

Die Gattung *Nigritella* Rich.

Jean-Pierre J. Brütsch

During the last 20 years, the development of our knowledge on the genus *Nigritella* increased in a great amount. Investigations performed by Teppner & Klein led to the conclusion that the most common plants from the alps differ significantly from those in Scandinavia. As a consequence the alpine plants have got a new name: *Nigritella rhellicani*. Until now, 14 species and 2 subspecies have a valid description and name. This report is a compilation of the actual knowledge about these different taxa of the genus *Nigritella*.

Die bei uns landläufig als Männertreu bezeichnete Orchidee gehört fast zu jeder Alpenwanderung. Meistens trifft man sie so häufig, dass man sie kaum mehr beachtet. Die Arten waren bei uns früher recht einfach zu bestimmen. Es gab ein schwarzes, *Nigritella nigra*, und im östlichen Teil unserer Alpen auch noch ein rotes Männertreu, *Nigritella rubra*. An der roten Blütenfarbe und der früheren Blütezeit ist letzteres leicht zu erkennen. Weil sich in den letzten Jahren aber einige Umwälzungen und Erweiterungen ergeben haben, wird nachstehend versucht, einen dem heutigen Kenntnisstand entsprechenden Überblick über die Erforschung und Entwicklung der Gattung *Nigritella* und ihrer Arten zu geben.

Zur Gattung *Nigritella* (Orchidaceae) gehören ausschliesslich Pflanzen, die in den europäischen Gebirgszügen verbreitet sind, von Norwegen bis Nordspanien, von den Karpaten bis zum Apennin oder zur Peloponnes. Typisch für die Gattung sind 5–20 (–30) cm hohe Pflanzen, mit zahlreichen rosettenartig gehäuften, schmal-lineal bis lineal-lanzettlichen, rinnigen Blättern. Die nicht resupinierten Blüten sind trichterförmig, klein, häufig schwarzpurpurrot, mit ungeteilter, nach oben gerichteter Lippe, in dichtem, fast kugeligem bis kegelförmigem Blütenstand, nach Vanille duftend. Die Pflanzen gedeihen in Magerrasen von 1000–2700 m ü. M. und sind von Mitte Juni bis Mitte August blühend anzutreffen (DELFORGE 1994).

Zur Geschichte des Artnamens *Nigritella nigra*

Die kleine, wohlriechende Pflanze nannte Conrad Gesner 1561 *Satyrium basilicum alpinum*. Linné taufte sie 1753 *Satyrium nigrum*. Die heutige Bezeichnung geht auf Reichenbach zurück, der ihr 1851 den Namen *Nigritella nigra* gab (BAUMANN et al. 1989). Neben dem schwarzen Männertreu fand WETTSTEIN (1889) auch ein rot blühendes und nannte es *Gymnadenia rubra*. Danach blieb es über Jahrzehnte taxonomisch ruhig, bis vor einigen Jahren durch RAVNIK (1978), TEPPNER & KLEIN (1985a,

Adresse des Autors:

Jean-Pierre J. Brütsch
Steinbühlweg 10
4123 Allschwil/Schweiz

Eingereicht: 17. 9. 1999

Angenommen: 4. 12. 1999

DOI

<https://doi.org/10.12685/bauhinia.1761>



Nigritella rubra,
Würzjoch (I), 12. 7. 89

1985b, 1989, 1990, 1993, 1998), GÖLZ & REINHARD (1986), BREINER (1993), TEPPNER et al. (1994), TEPPNER & STER (1996), FÖLSCHE & GERBAUD (1998, 1999) eine grosse Zahl von neuen Arten und Unterarten beschrieben oder Sippen in den Artrang erhoben wurden. Heute sind 14 Arten und 2 Unterarten gültig beschrieben.

Der Formenkreis *N. nigra*, *N. rhellicani* und *N. austriaca*

Nigritella nigra oder *Nigritella rhellicani*?

TEPPNER & KLEIN (1990) haben festgestellt, dass die alpinen Pflanzen durch ovalen Blütenstand, kleinere Blüten und buchtig gezähnte Brakteenränder merklich von den von Linné beschriebenen skandinavischen Pflanzen abweichen. Jeder wissenschaftliche Name aber bezieht sich auf ein ganz bestimmtes Individuum, auf den sogenannten Holotyp. Wenn dieser nun eine in Schweden vorkommende Pflanze ist, müssen die abweichenden Pflanzen unserer Region umbenannt werden. So tauften TEPPNER & KLEIN (1990) die bei uns heimische Art *N. rhellicani*, zu Ehren von Johann Müller aus Rellikon am Greifensee, genannt Rhellicanus, der als Erster die Pflanze 1536 in einem Gedicht über eine Wanderung auf das Stockhorn als *Christi manus* erwähnt.



Nigritella rhellicani, Farbvarianten, Puflatsch (A), 9. 7. 90

Nigritella rhellicani oder *Nigritella austriaca*?

TEPPNER & KLEIN beschrieben 1990 eine Pflanze aus den österreichischen Alpen, die der schwedischen *N. nigra* eher glich als der *N. rhellicani*. Sie gaben ihr den Namen *N. nigra* subsp. *austriaca*. In den Pyrenäen und dem Massif Central wurden mit subsp. *iberica* Teppner & Klein 1993 und in den französischen Alpen mit subsp. *gallica* E. & R. Breiner 1993 ähnliche Pflanzen gefunden und beschrieben.

P. Delforge bezeichnete die Unterarten jedoch als eigene Art *N. austriaca* (DELFORGE et al. 1991) und bekräftigt dies nochmals (DELFORGE & GERBAUD 1997). KLEIN & DRESCHER erklären 1996 subsp. *gallica* als fälschlich beschriebene Unterart und fassen diese mit subsp. *iberica* zur *N. nigra* subsp. *austriaca* zusammen. Teppner (TEPPNER & KLEIN 1998) beharrt dagegen darauf, die Unterarten zu unterscheiden, da subsp. *iberica* trotz erheblicher Überschneidungen doch die grösseren Werte der messbaren Blütenmerkmale erreicht. Er erhält zudem durch erste Allozymstudien Unterstützung. Die bisher bekannten westlichsten Standorte von subsp. *austriaca* liegen in den Dolomiten und in Bayern. Dagegen sind die östlichsten Standorte von subsp. *iberica* in den Südwestalpen und im Jura zu finden. Sie haben somit deutlich getrennte Areale, obwohl in der Lücke zwischen Dolomiten und Südwestalpen bzw. Jura genügend günstige Biotope vorhanden wären. Es würde deshalb auch Sinn machen, subsp. *austriaca* und subsp. *iberica* als zwei Unterarten von *N. nigra* zu führen.



Nigritella austriaca, Seiser Alm (A), 12. 7. 90

Tabelle 1: Zusammenstellung der Unterscheidungsmerkmale von *N. austriaca* (*N. nigra* subsp. *austriaca* und subsp. *iberica*) und *N. rhellicani* Teppner & Klein (TIMPE & MRKVICKA 1991, KLEIN & DRESCHER 1996) (siehe auch Abb. 1).

	<i>Nigritella austriaca</i>	<i>Nigritella rhellicani</i>
Blütenstand	Im Aufblühen flach, später halbkugelig, immer breiter als hoch	Im Aufblühen dreieckig spitz, später kugelig bis oval, meist höher als breit
Blütengröße	Blüten gross, Lippenlänge (ohne Sporn) (6,8–)7,5–9,9 mm, Länge der seitlichen Sepalen 6,9–8,5(–9,5) mm, medianes Sepalum 6,3–8,4 mm, Länge der Petalen 5,8–7,5(–8,2) mm	Blüten klein, Lippenlänge (ohne Sporn) (4,5–)5–7(–7,8) mm, Länge der seitlichen Sepalen (4,5–) 5,1–7,0(–7,5) mm, medianes Sepalum (4,1–)4,7–6,0(–6,2) mm, Länge der Petalen (3,5–)4,0–5,6(–6,2) mm
Spornlänge	0,9–1,4 mm	(1,0–)1,1–1,5(–1,6) mm
Brakteen	Ränder glatt bis gewellt, selten wenige Papillen	Ränder mehr oder weniger buchtig gezähnt mit zahlreichen Papillen von 0,05–0,1 mm Länge aus vorgewölbten Epidermiszellen
Blütezeit	gleichzeitig wie <i>rubra</i>	8–10 Tage nach <i>austriaca</i>
Chromosomen	$2n = 4x = 80$	$2n = 2x = 40$
Fortpflanzung	asexuell, apomiktisch	sexuell
Böden	nur auf Kalk	auf Kalk und Silikat, ph 4,5–7,5
Verbreitung	Ostalpen, Westalpen, Jura, Massif Central, Pyrenäen	Alpen, Jura, Balkan

Das eindeutigste Merkmal zur Unterscheidung der Arten ist die Gestaltung des Brakteenrandes, was den Gebrauch einer 20- bis 30-fachen Lupe erfordert. Die genannten Unterschiede dürften eine Trennung der Arten rechtfertigen.

Die Arten der Gattung *Nigritella*

Die Gattung *Nigritella* umfasst Arten mit sexueller und mit apomiktischer Vermehrung. Bei letzteren ist umstritten, ob solche Arten biologisch als eigene Arten gelten dürfen. Typologisch kann dies aber sicher angenommen werden (vgl. Abb. 1 und 2).

Arten mit sexueller Fortpflanzung

Diese Arten bilden Samen nach Bestäubung durch Insekten. Der Chromosomensatz beträgt einheitlich $2n = 40$ (diploid).

N. rhellicani Teppner & Klein 1990: gesamte Alpen, 1300–2700 m. In sonnigen, trockenen, nährstoffarmen Wiesen, Zergstrauchheiden, auf Kalk und Silikat. Blütezeit ca. 2 Wochen nach *rubra* und *austriaca*.

Diese Art ist bekannt für viele Farbabweichungen. Die Literatur kennt 10 Varianten: lus. *sulphurea* Keller (Blüten schwefelgelb)/lus. *flava* Jaccard (leuchtend hellgelb)/lus. *rosea* Goiran

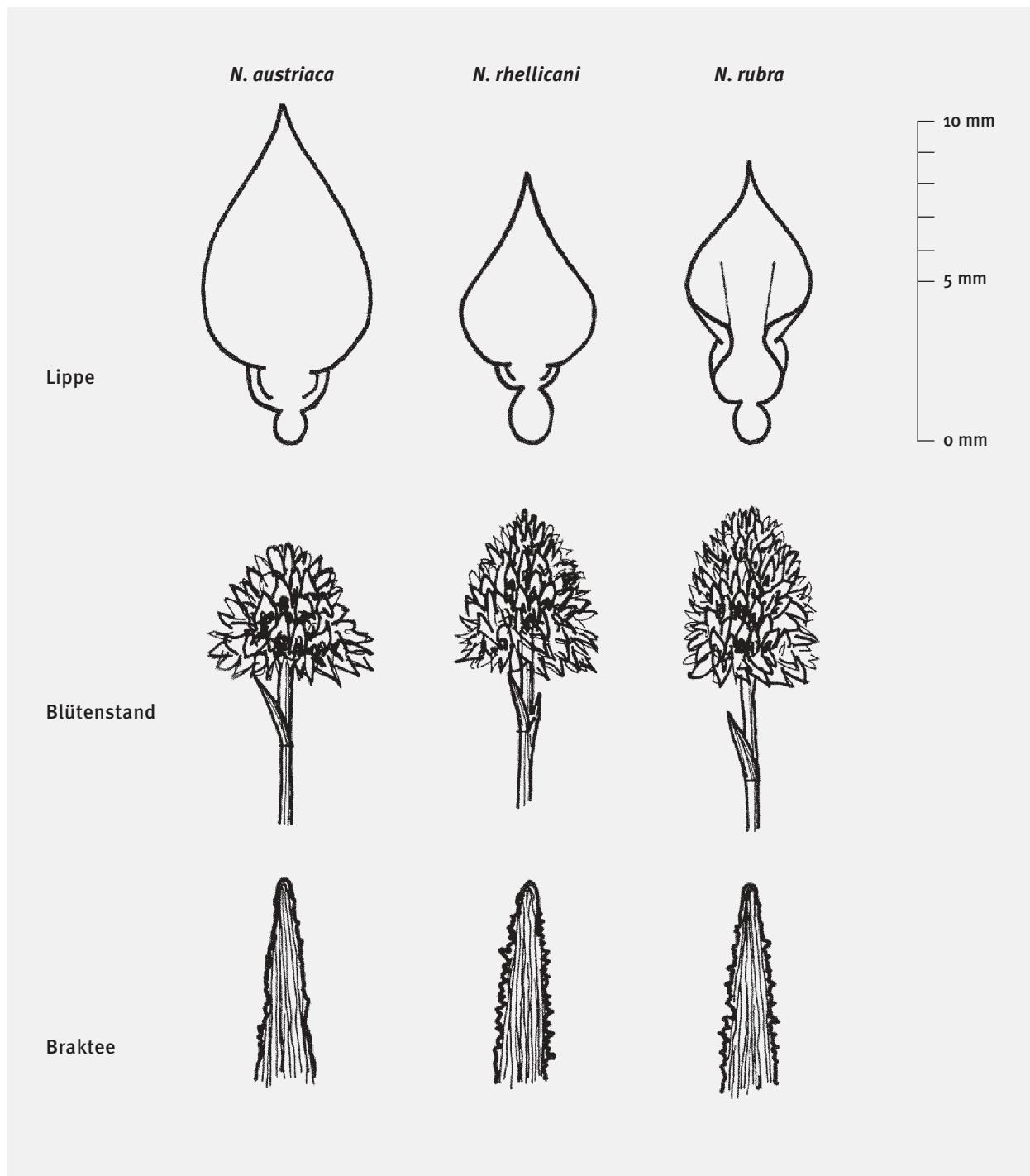


Abb. 1: Unterscheidungsmerkmale der in der Schweiz vorkommenden *Nigritella*-Arten.

(rosa bis rot)/lus. *flavo-rosea* Keller (blassgelb, rot berandet)/lus. *subcarnea* Camus (hellorange)/lus. *fulva* Keller (dunkelgelbrot bis rotgelb, ziegelrot)/lus. *alba* Harz (reinweiss)/lus. *pallida* Keller (weiss mit roten Spitzen bzw. Rand)/lus. *ustulata* Keller (Blüten weiss, an der Ährenspitze dunkelbraun)/lus. *variegata* Vollmann (Blüten weiss und rot) (KLEIN 1978).

N. corneliana (Beauverd) Gölz & Reinhard 1986, Cornelias Kohlröschen: Westalpen (Seetalpen, Cottische und Grajische Alpen), (1800–)2200–2500 m. Nur über Kalk. Kugeliger bis ver-

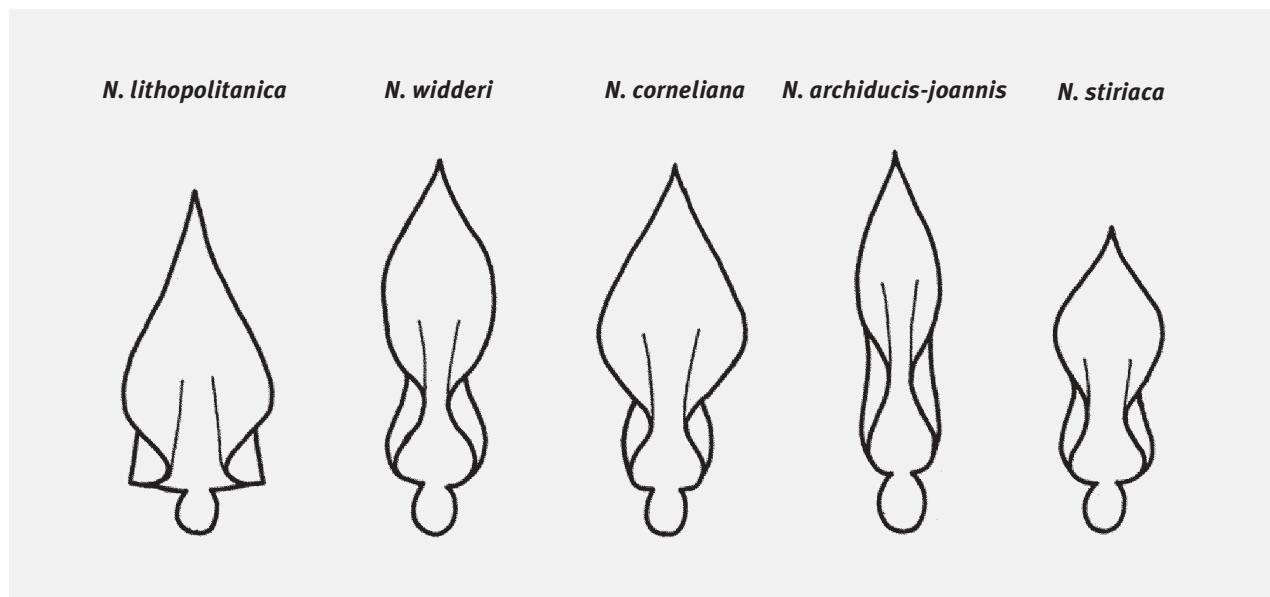


Abb. 2: Lippenformen verschiedener *Nigritella*-Arten, konstruiert aus den Stichproben-Mittelwerten. Nach Vorlagen von GÖLZ & REINHARD (1986) und DELFORGE (1994). Massstab wie Abb. 1, Lippe.

längerter Blütenstand mit teilweise recht intensiv gefärbten Blüten, innen hell, nach aussen rosa. Knospen intensiver gefärbt. Hochblüte ca. 2 Wochen vor *rhellicani*, wenige Tage später als *austriaca*. Farbvarietäten sind beschrieben als var. *bourneriasii* (E. & R. Breiner) Klein 1995 (einheitlich rot) und als *Gymnadenia corneliana* Teppner & Klein 1998 var. *vesubiana* G. & W. Foelsche 1999 (*N. rubra* var. *corneliana* Soo lus. *vesubiana* G. Keller 1933) (weiss mit rötlichen Knospen).

N. cenisia Foelsche & Gerbaud 1998: Südwestalpen, Savoien (Col du Galibier bis Col du Petit Saint Bernard) und italienische Westalpen, 2100–2600 m. Auf feuchten, tiefgründigen Böden und alpinen Trockenrasen, in voller Sonne, auf Kalk und Kalkschiefer (pH 6,0–6,8). Blütenstand sehr viel grösser als bei *rhellicani*, Blüte rot bis dunkelrot. Blütezeit gleichzeitig und später als *rhellicani* (späteste Art).

N. gabasiana Teppner & Klein 1994: Pyrenäen und Kantabrisches Gebirge (Asturien), 1500–2400 m. In Rasen mit *Carex sempervirens*, Zwergrauweiden. Blüten dunkelbraunrot, mit zusammengezogener Lippe, schwacher Duft.

N. lithopolitanica Ravnik 1978, Steinalpen-Kohlröschen: Südostalpen, Karawanken (Hochobir), Koralpe, Slowenien (Steiner Alpen), 1700–2300 m. Im Seslerio-Semperviretum, nur auf Kalk. Blütenstand kugelig (nicht verlängert), Blüte rosa (ähnlich *corneliana*) bis rosalila (mit schwachem «Blaustich»). Blüht vor *rhellicani*.

N. carpatica Teppner, Klein & Zagulskij 1994: Reliktende mit der Ostkarpaten (ukrainisch-rumänisches Grenzgebiet), 1000–1800 m. In montanen Rasen. Schmale Blätter. Kleine hellrosa bis weisslich werdende Blüten, Lippe 4,5–6 mm.



Nigritella corneliana, Col du Galibier (F), 16. 7. 92



Nigritella lithopolitanica, Hochobir (A), 28. 6. 95

Arten mit Fortpflanzung durch Apomixis

Die asexuelle Fortpflanzung durch Samen, unter Umgehung der Zellverschmelzung, wird als Apomixis bezeichnet. Alle Nachkommen eines Individuums besitzen dasselbe Erbgut und bilden keine Farbabweichungen und auch kaum Hybriden.

N. nigra (L.) Reichenbach fil. 1851, Schwarzes Kohlröschen/Männertreu: nur Skandinavien (Mittel-Schweden, angrenzendes Norwegen, kleines Areal bei Tromsø in N-Norwegen). Nur auf Kalk. $2n = 60$ (triploid).

N. austriaca (Teppner & Klein) Delforge 1991, Österreichisches Kohlröschen (Zusammenfassung der Unterarten subsp. *austriaca* Teppner & Klein, subsp. *iberica* Teppner & Klein und subsp. *gallica* E. & R. Breiner): Ostalpen, Jura, Südwestalpen, Massif Central, Pyrenäen. Nur auf Kalk. Blütezeit mit *rubra*. $2n = 80$ (tetraploid).

N. rubra (Wettstein) K. Richter 1890, Rotes Kohlröschen/Männertreu: östliche Alpen (östlich Lukmanier/Klausenpass), 1000(!)–2600 m. In (feuchten) Wiesen, an frischen grasigen Stellen im Seslerio-Semperviretum, auf Kalk- und Dolomitböden, basenreich (pH 5,5–8). Blütenstand eiförmig bis zylindrisch. Blüten leuchtend karminrot, Lippe stark sattelförmig eingeschnürt. $2n = 80$ (tetraploid).

N. widderi Teppner & Klein 1985, Widders Kohlröschen: Tirol bis Bayern, Grazer Bergland (Teichalm), Alpenostrand (Schneeberg), Abruzzen, 1700–2100 m, im Seslerio-Semperviretum. Blütenstand dicht, kugelig bis eiförmig, unten weisslich bis rosa, obere Knospen dunkler rosa, Lippe an der Basis bauchig erweitert, $2n = 80$ (tetraploid).

N. stiriaca (K. Rechinger) Teppner & Klein 1985, Steirisches Kohlröschen: Kalkalpen Salzburgs (Schafberg, Sarstein) und Grazer Bergland (Teichalm), 1700–2100 m. Im Seslerio-Semperviretum. Blütenstand zylindrisch, deutlich länger als breit. Blüten mit dunkel-(lila-)roter Basis, nach aussen bis zur (fast) weissen Spitze immer heller. $2n = 80$ (tetraploid).

N. archiducis-joannis Teppner & Klein 1985, Erzherzog-Johann-Kohlröschen: Lokalendemit in der Steiermark (Tauplitzalm, Eisenerzer Alpen), an 3–4 Fundorten nur in Kleinstpopulationen. Im Seslerio-Semperviretum. Blütenstand kugelig. Blüten einheitlich lachsrosa bis fleischfarben, sie öffnen sich kaum. Blütezeit wie *rheilicani*. $2n = 80$ (tetraploid).

N. buschmanniae Teppner & Ster 1996: Brentagruppe bei Madonna di Campiglio (le Crosette), 2200–2400 m, ev. auch tiefer. In mässig tiefgründigen Rasen mit *Sesleria varia* und *Carex sempervirens*, auf Dolomit. Blüten anfänglich intensiv rot bis rosa, im Laufe der Blütezeit heller (weisslich) werdend, mit mehr oder weniger zusammengezogener Lippe. Fruchtstand kaum verlängert. $2n = 100$ (pentaploid).

N. dolomitensis Teppner & Klein 1998: östliche Dolomiten (Passo di Limo, Pustertal bei Bruneck), 2100–2500 m. In flachgründigen Blaugras-Horstseggen-Halden. Spitzenständige Blüten mit durchgehend weit offener Lippe, Lippenbasis nur um



Nigritella widderi, Tauplitzalm (A), 11. 7. 91



Nigritella stiriaca, Schafberg (A), 5. 7. 95

2 mm. Fruchtstand gegenüber Blütenstand deutlich verlängert. $2n = 80$ (tetraploid).

Gymnigritella runei Teppner & Klein 1989: Provinz Västerbotten, Schwedisch Lappland. *Nigritella*-Habitus mit weit offener Lippe. Blüten bordeauxrot mit 2 mm langem Sporn. $2n = 80$ (tetraploid). Enthält drei Genome von *N. nigra* und ein Genom von *Gymnadenia conopsea* und nimmt eine Sonderstellung ein.

Hybriden

Hybriden von *Nigritella* mit *Gymnadenia* sind in einigen Gebieten recht häufig, Hybriden von *Nigritella* mit anderen Gattungen nur selten anzutreffen. Beschrieben sind bisher (nach O. GERBAUD & W. SCHMID 1999, FÖELSCHE 1999):

Hybriden von *Nigritella rhellicani*

Die Kreuzung von *N. rhellicani* mit *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., der Mücken-Händelwurz = ***×Gymnigritella suaveolens*** (Villars) Camus 1892 ist sicher nicht selten. Sie ist schon an der Farbe zu erkennen, einem starken, leuchtenden Karminkarminrot, und ist in allen ihren augenfälligen Merkmalen intermediär. Die Lippe ist meist \pm dreilappig eingekerbt. Die Blüten sind unvollständig resupiniert (*Gymnadenia* hat resupinierte Blüten). Die bei *Nigritella* sehr schmalen Blätter sind oft breiter, an *Gymnadenia* erinnernd.

Hybriden mit *Gymnadenia odoratissima* (L.) Rich., der Wohlriechenden Händelwurz = ***×Gymnigritella heufleri*** (Kerner) Camus 1892 sind variabler als die vorherige. Die Blüten sind kleiner, zarter, die Blütenfarbe hellrot bis weisslich-rosa. Die Lippe ist weniger stark geteilt bzw. ganzrandig. Der Sporn ist nur halb so lang wie der Fruchtknoten, während bei *×G. suaveolens* der Sporn mindestens so lang ist wie der Fruchtknoten.

Recht selten ist die Hybride von *N. rhellicani* mit *Pseudorchis albida* (L.) A. & D. Löve, der Höswurz. Die Blüten sind klein, stumpf orange bis braunrot mit gelblichem Lippengrund, die Lippe dreizähnig, der Sporn sehr kurz, aufgeblasen, 1/4 bis 1/3 der Länge des Fruchtknotens = ***×Pseudotella micrantha*** (Kerner) P.F. Hunt 1971.

Eine grosse Rarität sind Kreuzungen von *N. rhellicani* mit *Dactylorhiza* Necker ex Nevski, der Fingerwurz. Bekannt sind Hybriden mit *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, dem Fuchs-Knabenkraut = ***×Dactylitella tourensis*** (Godfery) Janchen 1966. Der Blütenstand ist dicht und länglich-oval, die Blütenlippe ausgebreitet, dreieckig-rhombisch, am Rand eingekerbt und schwach dreilappig, dunkelrosa mit starker dunkelroter Zeichnung, die seitlichen Sepalen etwas gefleckt, der Sporn halb so lang wie der Fruchtknoten.

Ähnlich ist die von W. Schmid, Uster, nur einmal gefundene Kreuzung mit *Dactylorhiza majalis* (Rchb.) P.F. Hunt & Summerh., dem breitblättrigen Knabenkraut (SCHMID 1989) = ***×Dactylitella berninaensis*** W. Schmid 1999. Der Blütenstand



Nigritella dolomitensis,
Val da Fanes (I), 14. 7. 89



×Gymnigritella suaveolens
mit «Eltern» *N. rhellicani* und
Gymnadenia conopsea; Val
Badia, (I), 25. 7. 89



×Gymnigritella heufleri,
Schatzalp Davos (CH), 22. 7. 98

ist kürzer und dichter, mit dunkler *majalis*-ähnlicher Lippe, verschwommener Schleifenzeichnung, der Sporn halb so lang und dick wie *majalis*, in allen Teilen die Mitte zwischen den beiden Eltern einnehmend.

Im weiteren sind folgende Hybriden von *N. rhellicani* beschrieben worden:

- mit *rubra* = *Nigritella* \times *wettsteiniana* (Abel) Ascherson & Graebner 1907
 mit *corneliana* = *Nigritella* \times *delphineae* M. & O. Gerbaud 1996
 mit *austriaca* = *Gymnadenia* \times *eggeriana* Gerbaud 1999
 mit *cenisia* = *Gymnadenia* \times *robatschiana* Gerbaud & Foelsche 1999.

Auch Mehrfachhybriden sind schon beschrieben worden, doch sind sie bei der grossen Variabilität der Eltern oft nur sehr schwer zu erkennen. Ihre Bestimmung bleibt manchmal hypothetisch, z. B. *N. rhellicani* mit *Gymnadenia* \times *intermedia* (*conopsea* \times *odoratissima*) = \times *Gymnigritella schwerei* Keller 1933.

Hybriden anderer *Nigritella*-Arten

N. corneliana mit *cenisia* (*Gymnadenia* \times *breineriorum* Gerbaud 1999), mit *G. conopsea* (\times *Gymnigritella truongae* Démaries 1987) und mit *Pseudorchis albida*¹

N. lithopolitanica mit *G. conopsea* (\times *Gymnigritella turnowskyi* Foelsche) (FOELSCH 1992) und mit *G. odoratissima*¹ (MERTEN & WUCHERPENNIG 1996)

N. cenisia mit *G. conopsea* (*Gymnadenia* \times *chanousiana* Foelsche 1999)

N. gabasiana mit *G. conopsea* (\times *Gymnigritella pyrenaica* Hermosilla & Sabando 1996)

Ob es auch bei apomiktischen Arten zu Fremdbestäubung kommen kann, ist umstritten und noch nicht abschliessend geklärt. Die Hybriden von *N. rubra* mit *G. odoratissima* = \times *Gymnigritella abelii* (Hayek) Ascherson & Graebner 1907, mit *G. conopsea* = \times *Gymnigritella godferyana* Keller 1933 und mit *Pseudorchis albida* = \times *Pseudotella vizanensis* (Gsell) P. F. Hunt 1971 sind schon beschrieben worden. Noch nicht sicher bestimmt sind die Funde der Hybride von *N. widderi* mit *Gymnadenia*¹ (BABORKA 1994) und mit *Pseudorchis albida*¹ (MERTEN & WUCHERPENNIG 1996).

Nigritella im Gebiet der Schweiz

N. rhellicani kommt im gesamten Alpenraum und im Jura vor (REINHARD et al. 1991). Es gibt auch Fundmeldungen von Farbvarietäten, allerdings ziemlich selten. Hin und wieder wird *N. rhellicani* lus. *flavo-rosea* im Val d'Anniviers und in den angrenzenden Tälern im Wallis gefunden.

N. austriaca (*N. nigra* subsp. *iberica*) wurde neuerdings im Jura, im Gebiet des Doubs (Mont-d'Or-Longevilles, ca. 1440 m;

¹ noch nicht beschrieben

Chaux-Neuve, Le Cernois, ca. 1100 m) und am Chasseron gefunden (ANDRÉ & MOINGEON 1997, DELFORGE & GERBAUD 1997). Interessant sind vor allem die Funde am Mont d'Or und am Chasseron, wo Mitte bis Ende Juni sowohl *N. austriaca* in Hochblüte, als auch die erst knospigen *N. rhellicani* gefunden werden können. Die Arten lassen sich dort nacheinander gut vergleichen, wobei *N. rhellicani* höhere Lagen bevorzugt.

N. rubra ist bisher nur östlich der Linie Lukmanier–Klausenpass bekannt. Es gibt jedoch auch Fundmeldungen aus den Berner und sogar Waadtländer Alpen (Videmanette ob Rougemont, schriftl. Mitt. O. Gerbaud 1998). Ob es sich dabei wirklich um *N. rubra* handelt, ist bisher nicht zweifelsfrei erwiesen.

Ungeklärt sind Funde im Gebiet der Bernina-Passhöhe, die bisher als Hybriden von *N. rhellicani* mit *rubra* angesprochen wurden und vielleicht als separate Art aufzufassen sind.

***Gymnadenia* und *Nigritella* – nur eine Gattung?**

1997 haben PRIDGEON et al. und BATEMAN et al. die Sequenzen der ITS Region der nrDNA zweier *Gymnadenia*-Taxa und einer *Nigritella*-Art untersucht und erneut eine Diskussion zum Verwandtschaftsverhältnis dieser beiden Gattungen ausgelöst. Obwohl, wie BATEMAN & al. selbst feststellen, die Ergebnisse nicht eindeutig und weitere Untersuchungsergebnisse notwendig sind, haben TEPPNER & KLEIN (1998) die Arten der Gattung *Nigritella* bereits in die Gattung *Gymnadenia* einbezogen. Sie geben aber zu, dass sie (Zit.) «...nur schwer ertragen würden, wenn die dafür nötigen Umkombinationen von Personen, die ansonsten keinerlei Beitrag zum Lösen des *Nigritella*-Problems erbracht haben, durchgeführt würden». Die daraus folgenden neuen Namen (alle TEPPNER & KLEIN 1998) sind in Tab. 2 zusammengestellt.

Über den Sinn oder Unsinn des Einbezuges von *Nigritella* in *Gymnadenia* lässt sich streiten, hatte doch schon WETTSTEIN (1889) diese Gattungen vereinigt. Sie unterscheiden sich durch wenige, taxonomisch wichtige Merkmale. *Nigritella* besitzt einen vergleichsweise niedrigen Wuchs, einen kurz-gedrungenen Blütenstand mit nicht resupinierten Blüten. Dies veranlasste ASCHERSON & GRAEBNER (1907), die Gattungen *Nigritella* und *Gymnadenia* zu trennen. SUNDERMANN (1975) dagegen begründet die Zusammenfassung damit, dass zwischen beiden recht häufig Bastarde auftreten. Letzteres spricht zwar für die enge Verwandtschaft dieser Gattungen, ergibt sich aber schon allein dadurch, dass sie im gesamten alpinen Bereich oft in ungewöhnlich grosser Zahl zusammen vorkommen. So sind Hybriden nicht gerade selten, jedoch immer als isolierte Einzelscheinungen zu werten. Stabilisierte Hybridpopulationen sind bisher keine bekannt geworden. Unter natürlichen Bedingungen sind Gymnrietellen nicht zur Rückkreuzung und Fortpflanzung befähigt (BAUMANN 1976). Meines Erachtens sollte deshalb die heutige Aufteilung beibehalten werden, nicht zuletzt, weil *Nigritella* und *Gymnadenia* immer gut zu unterscheiden sind.

Tabelle 2: Neukombinationen unter *Gymnadenia*.**Arten mit sexueller Fortpflanzung (diploid)**

- Gymnadenia rhellicani*
Gymnadenia corneliana
*Gymnadenia cenisia*²
Gymnadenia gabasiana
Gymnadenia lithopolitanica
Gymnadenia carpatica

Arten mit asexueller (apomiktischer) Fortpflanzung (polyploid)

- Gymnadenia nigra* subsp. *nigra*
Gymnadenia nigra subsp. *austriaca*³
Gymnadenia nigra subsp. *iberica*³
*Gymnadenia miniata*⁴
Gymnadenia widderi
Gymnadenia buschmanniae
Gymnadenia stiriaca
Gymnadenia dolomitensis
Gymnadenia archiducis-joannis
Gymnadenia runei

² Der Name *Gymnadenia cenisia* (Foelsche & Gerbaud) G. & W. Foelsche & M. & O. Gerbaud 1999 ist in Vorbereitung.

³ DELFORGE (1998) beharrt auf der Umkombination von *G. nigra* subsp. *austriaca* zu *Gymnadenia austriaca* Delforge.

⁴ Der Artname *miniata* stammt von Crantz 1769 und hätte als älterer Name Vorrang vor dem Namen *rubra* (K. Richter 1890).

Ausblick

Neuerdings kommt BREINER (1999) zum Ergebnis, dass die grosse Anzahl der Arten innerhalb der Gattung *Nigritella* nicht zu rechtfertigen sei. Er vertritt auf Grund seiner dünnsschicht-chromatografischen Untersuchungen die Meinung, dass sich nur je ein *N. nigra*- und ein *N. rubra*-Typ ergeben. Er begründet das nicht zuletzt damit, dass bei vielen Arten neben sexuellen Formen auch apomiktische Pflanzen gefunden werden können, dass z. B. *N. widderi* je nach Fundort wieder anders aussehe und dass das Typusexemplar der *N. nigra* nicht mehr mit absoluter Sicherheit festgestellt werden könne. Zur taxonomischen Relevanz von Farbstoff und Farbe hat sich schon KLEIN (1996) geäussert. Für eine taxonomische Differenzierung müssten alle morphologischen, karyologischen, embryologischen und biometrischen Merkmale herangezogen werden. Vielleicht bringen da die neuesten Methoden der Gen-Untersuchungen Klarheit, sicher aber weiteren Gesprächs- und Diskussionsstoff.

Dank

Mein Dank gilt Herrn R. Peter, Trimbach SO, für seine Unterstützung beim Verfassen des Textes und der englischen Zusammenfassung, sowie den Herren W. Schmid, Uster ZH, V. Boillat, Delémont JU, R. Irniger, Zürich, P. Schardt, Luzern, U. Senn, Schiers GR, für die Unterstützung und Begleitung. Ferner danke ich Herrn Prof. Dr. H. Teppner, Graz, für kritische Bemerkungen und Frau Dr. A. Heitz-Weniger, Riehen, für redaktionelle Hinweise.

Alle Fotografien und Zeichnungen stammen vom Verfasser.

Literatur

- ANDRÉ M, MOINGEON S & JM (1997) Présence de *Nigritella austriaca* (Teppner & Klein) Delforge dans le massif du Jura. *L'Orchidophile* n° 129: 230–231
- ASCHERSON P & GRAEBNER P (1907) Synopsis der mitteleuropäischen Flora, Band III (Monocotyledones). Verlag Wilhelm Engelmann, Leipzig
- BABORKA M (1994) Bestäuber von *Nigritellen* sowie Beschreibung eines Bastards zwischen *Nigritella wiedneri* und *Gymnadenia*. *Jour. Eur. Orch.* 26 (1): 88–93
- BATEMAN RM, PRIDGEON AM & CHASE MW (1997) Phylogenetics of subtribe Orchidinae (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 2. infrageneric relationships and reclassification to achieve monophyly of *Orchis* sensu stricto. *Lindleyana* 12 (3): 113–141
- BAUMANN H (1976) Zur Kenntnis der *Nigritella nigra* ssp. *corneliana* Beauverd aus den Südwestalpen. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 8 (1): 2–13
- BAUMANN H, KÜNKELE S & LORENZ R (1989) Die nomenklatorischen Typen der von Linnaeus veröffentlichten Namen europäischer Orchideen. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch.* 21 (3): 355–700
- BREINER E & R (1993) Beiträge zur Gattung *Nigritella* in den Westalpen. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 25 (4): 467–487
- BREINER R (1999) Farbstoff und Farbe – ihre taxonomische Relevanz bei den Orchidaceae. Am Beispiel von *Orchis stevenii* Rchb. fil., \times *Gymnadenia intermedia* Peterm. und der Gattung *Nigritella* L. C. Rich. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 27 (2): 123–136
- kr. Heim. Orch. Baden-Württ. 31 (2): 423–440
- DELFORGE P (1994) Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient. Delachaux et Niestlé, Lausanne et Paris
- DELFORGE P (1998) Contribution taxonomique et nomenclatirale au genre *Gymnadenia* (Orchidaceae). *Natural. belges* 79: 251–256
- DELFORGE P & GERBAUD O (1997) Nouvelles données sur la répartition de *Nigritella austriaca* (Teppner & E. Klein) P. Delforge en France, dans les Alpes et le Jura. *Natural. belges* 78,3 – spécial «Orchidées» n° 10: 81–102
- DELFORGE P, DEVILLERS-TERSCHUREN J & DEVILLERS P (1991) Contributions taxonomiques et nomenclaturales aux Orchidées d'Europe (Orchidaceae). *Natural. belges* 72: 99–101
- FÖELSCHE W (1992) \times *Gymnigritella turnowskyi* Foelsche hybr. nat. nov. (Orchidaceae-Orchideae) = *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. \times *Nigritella lithopolitanica* Ravnik – ein neuer Gattungsbastard aus Kärnten. *Carinthia II* (Klagenfurt) 182./102. Jg.: 187–193
- FÖELSCHE G & W (1999) «Une fleur pour la Chanousia» – Die intragenerischen Hybriden der Gattung *Gymnadenia* R.Br. *Jour. Eur. Orch.* 31 (4): 795–836
- FÖELSCHE G & W, GERBAUD M & O (1998) *Nigritella cenisia* Foelsche & Gerbaud, species nova, Nouvelle espèce de France et d'Italie (communication provisoire). *L'Orchidophile* n° 134: 248
- FÖELSCHE G & W, GERBAUD M & O (1999) *Nigritella cenisia* Foelsche &

- Gerbaud. Jour. Eur. Orch. 31 (2): 441–494
- GERBAUD O & SCHMID W (1999) Les Hybrides des Genres *Nigritella* et/ou *Pseudorchis*. Die Hybriden der Gattungen *Nigritella* und/oder *Pseudorchis*. Cah. Soc. Fra. Orch. n° 5: 1–132
- GÖLZ P & REINHARD H (1986) Statistische Untersuchungen an alpinen und skandinavischen Orchideen. Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal, Heft 39: 36–47
- KLEIN E (1978) Die Farbvarietäten von *Nigritella* und den Arten der Subsektion *Moriones* der Gattung *Orchis* als Beispiel apochromer Serien. Die Orchidee 29 (2): 71–78
- KLEIN E (1996) Die Blütenfärbung in der Gattung *Nigritella* (Orchidaceae-Orchideae) und ihre taxonomische Relevanz, inkl. einer Neukombination. Phyton (Horn, Austria) 36 (1): 53–62
- KLEIN E & DRESCHER A (1996) *Nigritella nigra* (Orchidaceae-Orchideae) im Massif Central (Frankreich). Phyton (Horn, Austria) 36 (2): 231–250
- MERTEN M & WUCHERPENNIG W (1996) Zwei neue intergenerische *Nigritella*-Hybriden. Jour. Eur. Orch. 28 (2): 385–389
- PRIDGEON A, BATEMAN RM, COX AV, HAPEMAN JR & CHASE MW (1997) Phylogenetics of subtribe Orchidinae (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 1. intergeneric relationships and polyphyly of *Orchis* sensu lato. Lindleyana 12 (2): 89–109
- RAVNIK V (1978) Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Nigritella* IV. *Nigritella lithopolitanica*. Acta Bot. Croatica 37: 225–228
- REINHARD HR, GÖLZ P, PETER R & WILDERMUTH H (1991) Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete. Fotorotar AG, Egg
- SCHMID W (1989) Bericht über einen neuen Gattungsbastard aus der Schweiz (*Dactylorhiza majalis* × *Nigritella nigra*) und über die sehr seltene Kombination *Gymnadenia conopsea* × *Pseudorchis albida*. Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 21 (4): 1000–1012
- SUNDERMANN H (1975) Europäische und mediterrane Orchideen; 2. Auflage. Brücke Verlag, Hildesheim
- TEPPNER H & KLEIN E (1985a) Karyologie und Fortpflanzungsmodus von *Nigritella* (Orchidaceae-Orchideae) inkl. *N. archiducis-joannis* spec. nov. und zweier Neukombinationen. Phyton (Austria) 25 (1): 147–176
- TEPPNER H & KLEIN E (1985b) *Nigritella widderi* spec. nov. (Orchidaceae-Orchideae). Phyton (Austria) 25 (2): 317–326
- TEPPNER H & KLEIN E (1989) *Gymnigritella runei* spec. nova (Orchidaceae-Orchideae) aus Schweden. Phyton (Austria) 29 (2): 161–173
- TEPPNER H & KLEIN E (1990) *Nigritella rhellicani* spec. nova und *N. nigra* (L.) Rchb. f. s. str. (Orchidaceae-Orchideae). Phyton (Horn, Austria) 31 (1): 5–26
- TEPPNER H & KLEIN E (1993) *Nigritella gabasiana* spec. nova, *N. nigra* subsp. *iberica* spec. nova (Orchidaceae-Orchideae) und deren Embryologie. Phyton (Horn, Austria) 33 (2): 179–209
- TEPPNER H & KLEIN E (1998) Etiam atque etiam – *Nigritella* versus *Gymnadenia*: Neukombinationen und *Gymnadenia dolomitensis* spec. nova (Orchidaceae-Orchideae). Phyton (Horn, Austria) 38 (1) 220–224
- TEPPNER H & STER Th (1996) *Nigritella buschmanniae* spec. nova (Orchidaceae-Orchideae) und eine Biografie für Frau A. Buschmann. Phyton (Horn, Austria) 36 (2): 277–294
- TEPPNER H, KLEIN E, DRESCHER A & ZAGULSKI M (1994) *Nigritella carpatica* (Orchidaceae-Orchideae) – ein Reliktdemelit der Ost-Karpaten. Taxonomie, Verbreitung, Karyologie und Embryologie. Phyton (Horn, Austria) 34 (2): 169–187
- TIMPE W & MRKVICKA A (1991) Zur Unterscheidung von *Nigritella nigra* (L.) Rchb. fil. subsp. *austriaca* Teppner & Klein und *Nigritella rhellicani* Teppner & Klein anhand makroskopischer Merkmale. Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 23 (3): 449–466
- WETTSTEIN R (1889) Untersuchungen über *Nigritella angustifolia* Rich. Ber. Deutsche Bot. Ges. 7: 306–317