorkomt, maar dat in sommige bosgebieden in de duinen zowel de typische var. *neerlandica* als ook nauwelijks van *E.helleborine* te onderscheiden planten voorkomen.

Dit stemt overeen met onze eigen observaties: vooral in de bossen en aan de randen daarvan vindt men glijdende overgangen tussen "neerlandica" en "helleborine". De kenmerken van beide soorten kunnen door elkaar heen voorkomen. Zo zagen wij planten met typische neerlandica-bladeren maar met een heel losse bloeiaar en omgekeerd.

De bloemen van var. *neerlandica* die wij zagen, verschilden niet noemenswaardig van die van *E.helleborine*, ook de opbouw van het zuiltje was gelijk. Wel vonden wij bij sommige planten een lossere stuifmeel-structuur (foto 11). Dit kan duiden op een autogame tendens (het stuifmeel hecht niet als geheel aan het rostellum en kan dus niet door een insekt verwijderd worden), maar we beschikken over te weinig gegevens om hieruit conclusies te kunnen trekken.

Samenvattend kunnen we stellen, dat we het geheel eens zijn met Kapteyn den Boumeester als hij stelt, dat "de verheffing tot subspecies op zijn minst als prematuur moet worden gekenmerkt" (1989, p.100).

Vooraf nader onderzoek van de gewone *E.helleborine* in het duingebied is noodzakelijk om tot nadere uitspraken omtrent de status van *E.helleborine* var. *neerlandica* te kunnen komen.

E.helleborine ssp. *neerlandica* werd tot nu toe in het Nederlandse en ook in het Belgische duingebied waargenomen (Coulon, 1989,p.71).

3.3 *Epipactis purpurata* - Paarse wespenorchis

Slaat men de literatuur erop na, dan blijkt deze soort eerder onder vele andere namen bekend te zijn geweest. Daaruit blijkt, dat men lange tijd onzeker was over de taxonomische en nomenclatorische positie van deze soort (Nieschalk, 1970). Toch betreft het hier een soort die zowel morfologisch als oecologisch duidelijk verschilt van de andere soorten en die vooral ten opzichte van *E.helleborine*, waartoe ze vaak gerekend werd, duidelijk afgegrensd is.

E.purpurata is de laatstbloeiende van alle *Epipactis*-soorten, met een bloeitijd van ongeveer eind augustus tot half september. De planten kunnen 30-70 cm hoog worden, hebben een dikke, vlezige, in het bovenste deel viltig behaarde stengel. De bladeren zijn klein tot middelgroot, vaak stijf rechtopstaand maar ook wel slap hangend. De bloeiaar is lang (tot 30 cm), dicht- en veelbloemig. De bracteeën zijn langer dan de bloemen. Perianth en lip lijken qua vorm en maatverhoudingen op *E.helleborine*, maar bezitten een bij deze laatste niet voorkomende wit-groenachtige, zijdeachtig glanzende kleur. De lip is wit tot roze, met roze, weinig geprononceerde bultjes. Typerend voor de soort is de violette kleur van bladeren en stengel, die vooral bij beginnende groei zeer karakteristiek is. Ook ziet men vaak bij

E.purpurata groepsvorming: men kan groepen planten van 1 à 2 dozijn tegenkomen (Bayer, 1981), dit in tegenstelling tot *E.helleborine*, die meestal alleen staat. Ook komen bij *E.purpurata* geen niet-bloeiende spruiten voor, terwijl dit bij *E.helleborine* veelvuldig het geval is.

E.purpurata heeft, net als *E.leptochila*, behoefte aan voldoende luchtvochtigheid en groeit daarom in de schaduw en diepe schaduw. Men kan haar vinden in beuken-, gemengde en ook dennenbossen. Vaak is ze de enige orchidee, die in de diepe schaduw op kruidvrije, met bladeren bedekte plaatsen te vinden is. Tegen deze donkere achtergrond valt de wit-groenachtige bloeiaar des te sterker op.

Qua chemische samenstelling van de bodem is nog onduidelijk wat de eisen van *E.purpurata* zijn. Volgens Soó is de soort basifiel, terwijl ze volgens Nieschalk alleen op ontkalkte bodem boven kalkhoudende ondergrond voorkomt (Bayer, l.c.).

Gezien het feit dat *E.purpurata* nauw verwant is aan *E.helleborine* (ook al is ze qua habitus en standplaats daarvan duidelijk te onderscheiden) mag verwacht worden, dat het bestuivingsspectrum gelijk is (Wiefelspütz, 1970). Uit zijn onderzoeken, aangevuld met dat van Müller (1988) bleek, dat *E.purpurata* inderdaad een typische wespbloem is en net als *E.helleborine* een allogame soort. Müller vond ook, dat *E.helleborine* vooral door langkopwespen (*Dolichovespula* sp.) bestoven wordt, een wespsoort die zijn grootste sterkte in juli (in Baden-Württemberg de hoofdbloeitijd van *E.helleborine*) bereikt.

E.purpurata daarentegen wordt door een wesp van het geslacht *Paravespula* bestoven, die pas in oktober (*Paravespula germanica*) of november (*Paravespula vulgaris*) uitsterven. Wel is het gedrag van de wespen bij *E.purpurata* anders dan bij *E.helleborine*. Wiefelspütz (1970) constateerde, dat bij *E.helleborine* vooral xenogamie (vreemdbestuiving) voorkomt; de wespen wisselen na een bloembezoek van plant. Bij *E.purpurata* echter kunnen zij in de rijkbloemige bloeiaar van bloem tot bloem klimmen, waardoor meer geitonogamie (buurbestuiving) plaatsvindt.

Zo wordt ook aan de hand van de bestuivers de eigen positie van *E.purpurata* bevestigd, ook al is de opbouw van het zuiltje identiek met die van *E.helleborine* (foto 3,8,13,19; fig. 4).

E.purpurata komt niet voor in Nederland, en is zeer zeldzaam in België en Luxemburg.

3.4 *Epipactis atrorubens* - Bruinrode wesporchis

Deze soort vormt middelgrote planten (30-60 cm) met een groen-roodachtige, vooral bovenaan dichtbehaarde stengel. De bladeren zijn variabel in grootte en vorm, maar zijn gekenmerkt door een lange punt; ze zijn vrij stijf, staan kort op elkaar en staan vaak in twee rijen. Een goed kenmerk in niet-bloeiende toestand is de paarsige kleur van de bladeren, vooral op de onderzijde en de nerven. Het onderste blad is **altijd** aan de onderkant paars gekleurd. De afstand tussen het bovenste blad en de bloemtros is meestal groot. De tros is losbloemig en eenzijdig,

met roodpaarse bloemen. Het behaarde bloemsteeltje gaat plotseling over in het eveneens behaarde vruchtbeginsel.

Het hypochiel is paarsrood, de opening naar het hypochiel toe is ruim en het hypochiel zelf is breed en hartvormig. Het heeft twee uitgesproken, gekroesde calli die de insekten een goed houvast bieden. Dit is een typisch kenmerk van een allogame bloem: de lip is groot genoeg om als landingsplaats te dienen, óf er wordt de insekten voldoende houvast geboden in de vorm van calli. Verderop zullen we zien dat door de stand van de bloemen, het al of niet geopend zijn van de bloemen en het al of niet voorkomen van duidelijke calli insektenbezoek bemoeilijkt wordt.

Zoals al aangegeven, is *E.atrorubens* wel op vreemdbestuiving ingesteld. Ze bezit een duidelijk rostellum. De anthere is korter dan die van *E.helleborine* en buigt ietwat voorover (fig. 5; foto 14). Er is een duidelijk gevormd clinandrium aanwezig. De langgerekte peervormige polliniën (foto 4,20) hebben een vaste structuur en kunnen goed in hun geheel verwijderd worden. In tegenstelling tot *E.helleborine* is het stempelslijm van *E.atrorubens* veel sterker dan dat van het rostellum, zodat we hier meestal gehele polliniën op de stempel zien kleven.

De soort wordt vooral door hommels en bijen bezocht, maar zoals eerder gezegd, dringen de hommels meestal niet zó ver in de bloem dat ze met het rostellum in aanraking komen en ze spelen dus bij de bestuiving geen rol. De wespen worden volgens Wiefelspütz (1970) op twee manieren aangelokt: allereerst bezit *E.atrorubens* een sterke vanillegeur die de insekten van verre aantrekt. Komen ze in de buurt van de bloem, dan zorgt het ultraviolet in het rood van de bloem ervoor, dat ze als door een geleidestraal naar de bloem gevoerd worden. De vanillegeur is zeer sterk. Zo beschrijft Müller (1988, p.780) dat een hommel, die zij 15 minuten samen met een bloeiaar van *E.atrorubens* in een busje had opgesloten, stierf.

Robatsch (1983, p.26) benadrukt ook het allogame karakter van *E.atrorubens*: "Kleur, kleurcontrastwerking, veelbloemigheid, contourenrijkdom, geurontwikkeling, groepsvorming en populatiegrootte vormen in onderlinge samenwerking een uitstekende allogame inrichting". Hij heeft in zijn artikel ook vooral gewezen op de manieren waarop de planten de aandacht van de insekten trekken. De sterke, viltige beharing van *E.atrorubens* blijkt functioneel te zijn, vooral als men de standplaatsen van deze soort bekijkt. Ze groeit graag in de lichte schaduw van bosjes en valt door de contrasterende werking tegen een donkere achtergrond beter op. *E.atrorubens* komt ook voor op zonnige, droge krijthellinggraslanden (en is net als *E.muelleri* een thermofiele plant), onder struweel en bosranden (Vermeulen, 1958).

In tegenstelling tot België en Luxemburg, waar ze veel meer voorkomt, is ze in Nederland zeer zeldzaam. Dit is ook altijd zo geweest: opgaven van standplaatsen betreffen meestal de St.Pietersberg. Zelf vonden wij de soort na een aantal jaren van afwezigheid weer terug op een kalkgraslandhelling in Limburg (artikel in

voorbereiding), maar helaas betreft het hier een kleine, bedreigde populatie die een kwijnend bestaan lijdt.

3.5 *Epipactis palustris* - Moeraswespenorchis

De planten zijn 20-65 cm hoog, hebben lange, toegespitste bladeren met duidelijke nerven. Vooral de onderste bladeren staan dicht op elkaar. De bovenste bladeren zijn meer rechtopstaand en lancetvormig. De bloeiaar is losbloemig met in niet-bloeiende toestand een geknikte top. De bloemen hangen naar beneden. Ook in uitgebloeide toestand zijn de planten aan de bladstand en de lange, bijna verticaal hangende vruchten, goed te herkennen.

Doordat de plant zich meestal vermeerdert door middel van uitlopers waaraan nieuwe spruiten ontstaan, is het een typische kolonievormer.

Typerend voor deze soort is het epichiel, dat ten opzichte van het hypochiel bewegen kan. Het epichiel is wit, met aan de voet twee gele plooiën. Volgens Müller (1988) "worden door kleur en oppervlaktestructuur van het gele patroon op het epichiel, extra pollen geïmiteerd" (foto 22). Ook het hypochiel is op insektenbezoek ingericht: het is schuitvormig, van binnen dooiergeel met aan weerszijden een witte, opstaande zijlob met 5 à 6 paarse aderen. De oranjegele middenstreep is de plaats waar de nectar afgescheiden wordt.

Het vlak uitgespreide epichiel vormt een uitstekende landingsplaats voor de insekten. De beweeglijkheid hiervan was voor Darwin aanleiding tot zijn springplank-hypothese. Deze luidt als volgt: een kleine bloembezoeker landt op het epichiel, dat onder zijn gewicht iets doorzakt. Als het insekt de bloem binnendringt op zoek naar nectar, veert het epichiel weer terug naar boven. Daardoor wordt het insekt tegen het rostellum gedrukt, waardoor de polliniën op het hoofd worden vastgeplakt. Darwin zelf concludeerde dat deze theorie niet op alle insekten van toepassing was door de vaststelling dat bijen (die hij als hoofdbestuiers van *E.palustris* zag) te groot en te zwaar waren voor het hiervoor genoemde mechanisme. Maar toch heeft deze theorie de gedachtengangen heel lang bepaald, al werd ze natuurlijk wel aangepast. Volgens Wiefelspütz (1970) wil het epichiel in zijn oorspronkelijke positie terugkeren en prikkelt daardoor de buikharen van het insekt, dat daarop naar boven wil vliegen en tegen het rostellum stoot. Hij geeft echter ook aan, dat alleen al de ruimtelijke verhoudingen in het binnenste van de bloem de polliniënopname door insekten verklaren kunnen. Aan de hand van gedetailleerde studies kwam Nilsson (1978) tot de conclusie, dat de wesp *Eumenes pedunculatus* hoofdbestuiwer van *E.palustris* was, aangezien de maten van deze wesp exact overeenkwamen met de ruimtelijke verhoudingen in de bloem. Ook hij zag het epichiel in functie van de bestuiving, namelijk als wip die het insekt in contact met rostellum en stempel brengt. In vele studies werden honingbijen (*Apis mellifera*) gezien als hoofdbestuiers van *E.palustris*. Müller (1988) constateerde, dat ze weliswaar de veelvuldigste bezoekers waren, maar dat ze sterk genoeg waren om

de polliniën van het hoofd te verwijderen. Ze gebruikten het stuifmeel als voedselbron en deponeerden het in korfjes aan de poten. Verder maakten filmopnamen duidelijk, dat bezoekende insecten door het omhoogklappende epichiel, als zij in de juiste positie zitten, "omhooggeschoten" kunnen worden naar de volgende bloem. Hoofdbestuiers waren volgens Müller de "Furchenbienen" (*Halictidea*). Ze zijn goede bestuiers, omdat ze bloemvast zijn (ze vliegen uitsluitend op één soort bloemen) en omdat ze niet alleen voor zichzelf, maar ook voor hun broed, grote hoeveelheden nectar én pollen nodig hebben. Eindconclusie van Müller is, dat *E.palustris* (in tegenstelling tot wat eerdere studies beweren) **niet** extreem gespecialiseerd is qua bestuivingspectrum.

Dit is ook de conclusie van Verschuieren, die gedurende een drietal jaren een Moeraswespenorchispopulatie te Bakkersdam bestudeerde: "*E.palustris* lokt een groot aantal en tevens een grote verscheidenheid aan insecten aan" (Verschuieren, 1984, 1 p.292). Een andere interessante constatering is, dat het voorkomen van vele honingbijen (bijv. doordat een imker zijn korven in de buurt heeft staan) het globale beeld van de insecten die als bestuiers fungeren, vervalst. Door hun wild en agressief karakter schrikken ze vele andere insecten af.

E.palustris is een soort die bij uitblijvend insectenbezoek in staat is tot autogamie. Dit is door twee aanpassingen mogelijk: allereerst zijn de polliniën veel losser van structuur. De anthere is ook meer naar voren geschoven en steekt iets over de stempel heen (foto 21, fig. 6). Door middel van deze twee aanpassingen is het mogelijk dat gedeelten van de polliniën op de stempel vallen. Müller (1988) vormde twee groepen planten, om het aandeel van de facultatieve autogamie te onderzoeken. Bij een eerste groep werden de planten met behulp van netten beschermd tegen insectenbezoek. De tweede groep werd ook tegen mechanische invloeden beschermd door middel van plexiglazen kokers. Bij groep 1 werd een autogamie-aandeel van 23,32% berekend. Bij de groep die ook bewegingsvrij gehouden werd, was het autogamie-aandeel slechts 7.97%. Hieruit blijkt duidelijk, welke invloed wind en regen op de bestuiving kunnen hebben.

E.palustris is in Nederland een kensoort van het Knopbies-verbond (*Caricion davalliana*) (Den Held, 1985, p.69). Zij komt vrij algemeen voor in het westen van Nederland, maar is overigens zeldzaam tot zeer zeldzaam. Leten (1989) ging van een aantal orchideeën de verspreiding in verleden en heden na. *E.palustris* vertoonde een grote teruggang, vooral te wijten aan veranderd landgebruik. "Mogelijk vanwege haar morfologie (vrij stevige wortelstokgeofiet) kon de soort zich echter op een aantal oude groeiplaatsen beter handhaven dan andere soorten met een verwante oecologie. Daarnaast blijkt zij ook goed in staat om nieuw ontstane, geschikte milieus te koloniseren" (Leten, 1989,p.139).

3.6 *Epipactis microphylla*

Deze orchidee wordt gemakkelijk over het hoofd gezien omdat ze klein en onaanzienlijk is, daarenboven ook nog in vrij donkere (beuken)bossen groeit, en nauwelijq contrasteert met haar omgeving. Daar komt bij, dat de populaties (zeker in de Benelux) klein zijn, zowel qua oppervlakte als qua aantal planten.

De plant is 20-40 cm hoog, heeft een vooral bovenaan grauw en viltachtig behaarde stengel met kleine lancetvormige bladeren, die vooral bij het uitkomen van de plant sterk violet gekleurd kunnen zijn. De bloemtros is armbloemig en heeft kleine, onopvallende, bleek groenachtig violette bloemen die niet ver geopend zijn. Het epichiel is wit tot bleekroze met karakteristieke, uitgesproken calli.

Met *E. palustris* waren we al bij de planten met facultatieve autogamie beland. *E. microphylla* hoort hier qua bloembouw ook toe, maar kan qua functioneren meer tot de strikt autogame soorten gerekend worden. Het hypochiel bevat nectar en er is een rostellum aanwezig. Het stuifmeel is zeer los van structuur (foto 1,7). Type-rend is de afvallende bovenste stempelrand en de naar voren geschoven anthere (foto 24, fig. 9).

Wiefelspütz (1970) onderscheidt in navolging van andere auteurs een klein- en een grootbloemige vorm. Bij de kleinbloemige vormen zien we alleen autogamie. Hierbij is de anthere boven een ietwat gereduceerd clinandrium al in de knop geopend. De losse, brokkelige polliniën komen zo in contact met de stempelrand waardoor groei van de pollenbuizen ontstaat. De vrucht is dan ook al gezwollen, terwijl de bloem maar zeer licht geopend is. Het rostellum is al in de knop verschrompeld. Bij de grootbloemige vormen openen de bloemen zich verder, is de consistentie van de polliniën beter en blijft het rostellum langer behouden. Bestuiving door insecten is hierbij mogelijk, maar nog nooit geconstateerd. Nieschalk (1970) bestrijdt het voorkomen van deze twee vormen. Volgens hem is autogamie, ook bij zeer krachtige planten, regel. De zeer vroege, bij alle vruchtbeginsels plaatsvindende opzwellinq duidt hier al op.

Wij hebben reeds eerder gewezen op de allogame respectievelijk autogame kenmerken zoals beschreven door Robatsch. Hij stelt, dat in het algemeen bij autogame bloemen de rode kleuren in de bloemen door groengele kleuren afgewisseld worden, dat de calli gladder en minder uitgebreid worden, het hypochiel door zwakke nectarproductie mat of matglanzend wordt, dat de bloemen gaan hangen en zich bijna niet openen of helemaal gesloten blijven (Robatsch, 1983, p.27).

Bekijken we aan de hand van deze kenmerken *E. microphylla*, dan blijkt zij een mengeling van allogame en autogame kenmerken te bezitten.

Als allogame kenmerken kunnen wij noemen: de plant bezit een rostellum, produceert geurstoffen (anjergeur), er is nectarafscheiding in het hypochiel, er zijn duidelijke calli aanwezig en de plant is dicht grauw-viltig behaard (wat zoals we zagen kan dienen als contourversterking). Alle genoemde kenmerken kunnen dienen om insecten aan te lokken.

De autogame kenmerken zijn: ofschoon er een rostellum aanwezig is, bezit dit maar weinig kleefkracht en kunnen de polliniën hiermee niet verwijderd worden. De polliniën zelf zijn zeer los en brokkelig; de anthere is iets gesteeld en naar voren geschoven, de bovenrand van de stempel is afhankelijk (waardoor brokstukken van de polliniën langs het rostellum door op de stempel kunnen vallen). Typerend is ook de vaker voorkomende scheefstaande anthere, waardoor zelfs in de knop de inhoud van een pollenvak van de anthere langs het rostellum door op de stempel gedeponereerd kan worden. Ofschoon er dus een aantal allogame kenmerken aanwezig is, is de bouw van het zuiltje zodanig, dat autogamie bijna onvermijdelijk is.

E.microphylla is zeer zeldzaam in België en Luxemburg, in Nederland ontbreekt de soort geheel.

In 1958 werd *E.microphylla* bij een revisie van het herbarium van de Nationale Plantentuin door Young (1958, p.123) gevonden. Het duurde echter tot 1981 voordat de soort daadwerkelijk in België werd teruggevonden (Clabeck, 1981). In 1986 werd ook nog een tweede vindplaats ontdekt (Bailly, 1986).

3.7 *Epipactis muelleri* - Geelgroene wespenorchis

Al in 1868 werd door Hermann Müller onderkend en beschreven, dat de soort, door hem *E.viridiflora* genoemd, in habitus en bestuivingswijze (autogamie) duidelijk afweek van *E.helleborine*. In 1921 werd deze soort door Godfery ter ere van zijn ontdekker *E.muelleri* genoemd.

Lange tijd is de status van dit taxon (was het slechts een variëteit of een echte soort?) onzeker geweest en ook nu nog wordt in de flora's alleen gewezen op het autogame karakter van de bloem, terwijl de plant ook aan zijn habitus duidelijk te herkennen is. "*E.muelleri* ist nach unseren Beobachtungen ein weitgehend konstanter Typ" (Nieschalk, 1970, p.31).

Ook Bayer (1981, p.229) stelt: "Wer die in ihren Merkmalen sehr konstante Pflanze an einigen ihrer zahllosen Wuchsorte in unserem Land einmal aufgesucht und eingehend betrachtet hat, muß ihr stattdessen das Attribut "unverkennbar" zuwilligen".

E.muelleri is een slanke plant, 20-80 cm hoog, met een geelgroene, vaak heen en weer gebogen stengel, die vooral bovenaan viltig behaard is. Typerend is de habitus met de lancetvormige, verspreide, stijve, aan de rand gegolfde, sikkelvormige, afstaande bladeren en de losse, eenzijdige bloemtros met de vrij kleine, hangende bloemen. De bladeren tenderen vaker naar tegenoverstaande bladstand. Ook de bloemen zijn zeer typerend en sterk verschillend van die van andere *Epipactis*-soorten. Ze zijn groenachtig geel, van binnen witachtig en klokvormig.

Het hypochiel is van binnen purperkleurig, meestal glimmend door de nectar. Een vast kenmerk van deze soort is de brede opening tussen hypochiel en epichiel.

Het epichiel is even breed als lang of iets breder, driehoekig of hartvormig, roze tot groenachtig wit met zwakke, gladde calli.

In tegenstelling tot wat elders gesteld wordt: "... schijnt het ons toe dat te veel waarde toegekend wordt aan het bestuivingssyndroom in de *helleborine*-groep" (Heukels, v.d.Meyden e.a., 1983, p.548) is het dus heel goed mogelijk *E.muelleri* te determineren, zelfs zonder dat men het zuiltje hierin betreft.

Het zuiltje van deze autogame soort verschilt van dat van de andere soorten. Allereerst ontbreekt het rostellum, waardoor de polliniën niet aan een bloembezoeker bevestigd kunnen worden. Ook is hiermee de barrière tussen anthere en stempel verdwenen. Hier komt nog bij, dat het clinandrium tot een smalle richel achter de bovenste stempelrand gereduceerd is. Zodoende staat de typische anthere met de naar voren gebogen, stompe top (foto 16) in zijn geheel boven de stempel, waarvan het onderste deel half rond naar voren staat. De polliniën zijn loskorrelig (fig. 8). Bestuiving vindt reeds in de gesloten bloem plaats, doordat de polliniën hetzij in hun geheel (wat meestal voorkomt), hetzij in stukjes (foto 23) vanuit de anthere op de stempel zakken. Daar blijven ze meestal nog een tijdje zitten en zijn dan te zien als twee hoortjes op de stempel (foto 10). Ofschoon *E.muelleri* nectar biedt, constateerde Müller (1988, p.795) dat wespen in deze soort totaal niet geïnteresseerd zijn.

E.muelleri is aan kalk gebonden. Ze is net als *E.atrorubens* een thermofiele plant (warmte- en droogteminnend). Beide kunnen dan ook vrij vaak samen aangetroffen worden. Inderdaad werd op hetzelfde kalkgrasland waar wij in 1990 *E.atrorubens* vonden (artikel in voorbereiding) in 1989 een mooie populatie van *E.muelleri* aangetroffen. Het feit dat twee voor Nederland zeer zeldzame soorten op één terreintje aan te treffen zijn, geeft wel de waarde hiervan aan.

E.muelleri groeit op een verscheidenheid van bodemsoorten: zowel op droge, stenige als op losse, poreuze of lemige bodem komt ze voor. Qua standplaats verkiest ze zoom- en mantelvegetaties (vaak tussen *Brachipodium pinnatum*), lichte plekken en wegranden in het bos; lichte, droge dennenbossen en bossige kalkgraslanden.

Zoals gezegd is *E.muelleri* in Nederland een zeer zeldzame soort. In 1945 werd bij Wylré één exemplaar aangetroffen, daarna in 1957 één exemplaar in het Savelsbos. Vanaf 1971 bevond zich een populatie bij Eys (Bouwhuis, 1977), maar deze is hier al minstens drie jaar door ons niet meer aangetroffen, zodat de enige thans bekende groeiplaats zich in de gemeente Wylré bevindt.

Ook in België is de soort zeer zeldzaam. In 1980 werden door Delarge (1980) twee groeiplaatsen in het Maasdistrict beschreven. In Luxemburg is de soort algemener (van Rompaey en Delvosalle, 1979).

3.8 *Epipactis leptochila* - Smallippige wespenorchis

Deze soort bezit een karakteristieke habitus. De plant is 30-70 cm hoog, heeft eivormig-elliptische, weke, slappe, aan het eind hangende, helgroene bladeren. Typisch zijn vooral de zeer grote, hangende bladeren. De bovenste bladeren lijken op bracteeën. De bloeiaar is los tot matig dichtbloemig en heeft grote bloemen, waarvan de sepalen en petalen vaak lang en toegespitst zijn. De bloemen kunnen ver geopend zijn of klokvormig gesloten. Ze hangen meestal, zodat ze qua beeld op *E.muelleri* lijken.

Het hypochiel is van binnen bruinrood. Tussen hypochiel en epichiel bevindt zich een zeer smalle opening. Het epichiel is lang, spits, meestal recht naar voren gestrekt, wit met een zwak groen of roze middenveld, zonder of met kleine, gladde bultjes. De anthere is gesteeld en steekt daardoor boven de stempel uit (foto 25, fig. 9). Doordat de anthere gesteeld is, ontstaat de voor de soort zeer typische opening tussen zultje en anthere. De stempel staat schuin naar achteren. Een rostellum is in knop nog wel aanwezig maar verdwijnt door verdrogen zeer snel. Vaak is dan nog een kleine bruine vlek te zien. Ook zijn bloemen aan te treffen met een hangende bovenste stempelrand. In het midden van die stempelrand is dan een verhoging te zien waarop in het midden het rostellum zit. Maar in beide gevallen is het rostellum onwerkzaam.

De polliniën zijn los en brokkelig van structuur. Door het niet functioneren van het rostellum en door de lage stempelrand kunnen ze ongehinderd in contact komen met het stempelslijm, waarna groei van de pollenbuizen volgt (foto 5,6,15). Volgens Schlechter (1928) kan het stempelslijm bij bloemen zonder rostellum door opzwellen over de stempelrand komen en zo met de polliniën in verbinding treden.

Ook hier hebben we weer te maken met een autogame bloem met allogame kenmerken. Zo zorgen de lange bracteeën voor een opvallende contourversterking. Ook de aanwezigheid van nectar in het hypochiel en het voorkomen van een (onwerkzaam) rostellum zijn allogame kenmerken. Over het aanwezig zijn van allogame kenmerken bij een autogame bloem zegt Robatsch (1983, p.27): "Die Konservierung von ansprechender Blütenaktivität bei eindeutiger autogamer Einrichtung läßt wohl folgern, daß immer zuerst die inneren Blütenorgane durch Ablast oder Umformung die Autogamie auslösen und erst in der weiteren Entwicklung auch der äußere Blütenbereich verkümmert".

E.leptochila is een soort die een hoge, gelijkblijvende luchtvochtigheid nodig heeft. Ze staat op donkere plekken, in beuken-, eiken-haagbeuken- en gemengde bossen met een dikke laag bladeren op de grond. De soort is ook sterk aan kalk gebonden en stelt in tegenstelling tot *E.helleborine* zeer hoge eisen aan bodem en standplaats. Bayer (1981, p.242) stelt, dat iedere *Epipactis*-soort een specifieke bundel van standplaatsfactoren heeft, bestaande uit een klimatologische, bodem-

chemische en bodemmechanische component. Iedere component heeft bij de verschillende soorten een verschillende bandbreedte, die door de planten getoleerd wordt.

De soort komt niet in Nederland voor. Ze werd in België in 1986 voor het eerst door Bailly en Toussaint op twee plaatsen gevonden (Coulon, 1986, p.31). In Luxemburg is de soort ook heel zeldzaam.

3.9 *Epipactis phyllanthes*

Dit taxon werd vroeger onder verschillende namen beschreven (*E.cambrensis*, *E.pendula*, *E.vectensis*).

In 1952 werd door de Britse *Epipactis*-specialist Young (1952) aangetoond, dat het hier soorten betrof die niet significant van elkaar verschilden. Daarom werden ze samengebracht onder de naam *E.phyllanthes*.

De soort wordt 20-45 cm hoog, is niet of nauwelijks behaard en heeft 4 à 5 eivormige, lange, toegespitste bladeren. De onderste bracteeën zijn iets langer dan de bloemen, die zich in het geheel niet openen en opvallen door hun hangende stand. Ook typerend is het in verhouding tot de bloemen zeer lange vruchtbeginsel dat al heel vroeg opzwellt (foto 17).

Het perianth is geheel bleekgroen, soms ietwat roze. De lip varieert sterk: bij sommige planten is er een duidelijk hypochiel en epichiel te onderscheiden, waarbij het laatste twee kleine, weinig geprononceerde bultjes bezit. Bij andere exemplaren is er bijna geen sprake van een scheiding tussen het, tot een kleine driehoekige punt gereduceerde, epichiel en het hypochiel. Voor tekeningen van de verschillende lipvormen verwijzen we naar Young (1952, p.263) of Buttler (1986, p.28). Het zuiltje heeft geen rostellum, de anthere is duidelijk gesteeld, zodat er nog duidelijker dan bij *E.leptochila* een gat is tussen de achterkant van het zuiltje en de anthere (fig. 10). De stempel is extreem teruggebogen (foto 26,18), de polliniën zijn los en brokkelig. Heel kenmerkend is, dat het perianth groen blijft, ook nadat de bloem bevrucht is.

De soort komt slechts op twee plaatsen in de Benelux voor, beide in de omgeving van Brussel. Ze staat, vaak in begeleiding van Klimop (*Hedera helix*), op kalkrijke zandgronden, die zwaar overschaduwd worden door beuken.

E.phyllanthes is een obli-gaat autogame soort, omdat een rostellum geheel ontbreekt. De bloemen zijn cleistogaam. Robatsch (1983, p.28) stelt: "In letzter Konsequenz führt Autogamie zur Kleistogamie".

Door de volledige zaadvorming wordt de plant in staat gesteld ook extreme biotopen te bewonen. Op één van de standplaatsen is dat wel heel duidelijk: de planten staan vlak naast een drukke weg als enige planten tussen beukebladeren.

Op grond van haar verspreiding is *E.phyllanthes* een atlantisch type. Misschien dat

de toevoer van stroomstof in de winter gunstig werkt bij deze soort: op deze groeiplaats stonden in 1989 meer dan 70 exemplaren.

Wij stelden reeds eerder, dat obligate autogamie pas mogelijk is als er vorm- of functieveranderingen van stempel, anthere, clinandrium, rostellum of polliniën hebben plaatsgevonden. Robatsch (l.c., p.29): "Der Autogamiestatus wird durch verschiedene Umformungen erreicht, die aber fast nie einzeln, sondern immer syndromatisch auftreten".

Inderdaad zien we een aantal kenmerken samen optreden: de aantrekkingskracht voor insecten is gering: de plant staat donker, is weinig behaard, heeft geen opvallend gekleurde bloemen die bovendien gesloten zijn. Ook een af en toe voorkomende min of meer geopende bloem is nauwelijks toegankelijk voor insecten: de ingang is heel nauw, de bloem hangt en de lip bevat geen uitgesproken calli die het insect houvast kunnen bieden. Het zuiltje heeft geen rostellum en de structuur van de polliniën is zeer los. Duidelijk is hier, dat functieverandering ook vormverandering met zich meebrengt.

Men kan zich afvragen, hoe de polliniën in een bijna loodrecht naar beneden hangende bloem op de stempel terecht kunnen komen. Summerhayes (1951, p.57) vermoedde dat bij deze soort apomixis (ongeslachtelijke voortplanting) voorkomt. Hierbij worden in het vruchtbeginsel zaden gevormd, zonder dat bevruchting door de mannelijke gameten plaatsvindt. Dit mechanisme is o.a. bij *Nigritella widderi* geconstateerd en stelt de plant in staat, extreme standplaatsen waar bestuivers ontbreken, toch te koloniseren.

Young (1962) beschrijft, dat *E.phyllanthes* geen zaad zette als de pollinia verwijderd werden, voordat hun membraan brak. Als ze pas verwijderd werden als de polliniën bros geworden waren, was het niet mogelijk alle pollenresten te verwijderen en ontstonden er toch zaden in het vruchtbeginsel. Dit experiment bewees, dat er bij *E.phyllanthes* wel degelijk geslachtelijke voortplanting plaatsvond en geen apomixis. Het bleek, dat de pollen in het clinandrium ontkiemden op de bovenste rand van de stempel, waarna de pollenbuizen naar de stempel en het vruchtbeginsel toe groeiden (foto 9). Wiefelspütz (1970, p.67) beschrijft de bestuiving van *E.confusa*, een sterk aan *E.phyllanthes* verwante soort met eveneens hangende bloemen: de polliniën, die bij de anthese in het clinandrium liggen, komen door opzwellen naar boven en in contact met de stempel. Voorwaarde is hierbij wel, dat het viscine, dat de polliniëntetraden (de pollenkorrels zitten steeds in een pakketje van 4) samenhoudt, niet geheel oplost, anders zouden de poederachtige polliniën naar beneden vallen zonder met de stempel in aanraking te komen. Robatsch (1983) beschrijft een autogame soort uit Denemarken, waarbij het stempelslijm over de stempelrand heen de polliniën bereikt. Door deze processen blijkt het toch mogelijk te zijn, dat een hangende bloem zichzelf bestuift.

4 Besluit

In het voorafgaande hebben wij geprobeerd aan de hand van de bloembioologische kenmerken te komen tot een onderverdeling van het geslacht *Epipactis* in de Benelux. Duidelijk is geworden dat het allogame resp. autogame karakter van de bloem vooral bepaald wordt door de opbouw van het zuiltje. Wij zijn het geheel eens met Robatsch als deze stelt, dat met name het rostellum hierbij een cruciale rol speelt. Maar wij hopen ook duidelijk gemaakt te hebben, dat er inderdaad sprake is van een syndromatisch optreden en veranderen van kenmerken. Het is dus niet zo dat alleen de structuur van het zuiltje bepalend is voor het behoren tot een bepaalde soort.

Duidelijk is ook, dat *Epipactis* een geslacht is dat volop in beweging is, ook al is men het over de richting van die beweging nog niet eens.

Wij hopen, dat deze beschrijvingen een aanzet kunnen geven voor verdere studie van dit boeiende geslacht en houden ons voor verdere waarnemingen en aanvullingen ten zeerste aanbevelen.

5 Literatuur

- Bailly, L.: *Epipactis microphylla* dans le bassin de l'Ourthe (Province de Liège, Belgique). *Natura mosana*, 40 (4): p.93-94; 1987.
- Baumann, H. & S. Künkele: *Die wildwachsenden Orchideen Europas*. Stuttgart 1982.
- Baumann, H. & S. Künkele: *Die Orchideen Europas*. Stuttgart 1988.
- Bayer, M.: Die Gattung *Epipactis* Zinn in Baden-Württemberg. *Mitt.Bl.Arb.Kr. Heim.Orchid.Baden-Württ.* 12 (4): p. 219-268; 1980.
- Bouwhuis, A.: *Epipactis muelleri* Godf. inheems in Zuid-Limburg. *Gorteria*, 8 (6): p.108-113; 1976.
- Buttler, K.P.: *Orchideen*. München 1986.
- Chaumont, B.: *Epipactis phyllanthes* G.E.Sm. en forêt de Soignes (Brabant). *Dumortiera*, 28: p. 9-12; 1984.
- Clabeck, G.: *Plantes rares observées récemment dans la province de Liège* (Belgique). *Natura Mosana*, 34: p.136-138; 1981.
- Coulon, F.: Section "Orchidées d'Europe", bilan des activités 1985-1986. *Les Naturalistes belges*, 69 (1): p.21-32; 1988.
- Coulon, F.: Section "Orchidées d'Europe", bilan des activités 1987-1988. *Les Naturalistes belges*, 70 (3): p.65-72; 1989.
- Delarge, N.: *Présence d'Epipactis muelleri* dans le bassin de l'Ourthe. *Natura mosana*, 33: p. 206-208; 1980.
- Held, J. den: *Beknopt overzicht van Nederlandse plantengemeenschappen*. Hoogwoud 1985.

- Kapteyn den Boumeester, D.W.: *Epipactis helleborine* var. *neerlandica* - problematiek, veldwaarnemingen, bestuivers. *Eurorchis* 1: p. 93-112; 1989.
- Kreutz, C.A.J.: De verspreiding van de inheemse orchideeën in Nederland. Zutphen 1987.
- Landwehr, J.: *Wilde orchideeën van Europa*, deel 2. 's Graveland 1977.
- Leten, M.: Distribution dynamics of orchids species in Belgium: past and present ditribution of thirteen species. *Verhandelingen van de Koninklijke Botanische Vereniging* 11: p.133-155; 1989.
- Meijden, R. van der, Heukels: *Flora van Nederland*. Groningen 1983.
- Mennema, J. e.a.: *Atlas van de Nederlandse flora*, deel 1; Amsterdam 1980.
- Müller, J.: Vergleichende blütenökologische Untersuchungen an der Orchideengattung *Epipactis*. *Mitt.Bl.Arb.Kr.Heim.Orchid.Baden-Württ.* 20 (4): p.701-803; 1988.
- Nieschalk, A. & C.: Die Gattung *Epipactis* (Zinn) Sw.emend. L.C.Rich. in *Nordhessen. Abh.Ver.Naturk.* 63: p. 1-40; 1970.
- Nilsson, L.: Pollination ecology of *Epipactis palustris* (Orchidaceae). *Botaniska Notiser* 131 (3): p.355-368; Stockholm 1978.
- Reichling, L.: Les *Epipactis* de la flore Luxembourgoise. *Arch.Inst.Grand-Ducal Luxembourg* NS 22: p. 123-145; 1955.
- Reichling, L.: Die Gattung *Epipactis* in Luxemburg. *Jahresber.Naturwiss.Ver.Wuppertal* 23: p. 88-97; 1970.
- Reineke, D.: *Epipactis helleborine* - ein Beispiel für die Unzulänglichkeit der heutigen Evolutionstheorien? *Mitt.Bl.Arb.Ver.Heim.Orchid.Baden-Württ.* 19 (4): p.822-834; 1987.
- Rompaey, E. en L. Delvosalle: *Atlas de la flore Belge et Luxembourgoise*. Brussel 1972.
- Summerhayes, V.: *Wild orchids of Britain*. London 1951.
- Vermeulen, P.: Variaties and forms of Dutch orchids. *Ned.Kruidk.Archief* 56: p.204-242; 1949.
- Vermeulen, P.: *Orchidaceae*. In: *Flora neerlandica* band 1, Fasc.5; Amsterdam 1958.
- Vermeulen, P.: De systematiek van de orchideeën. *Orchideeën* 30 (1): p.4-15; 1968.
- Vermeulen, P.: Das rostellum bei *Epipactis*. *Jahresber.Naturwiss.Ver.Wuppertal* 23: p.17-74, 1970.
- Verschueren, Y.: De bestuiving van de moeraswespenorchis, *Epipactis palustris* Crantz te Bakkersdam, Nederland. *Wielewaal* 50: p.280-293; 1984.
- Wiefelspütz, W.: Über die Blütenbiologie der Gattung *Epipactis*. *Jahresber.Naturwiss.Ver.Wuppertal* 23: p.53-69; 1970.
- Young, D.: *Studies in the British Epipactis*. III. *Epipactis phyllanthes* G.E.Sm., an overlooked species.IV. A revision of the *phyllanthes-vectensis-pendula* group. *Watsonia* 2 (4): p. 253-276; 1952.

- Young, D.: Le genre *Epipactis* en Belgique. Bull.Jard.Bot.État 28: p. 123-127; 1958.
Young, D.: Studies in the British *Epipactis*. VI. Some further notes on *E.phyllanthes*.
Watsonia 5 (3): p.136-139; 1962.
Young, D.: Bestimmung und Verbreitung der autogamen *Epipactis*-Arten. Jahres-
ber.Naturwiss.Ver. Wuppertal 23: p.43-52; 1970.

Jean Claessens,
Moorveld 3a,
6243 AW Geulle.

Jacques Kleynen,
Pr.Constantijnlaan 6,
6241 GH Bunde.

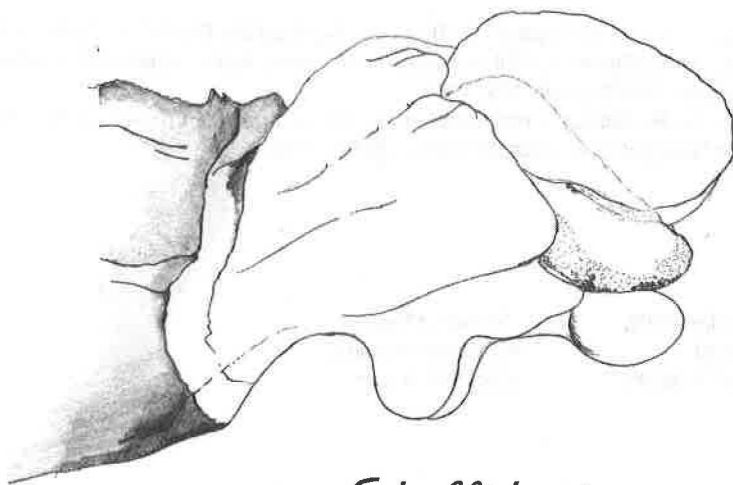


fig. 3. *E. hellebozine*

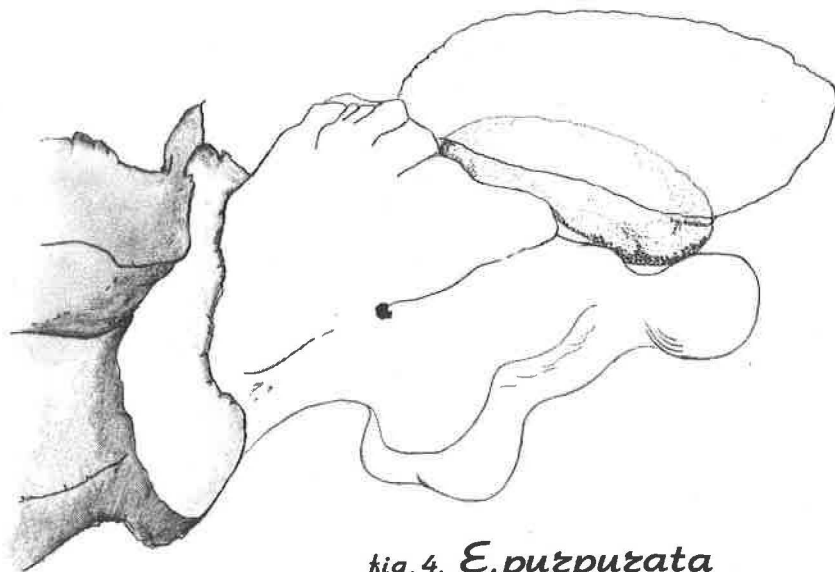


fig. 4. *E. pużpuzata*

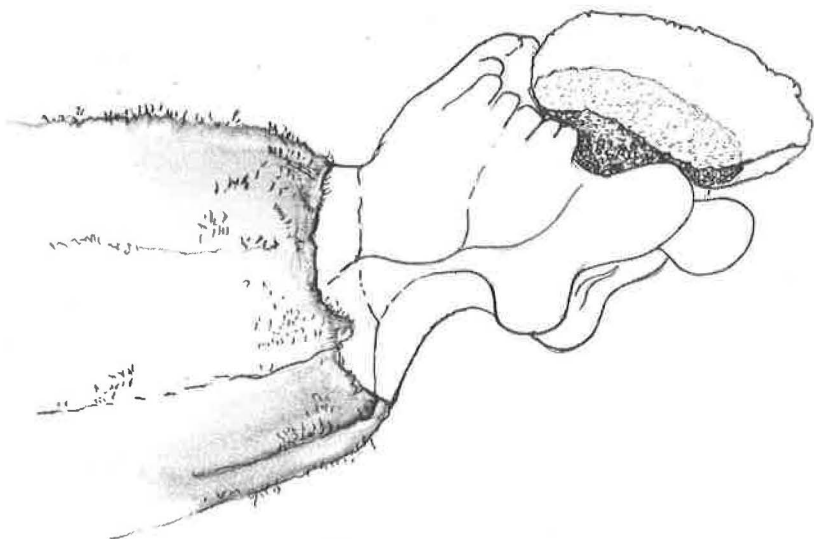


fig. 5. *E. atrozubens*

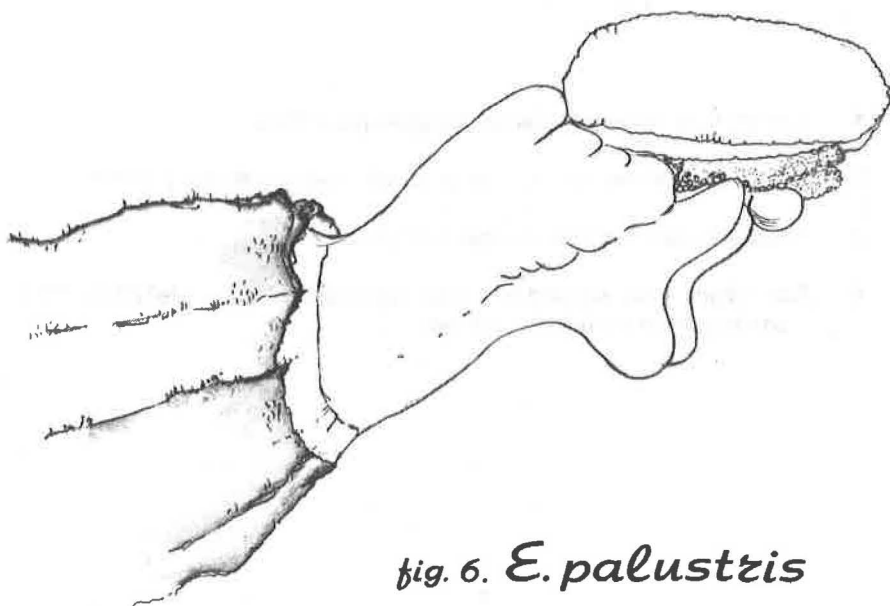


fig. 6. *E. palustris*

foto's op pag. 29: 1 2
3 4

- 1 *E.microphylla*: zijaanzicht met omhooggeklapte anthere
- 2 *E.helleborine*: bloem met ingedroogd rostellum en omgeklapte polliniën
- 3 *E.purpurata*: onderanzicht; stempel met rostellum
- 4 *E.atrorubens*: bovenaanzicht met omhooggeklapte anthere; rostellum, polliniën en clinandrium zijn duidelijk zichtbaar.



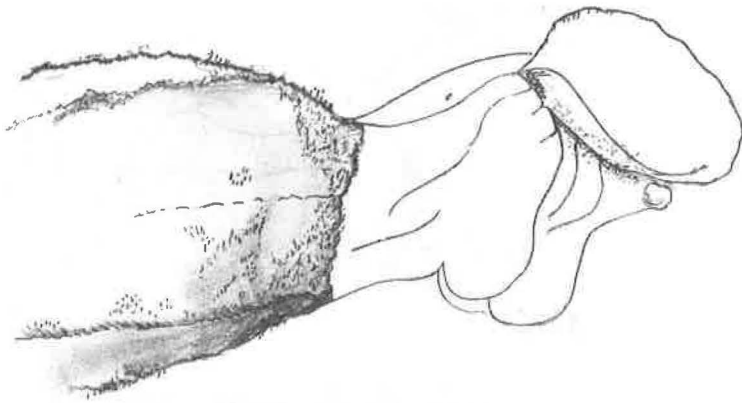


fig. 7. *E. miczophylla*

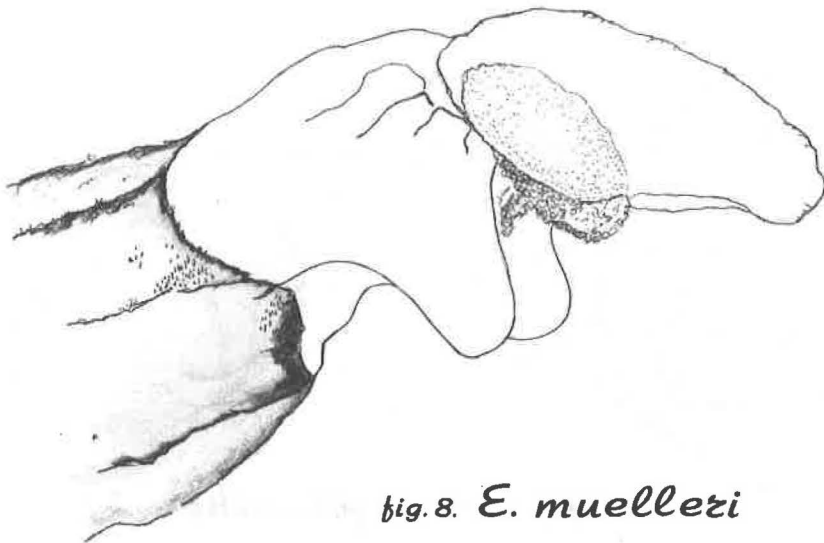


fig. 8. *E. muelleri*

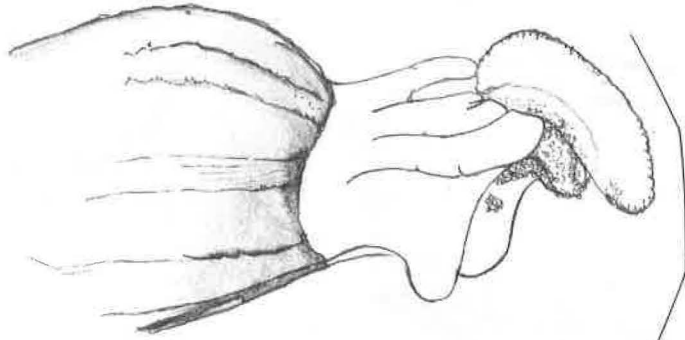
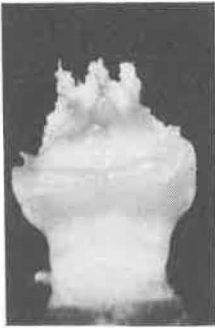


fig. 9. *E. leptochila*



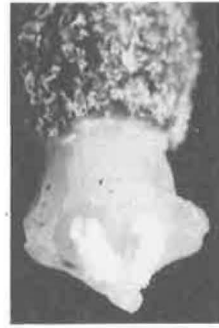
fig. 10. *E. phyllanthes*



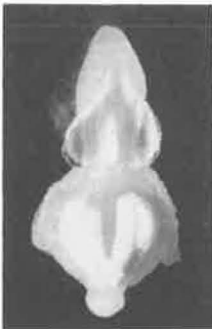
5



6



7



8



9



10

- 5 *E. leptochila*: onderaanzicht zuiltje, niet duidelijk zichtbaar (onwerkzaam rostellum)
- 6 *E. leptochila*: bovenaanzicht zuiltje
- 7 *E. microphylla*: bovenaanzicht clinandrium; zijdelingse sepaal en petaal verwijderd
- 8 *E. purpurata*: bovenaanzicht clinandrium met teruggeslagen anthere
- 9 *E. phyllanthes*: onderaanzicht stempel; pollenbuizen zichtbaar
- 10 *E. muelleri*: bovenaanzicht zuiltje met hele polliniën op stempel

foto's op pag. 35:

- 11 *E.helleborine* subsp. *neerlandica*: zuiltje; polliniën met duidelijk losse korrelstructuur
- 12 *E.helleborine*: sepalen, petalen en anthere verwijderd
- 13 *E.purpurata*: onderaanzicht stempel
- 14 *E.atrorubens*: zijdelingse sepaal en petaal verwijderd
- 15 *E.leptochila*: zijaanzicht zuiltje
- 16 *E.muelleri*: zijaanzicht zuiltje; perianth verwijderd
- 17 *E.phyllanthes*: zijaanzicht stempel (perianth verwijderd) met gezwollen vruchtbeginsel
- 18 *E.phyllanthes*: zijaanzicht zuiltje, duidelijk gesteelde anthere en vrijwel horizontaal geplaatste stempel



11



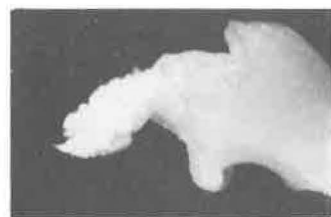
12



13



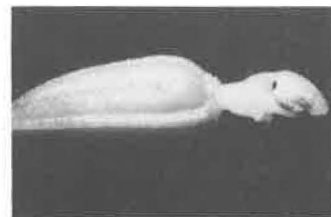
14



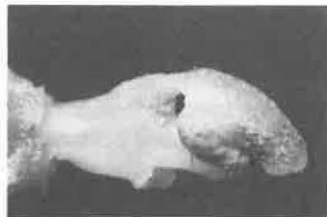
15



16



17



18

foto's op pag. 37: 19 20
21 22
23 24
25 26

- 19 *E.purpurata*: zijaanzicht met omhooggeklapte anthere, polliniën verwijderd
- 20 *E.atrorubens*: vooraanzicht met omhooggeklapte anthere
- 21 *E.palustris*: zijaanzicht zuiltje
- 22 *E.palustris*: boven-/zijaanzicht, anthere verwijderd
- 23 *E.muelleri*: zij-/onderaanzicht stempel met brokstukken van polliniën
- 24 *E.microphylla*: zijaanzicht bloem, zijdelingse sepaal en petaal verwijderd
- 25 *E.leptochila*: zijaanzicht zuiltje; sterk vooruitgeschoven anthere; de polliniën bevinden zich reeds op de stempel
- 26 *E.phyllanthes*: zijaanzicht zuiltje; extreem teruggebogen stempel; de pollendraden zijn goed zichtbaar



