

Die Gattung *Nigritella* – Rückkehr zu taxonomischer Stabilität

DIETER WENKER

Zusammenfassung

Die Eigenständigkeit der Gattung *Nigritella* wird begründet. Dazu wird eine historische Übersicht über die Beschreibung und Abgrenzung von *Gymnadenia* und verwandten Gattungen geliefert und der Schwerpunkt auf die Arbeiten von RICHARD, 1817, REICHENBACH FIL., 1851, und SCHLECHTER, 1919a, gelegt. Die Systematik innerhalb der Gattung *Nigritella* wird anhand von Konzepten der letzten Jahre von drei verschiedenen Autoren diskutiert. Das Konzept von KREUTZ, 2004, wird etwas modifiziert und vier notwendige Umkombinationen werden vorgenommen. Eine Intergenerische Hybride, vermutlich *Gymnadenia conopsea* × *Nigritella buschmanniae*, wird vorgestellt.

Summary

The justification for *Nigritella* as independent genus is argued. A historical overview on description and delimitation of *Gymnadenia* and related genera is given with emphasis on the publications of RICHARD, 1817, REICHENBACH FIL., 1851 and SCHLECHTER, 1919a. The systematic situation within the genus *Nigritella* is discussed based on concepts of the last years of three different authors. The concept of KREUTZ, 2004, is slightly modified and four new combinations required are performed. An intergeneric hybrid, presumably *Gymnadenia conopsea* × *Nigritella buschmanniae*, is presented.

Einleitung

Die Eigenständigkeit der Gattung *Nigritella* bzw. ihre Zugehörigkeit zu *Gymnadenia* werden nicht erst in den letzten Jahren kontrovers diskutiert. Nach der Beschreibung der Gattung *Nigritella* durch Richard (RICHARD, 1817) wurde die neue Gattung bis Mitte des 19. Jahrhunderts von den folgenden Autoren übernommen aber bereits in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts unterschiedlich beurteilt. Im 20. Jahrhundert, spätestens durch die Arbeit von Schlechter (SCHLECHTER, 1919a) wurde *Nigritella* allgemein als eigenständig akzeptiert. Erst durch die Untersuchung von DNA-Sequenzen als Basis für verwandtschaftliche Beziehungen und Systematik kurz vor der Jahrtausendwende wurde *Nigritella* von vielen Autoren wieder einmal mit *Gymnadenia* vereinigt.

Die anfänglich sehr verbreitete Begeisterung für diese neue Technik in der Systematik führte zu einer deutlichen Überbewertung der Ergebnisse der DNA-Untersuchungen und einer Vernachlässigung der morphologischen Unterschiede. In der Zwischenzeit hat eine gewisse „Sättigung“ und Ernüchterung stattgefunden. Dadurch konnten sich auch kritische Stimmen zum Thema DNA Gehör verschaffen und darauf hinweisen, dass die Analyse sehr kurzer Sequenzen der DNA nicht mehr ist, als eines von vielen Bauteilen des Gesamtbildes. Mit Ausnahme einiger

DNA-Systematiker werden Gattungen wie *Nigritella* und *Coeloglossum* heute aber wieder weitgehend als eigenständig akzeptiert.

Auf die Nichtbeachtung aller Argumente außerhalb der DNA-Sequenzen bei BATEMAN, PRIDGEON & CHASE, 1997 sowie BATEMAN, 2001, hat bereits auf der letzten Wuppertaler Tagung Wucherpfennig (WUCHERPFENNIG, 2002) hingewiesen, der in seiner Arbeit schwerpunktmäßig auf die morphologischen Unterschiede zwischen *Nigritella* und *Gymnadenia* eingegangen ist. Diese Arbeit geht nach der klassischen Systematik auf die Unterschiede des Säulenaufbaus ein und zeigt in der folgenden historischen Übersicht die Positionen der verschiedenen Autoren bei der Beschreibung neuer Gattungen und deren Abgrenzung auf. Im zweiten Teil der Arbeit wird die systematische Stellung der Taxa innerhalb der Gattung *Nigritella* behandelt.

Historische Übersicht

Die Betrachtung der wechselhaften Beurteilung von *Nigritella* in der Taxonomie muss natürlich auf jeden Fall *Gymnadenia* einbeziehen aber auch weitere verwandte Gattungen wie z. B. *Pseudorchis* und *Coeloglossum* berücksichtigen. Detailliert betrachtet werden:

Nigritella nigra (L.) H.G. REICHENBACH FIL. (1851)

Gymnadenia conopsea (L.) R. BROWN (1813)

Pseudorchis albida (L.) A. LÖVE & D. LÖVE (1969)

Coeloglossum viride (L.) C.J. HARTMAN (1820)

Carl von Linné (LINNÉ, 1753) beschreibt bereits alle vier Arten. Dadurch werden die Artnamen als Basionyme festgeschrieben.

Nigritella nigra als *Satyrium nigrum* L.

Gymnadenia conopsea als *Orchis conopsea* L.

Pseudorchis albida als *Satyrium albidum* L.

Coeloglossum viride als *Satyrium viridis* L.

Eine Gattung *Satyrium* im Sinne von Linné gibt es heute nicht mehr. *Satyrium* im heutigen Sinne ist die von Swartz (SWARTZ, 1800) so gefasste Gattung mit 30 bis 50 Arten aus Afrika bis Asien. Der Gattungsname *Satyrium* SWARTZ wurde festgeschrieben (nomen conservandum).

Johann Francisco Seguir (SEGUIR, 1754) beschreibt bereits ein Jahr nach Linné die Gattung *Pseudorchis*.

Pseudorchis albida als *Pseudorchis alpina* SEG.

Der Gattungsname wird gültig beschrieben, der Artname ist ungültig, da anstelle des Epithetons *albida* der neue Name *alpina* verwendet wird.

Der Gattungsname *Pseudorchis* wurde von späteren Autoren lange Zeit nicht beachtet bzw. wohl übersehen. Weder LINDLEY, 1830-1840, noch H.G. REICHENBACH FIL., 1851, zitieren den Namen *Pseudorchis*.

Johann Anton Scopoli (SCOPOLI, 1772) führt alle vier Arten bei *Orchis*.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<i>Orchis nigra</i> SCOP.
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<i>Orchis conopsea</i>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<i>Orchis albida</i> SCOP.
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<i>Orchis virens</i> SCOP.

Er ist der einzige der folgenden Autoren, der die Flora von Seguir und den Namen „*Pseudo-Orchis alpina*“ zitiert.

Olof Swartz (SWARTZ, 1800) übernimmt die Einteilung von Scopoli, korrigiert aber den ungültigen Namen *Orchis virens*.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<i>Orchis nigra</i>
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<i>Orchis conopsea</i>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<i>Orchis albida</i>
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<i>Orchis viridis</i> (L.) CRANTZ

Swartz verwendet den Namen *Satyrium* in anderem Sinne als Linne und beschreibt zu der Gattung sechs neue Arten aus dem südlichen Afrika. Fünf dieser Arten tragen ihre Namen unverändert noch heute, die sechste erwies sich als Synonym der schon 1794 beschriebenen *Satyrium bicornis* (L.) THUNBERG.

Carl Ludwig von Willdenow (WILLDENOW, 1805) begründet die Gattung *Habenaria* mit zwei Arten des tropischen Amerika. Spätere Autoren weiten diese Gattung sehr stark aus.

Für die vier betrachteten Arten verwendet er die gleichen Namen wie Swartz.

Robert Brown (BROWN, 1813) beschreibt neben der Gattung *Gymnadenia* in der gleichen Arbeit *Aceras*, *Goodyera* und *Listera* sowie einige außereuropäische Gattungen. *Gymnadenia conopsea* bekommt ihren auch heute noch gültigen Namen, die drei anderen Arten platziert er bei der Gattung *Habenaria* WILLDENOW.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<i>Habenaria nigra</i> (L.) R. BR.
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. BR.</u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<i>Habenaria albida</i> (L.) R. BR.
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<i>Habenaria viridis</i> (L.) R. BR.

Die Eigenständigkeit der von Brown gegründeten Gattungen *Aceras* (zu *Orchis*) und *Listera* (zu *Neottia*) wird in letzter Zeit ebenfalls kontrovers diskutiert.

Louis Claude Marie Richard (RICHARD, 1817) ist es, der die Gattung *Nigritella* begründet. Da er anstelle des gültigen Epithetons *nigra* den neuen Artnamen *angustifolia* verwendet, ist die Artbeschreibung nicht gültig. Er übernimmt die gerade beschriebene Gattung *Gymnadenia* und fügt ihr weitere Arten hinzu.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<i>Nigritella angustifolia</i> RICH.
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. BR.</u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<i>Gymnadenia albida</i> (L.) RICH.
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<i>Gymnadenia viridis</i> (L.) RICH.

Richard unternahm als junger Botaniker Forschungsreisen nach Mittel- und Südamerika. Er war seit 1795 Professor für Botanik in Paris, bei Erscheinen seiner Arbeit bereits 63 Jahre alt und einer der fähigsten Systematiker seiner Zeit. Er begründet in seiner Arbeit neben *Nigritella* die Gattungen *Anacamptis*, *Cephalanthera*, *Chamorchis*, *Liparis*, *Platanthera* und *Spiranthes*. Er ordnet *Gymnadenia* verwandtschaftlich zwischen *Platanthera* und *Nigritella* ein und liefert eine Abgrenzung zwischen den Gattungen. Dadurch wird die deutlich zu allgemein gehaltene Beschreibung von Brown's *Gymnadenia* präzisiert.

Des weiteren kombiniert er „*Ophrys nidus-avis*“ zu *Neottia* um (heute der Prototypus der Gattung) und gliedert *Listera* bei *Neottia* ein – *Neottia cordata* (L.) RICH. wird in der Welt-Checkliste der Monocotyledonen (GOVAERTS, 2007) als gültiger Name geführt. Seine Arbeit bildet einen der Grundsteine der heutigen Systematik der europäischen Orchideen.

Carl Johann Hartman (HARTMAN, 1820) beschreibt die Gattung *Coeloglossum*.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<i>Nigritella angustifolia</i>
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i></u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<i>Coeloglossum albida</i> (L.) HARTM.
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<u><i>Coeloglossum viride</i> (L.) HARTM.</u>

In einer späteren durch den Sohn bearbeiteten Ausgabe der Flora (HARTMAN, 1879) wird *Pseudorchis albida* als *Gymnadenia albida* geführt.

John Lindley (LINDLEY, 1829) übernimmt *Gymnadenia* und *Nigritella* aber verschiebt die beiden anderen Arten zuerst zu *Platanthera* RICH. .

<i>Nigritella nigra</i>	als	<i>Nigritella angustifolia</i>
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i></u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<i>Platanthera albida</i> (L.) LINDL.
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<i>Platanthera viridis</i> (L.) LINDL.

In der zweiten Ausgabe, 6 Jahre später (LINDLEY, 1835), korrigiert er die beiden letzteren.

Heinrich Gottlieb Ludwig Reichenbach (REICHENBACH PAT., 1830) übernimmt drei Namen von Brown und Richard. Ebenso wie Lindley fällt ihm nicht auf, dass bei *Nigritella* das Epitheton *angustifolia* illegitim ist.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<i>Nigritella angustifolia</i>
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i></u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<i>Habenaria albida</i>
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<i>Himantoglossum viride</i> (L.) RCHB.

Er unterteilt die Gattung *Himantoglossum* SPRENGEL in die Sektionen *Streptogynes* mit *H. viride* (L.) RCHB., *Neottianthe* mit *H. cucullatum* (L.) RCHB. und *Himantoglossum* mit *H. hircinum* SPR. und *H. secundiflorum* (BERTOLONI) RCHB. (= *Neotinea maculata*).

John Lindley (LINDLEY, 1835 und 1830-1840) verschiebt 6 Jahre nach der ersten Bearbeitung die beiden letzteren Arten von *Platanthera* in die nahe verwandte asiatisch-pazifische Gattung *Peristylus* BLUME.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<i>Nigritella angustifolia</i>
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i></u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<i>Peristylus albida</i> (L.) LINDL.
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<i>Peristylus viridis</i> (L.) LINDL.

Ernst Heinrich Friedrich Meyer (MEYER, 1839 und 1848) beschreibt 1839 die Gattung *Leucorchis* und 1848 die Art *Leucorchis albida*. Dieser Name wird von vielen Autoren des 20. Jahrhunderts übernommen, obwohl er ein Synonym des Namens *Pseudorchis* darstellt.

<i>Pseudorchis albida</i>	als	<i>Leucorchis albida</i> (L.) E. MEY.
---------------------------	-----	---------------------------------------

Heinrich Gustav Reichenbach (REICHENBACH FIL., 1851) folgt der Beschreibung von Richard zu *Nigritella*. Er weist aber darauf hin, dass *Nigritella* und *Gymnadenia* sehr nah verwandt sind und er persönlich die von Richard beschriebenen Merkmale (Rostellum mit Viscidium und Bursicula „Drüsenbeutel“) nicht an lebendem Material gesehen hat und bei Herbarexemplaren nicht erkennen kann. Er korrigiert das Art-Epitheton zu „*nigra*“ und kombiniert dadurch zum gültigen Namen um. Auf der Tafel 115 gibt er unter den Pos. 20 und 23 Abbildungen von Richard mit Details zu Säule, Pollinien und Klebscheiben wieder.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<u><i>Nigritella nigra</i></u> (L.) RCHB. FIL.
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i></u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<i>Gymnadenia albida</i>
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<i>Platanthera viridis</i>

Er unterteilt *Gymnadenia* in drei Sektionen: „*Neottianthe*“ mit *G. cucullata* (L.) RICH., „*Eugymnadenia – Leucorchis*“ mit *G. albida* (L.) RICH. und *G. frivaldii* HAMPE sowie „*Pleuradenia*“ mit *G. conopsea* (L.) R. BR. und *G. odoratissima* (L.) RICH..



Abb. 1: H.G. REICHENBACH FIL. (1851) Tafel 115 *Nigritella nigra*

Unsre Abbild. Taf. 115. CCCCLXVII. *Nigritella nigra* Rehb. fil. I. II. Ganze Pflanze. 1. Deckblatt. + 2. Papillen auf Blattrand. + 3. Knospe von vorn. + 3. Dieselbe von hinten. + 5. 6. Raum geöffnete Blüten von vorn. + 7. Dieselbe von hinten. 8. Dergl. noch nicht offen, mit längerem Sporn (ziemlich ähnlich der *N. suaveolens*). + 9. Ausgebreitete Hüllblätter. + 10. Säule mit Sporn. + 11. Lippe und Säule aus Knospe. + 12. Säule aus Knospe, mit randfaltiger Anthere. + 13. Dieselbe der Länge nach durchschnitten durch Narbendeckenfortsatz und Band. + 14—17. Säule von vorn, mit verschiedenen Narbendeckenfortsätzen und Spigen. + 18—19. Säule nach Entfernung der Pollinarien. + 20. Säule nach Ann. Mus. IV. Pl. V. N. 4. Richards Abbildung, damit man seine Ansicht erkenne. 21. Pollinarium. + 22. Dasselbe von der Seite, so gerichtet, wie in seitlich betrachteter Anthere. + 23. Pollinarium nach Ann. Mus. IV. Pl. V. N. 4. + 24. 25. Drüse. + 25. Durchschnitener Fruchtknoten. + 27. 28. Samen. +

Abb. 2: H.G. REICHENBACH FIL. (1851) S. 132 – Text zu Tafel 115 *Nigritella nigra*

Unsre Abbild. Taf. 70. CCCCXII. *Gymnadenia conopsea* RBr. I. Ganze Pflanze. II. III. Aehren mit oberem Stängel. 1. Blüthe von vorn. + 2. Dieselbe von der Seite. + 3. Dsgl. nach Entfernung der 5 Hüllblätter. + 4. Lippe. + 5. Säule von der Seite. + 6. Dieselbe von vorn. + 7. Narbendeckenfortsatz. + 8. 9. Pollinarien. +

a. **inodora**. Taf. 71. CCCCXIII. *Gymnadenia Wahlenbergii* Afz.! I. Ganze Pflanze. 1. Ausgebreitete Hüllblätter. + 2. Säule von vorn. + 3. Pollinarium. +

b. **sibirica**. Taf. 73. CCCCXV. *Gymnadenia sibirica* Turcz! II. Aehre. 2. Ausgebreitete Hüllblätter. + var. *alpina* Turcz! III. Ganze Pflanze. 3. Hüllblätter. +

c. **platyphylla**. Taf. 166. DXVIII. *Gymnadenia conopsea platyphylla*. II. Pflanze ohne Trugknollen.

Abb. 3: H.G. REICHENBACH FIL. (1851) S. 146 – Text zu Tafel 70 *Gymnadenia conopsea*



Abb. 4: H.G. REICHENBACH FIL. (1851) Tafel 70 *Gymnadenia conopsea*

Heinrich Gustav Reichenbach (REICHENBACH FIL., 1856) greift das Thema *Gymnadenia – Nigritella* nach 5 Jahren wieder auf, nachdem er lebendes Material zur Untersuchung bekommen hat. „Baron v. Hausmann in Botzen [– Bozen –] sendete soeben vermöge seiner so oft bewiesenen Gefälligkeit 23 Pflanzen des gemeinen Bräunleins in allen wünschbaren Zuständen“. Der Artikel „Über *Nigritella* Rich.“ Ist nur etwas über eine Seite lang und wirkt beim Lesen wie ein „Schnellschuss“, um jemand anderem zuvorzukommen. Ein Argument dafür ist auch sein Satz: „Drei Stunden lang wurden mit gleicher Geduld eine sehr grosse Anzahl Knospen und Blüthen sorglich betrachtet. Das Resultat war...“.

Er kann die von Richard angegebene Bursicula nicht finden und findet den „Säulenbau von *Satyrium nigrum* L. in keinem Punkte auch nur entfernt von dem der *Gymnadenien* verschieden.“

Es folgt eine kurze Beschreibung des Rostellums. Die Arbeit enthält keine Zeichnung – und das bei einem so hervorragenden Zeichner wie Reichenbach. Ohne Abbildung ist die Argumentation nur schwer nachzuvollziehen.

Nigritella nigra als *Gymnadenia nigra* (L.) RCHB. FIL.

George Bentham (BENTHAM, 1881) sowie

George Bentham & Joseph Dalton Hooker (BENTHAM & HOOKER, 1883) fassen die Gattungen *Nigritella*, *Gymnadenia*, *Platanthera* und Verwandte zu einer Riesengattung *Habenaria* (mit neuer, sehr weit gefasster Definition) zusammen. Viele amerikanische Botaniker haben dieses System bis weit ins zwanzigste Jahrhundert übernommen.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<i>Habenaria nigra</i>
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<i>Habenaria conopsea</i>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<i>Habenaria albida</i>
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<i>Habenaria viridis</i>

Richard von Wettstein (WETTSTEIN, 1889) gibt die konträren Positionen von RICHARD, 1817, und REICHENBACH FIL., 1856, wieder. Auch er vereint *Nigritella* mit *Gymnadenia* und beschreibt daher die zweite *Nigritella*-Art als *Gymnadenia rubra* WETTSTEIN.

Nigritella nigra als *Gymnadenia nigra*

Rudolf Schlechter (SCHLECHTER, 1919a) analysiert die anatomischen Unterschiede und vergleicht sie mit den Gattungsdefinitionen früherer Autoren für *Gymnadenia* und alle verwandten Gattungen (siehe Tabelle 1 und zugehörige Begriffe). Durch seine Arbeit über ostasiatische Orchideen (SCHLECHTER 1919b) hatte er die asiatischen *Gymnadenia*-Arten bereits analysiert und damit auch die Vorarbeiten zur Abtrennung seiner neuen Gattung *Neottianthe* geleistet (außer

Neottianthe cucullata ordnet er noch vier Arten aus China und dem Himalaja dort ein). Außerdem hat er sich detailliert mit den nord- und mittelamerikanischen Arten von *Platanthera* und den verwandten Gattungen beschäftigt. Erst durch diese Arbeit von Schlechter werden *Gymnadenia* und die verwandten Gattungen im heutigen Sinne klar umrissen und gegeneinander durch eindeutige Merkmale abgegrenzt.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<u><i>Nigritella nigra</i></u>
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i></u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<i>Leucorchis albida</i>
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<u><i>Coeloglossum viride</i></u>

Schlechter geht auf die Gattungsbeschreibungen und Abgrenzungen der früheren Autoren detailliert ein. Das Ergebnis ganz kurz zusammengefasst ist: RICHARD, 1817, gibt für *Nigritella* eine Bursicula, aber trotzdem „halb nackte“ Viscidien an. Daraus geht klar hervor, dass er keine „echte“ Bursicula gemeint haben kann, weil diese die Viscidien vollständig einhüllen würde. REICHENBACH, 1856, kann keine echte Bursicula finden und verwirft deshalb *Nigritella* vorschnell. Schlechters eigene Untersuchungen ergeben:



Abb. 5: H.G. REICHENBACH FIL. (1851) Tafel 115 *Nigritella nigra* Ausschnittvergrößerung Pos. 20: Säule nach RICHARD, 1817, „Richards Abbildung, damit man seine Ansicht erkenne“

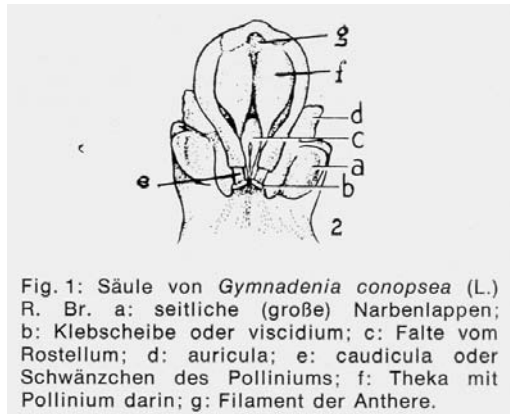


Fig. 1: Säule von *Gymnadenia conopsea* (L.)
R. Br. a: seitliche (große) Narbenlappen; b: Klebscheibe oder viscidium; c: Falte vom Rostellum; d: auricula; e: caudicula oder Schwänzchen des Polliniums; f: Theka mit Pollinium darin; g: Filament der Anthere.

„Das Rostellum bietet auch hier trotz der gegenteiligen Behauptungen gute Merkmale. Der obere Teil steht auch hier als kleines, vorn tief gefurchtes Zäpfchen aufrecht, ist im unteren Teil verbreitert und bildet ein kleines halbrundes waagrecht vorstehendes, leicht konkaves Plättchen, auf dem die beiden nackten, kleinen kreisrunden Klebscheiben ruhen.“

Er vermerkt dazu (S. 268):

„Ich habe dieses Plättchen, da es von den Klebscheiben vollständig überdeckt wird, erst nach langen Untersuchungen gefunden, nach dem ich fast schon als sicher angenommen hatte, daß die Klebscheiben hier frei hervorstehen. Nach seiner Entdeckung an Exemplaren aus der Schweiz wurde es mir dann nicht schwer, es auch allen anderen, sowohl von *N. nigra* (L.) Rchb. f. als auch von *N. rubra* (Wettst.) Richter nachzuweisen. Der scharfsichtige L.C. Richard scheint also auch hier trotz Reichenbachs (fil.) Behauptung wieder Recht zu behalten. ...Nach diesen Befunden muss ich ganz entschieden für die Aufrechterhaltung der Gattung *Nigritella* eintreten.“

Das sagt auch eine ganze Menge zur objektiveren Beurteilung von Reichenbachs „Schnellschuss“. Schlechter kommt zu dem klaren Ergebnis, dass *Nigritella* eine eigenständige Gattung darstellt. Seine Arbeit bestätigt auf eindrucksvolle Art und Weise, wie gründlich er die Problematik analysiert hat.

Gattung	Merkmale
<i>Nigritella</i>	Besitzt laut Richard: eine Bursicula aber trotzdem halbnackte Viscidien – das ist ein Widerspruch in sich! Ziemlich sicher meinte er statt Bursicula die „Plättchen“. Ovarium nicht gedreht, sehr kurz, kürzer als die Sepalen Rostellum am Grunde mit 1 waagrecht abstehenden konkaven Plättchen, darauf die beiden nackten kreisrunden Klebscheiben (Viscidien)
<i>Gymnadenia</i>	Ovarium gedreht, viel länger als die Sepalen Rostellum am Grunde mit 2 senkrechten oder V-förmig divergierenden Plättchen, darauf (am Rand) die beiden nackten länglichen oder linealischen Klebscheiben Mittlerer Narbenlappen reduziert – (Unterschied zu <i>Coeloglossum</i>)
<i>Pseudorchis</i>	Rostellum am Grund ohne Plättchen – (Unterschied zu <i>Gymnadenia</i> und <i>Nigritella</i>) Rostellum ein vorn gefurchtes aufrechtes Zäpfchen, am Grunde beiderseits mit je einem, eine nackte runde Klebscheibe umfassenden Öhrchen Narbe zweilappig, beiderseits des Sporneinganges
<i>Platanthera</i> (Sektion <i>Euplatanthera</i>)	Besitzt laut Richard: kein Rostellum – das ist falsch! Basis der Theken nicht mit den Armen des Rostellums verwachsen (nur <i>Platanthera</i> !) Klebscheiben am Ende des Rostellumbandes – Unterschied zu <i>Pseudorchis</i> , <i>Gymnadenia</i> und <i>Nigritella</i>) Narbe dreilappig, nicht hervorstehend
<i>Habenaria</i>	Antherenkanäle und Rostellumarme verwachsen – (Unterschied zu <i>Platanthera</i>) Rostellum mit kleinem zahnförmigen Frontlappen – (Unterschied zu <i>Bonatea</i>) Klebscheiben am Ende des Rostellumbandes – (Unterschied zu <i>Pseudorchis</i> , <i>Gymnadenia</i> und <i>Nigritella</i>)
<i>Neottianthe</i>	Rostellum am Grund ohne Plättchen Rostellum dreieckig mit eingebogenen Rändern, Klebscheiben zwischen den unteren Rostellumspitzen und den Spitzen der äußeren Antherenfachwand
<i>Coeloglossum</i>	Narbe aus drei zusammenhängenden Teilen aufgebaut Mittlerer Narbenlappen größer als die seitlichen – (Unterschied zu <i>Gymnadenia</i> und <i>Nigritella</i>) Klebscheiben von Häutchen bedeckt (Übergangsform zu Bursicula)
<i>Dactylorhiza</i>	Narbe zusammen mit Sporneingang in einer Höhlung Klebscheiben von Bursicula umgeben – (die einzige Gattung mit handförmigen Wurzelknollen, die eine Bursicula besitzt)

Tab. 1: *Gattungsmerkmale*
nach SCHLECHTER, 1919a , VERMEULEN, 1976 , ergänzt und erweitert

Rostellum (Schnäbelchen)

Das Rostellum wird aus einem Teil der Narbe gebildet. Das Rostellum bildet das Viscidium und die Bursicula. Häufig sichtbar ist die Rostellumfalte, ein gebogenes (gefaltetes) Gewebestück zwischen den Pollinien.

Viscidium (Klebscheibe) – (lateinisch auch “Glandulae”, bei Reichenbach fil. “Drüsen“)

Vom Rostellum gebildet. Das Viscidium kann aus einer oder zwei Klebscheiben bestehen. Die Klebscheiben dienen zur Anheftung der Pollinien an den Bestäuber.

Bursicula (Tasche) – (bei Reichenbach fil. “Drüsenbeutel“)

Kleine Taschen, die das Viscidium umschließen und am hinteren Ende gelenkig mit der Säulchenbasis verbunden sind. Wenn ein Bestäuber die Bursicula berührt, klappt sie nach hinten und gibt das Viscidium frei. Es gibt Gattungen mit einer Bursicula für zwei Viscidien und andere mit 2 getrennten Bursiculae.

Plättchen (Begriff aus SCHLECHTER, 1919a)

Der untere Teil des Rostellums bildet ein (bei *Nigritella*) oder zwei (bei *Gymnadenia*) Plättchen, worauf die beiden Klebscheiben ruhen. Diese Plättchen sind bei *Nigritella* und *Gymnadenia* vorhanden aber deutlich unterschiedlich ausgeprägt.

Arbeiten aus der Zeit von 1920 bis 1960 ergeben keine wesentlichen neuen Gesichtspunkte. Es muss aber noch die letzte Umkombination zu den aktuellen Namen angefügt werden.

Askell & Doris Löve (LÖVE, A. & D. in LÖVE A., 1969) nehmen in einer Arbeit, in der die Chromosomenzahlen verschiedenster Pflanzen gemeldet werden, die Umkombination zu *Pseudorchis albida* sowie für die Subspezies *straminea* vor. Es wird weder eine Begründung gegeben, noch gibt es einen Bezug zu anderen verwandten Arten.

Pseudorchis albida als *Pseudorchis albida* (L.)
A. LÖVE & D. LÖVE

Pieter Vermeulen (VERMEULEN, 1976) beschreibt die Säulchenstruktur von *Gymnadenia*, *Platanthera*, *Habenaria* und verwandten Genera, wobei er auch außereuropäische nahe verwandte Gattungen einbezieht. Seine Arbeit mit Detailzeichnungen und Schnitten bildet zum besseren Verständnis der Verwandtschaftsverhältnisse eine hervorragende Ergänzung zu SCHLECHTER, 1919a. Vermeulen ist ein klarer Verfechter der Aufrechterhaltung der kleineren Gattungen, da sonst *Habenaria* zu einer völlig unübersichtlichen Riesengattung werden würde.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<u><i>Nigritella nigra</i></u>
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i></u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<u><i>Pseudorchis albida</i></u>
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<u><i>Coeloglossum viride</i></u>

Richard M. Bateman, Alec M. Pridgeon et al. (PRIDGEON & BATEMAN, 1997; BATEMAN, PRIDGEON & CHASE, 1997) untersuchen die entwicklungsgeschichtliche Verwandtschaft der Orchideen und definieren als Werkzeug den Vergleich kurzer DNA-Sequenzen.

Die danach vorgenommenen Umkombinationen im Bereich *Orchis*, *Aceras*, *Anacamptis* und *Neotinea* sollen hier nicht diskutiert werden.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<i>Gymnadenia nigra</i>
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i></u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<u><i>Pseudorchis albida</i></u>
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<i>Dactylorhiza viridis</i> (L.)

R.M. BATEMAN,
PRIDGEON & M.W. CHASE

Pseudorchis finden sie mehr in der Verwandtschaft von *Platanthera* als von *Gymnadenia*. Die Integration von *Coeloglossum* in *Dactylorhiza* ist sowohl aus morphologischer wie auch aus blütenbiologischer Sicht nur als blanker Unsinn einzustufen. Die Autoren versuchen seither, ihre Sichtweise der Systematik auch mit Hilfe des Gewichtes ihres Arbeitgebers, des Kew Gardens, in möglichst viele Standardwerke hineinzubringen.

„Die Orchideen Nordrhein-Westfalens“ des AHO-NRW (AHO-NRW, 2001) vertreten das konventionelle systematische Konzept. *Nigritella* als nordisch-alpine Gattung wird nicht betrachtet.

<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i></u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<u><i>Pseudorchis albida</i></u>
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<u><i>Coeloglossum viride</i></u>

„Die Orchideen Deutschlands“ der AHO (ARBEITSKR. HEIM. ORCH., 2005) vertreten ebenfalls das konventionelle systematische Konzept, weisen aber auf die abweichende Systematik nach den DNA-Teilssequenzen hin.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<u><i>Nigritella nigra</i></u>
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i></u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<u><i>Pseudorchis albida</i></u>
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<u><i>Coeloglossum viride</i></u>

Die World Checklist of Monocotyledons (GOVAERTS, 2007) des Royal Botanic Gardens, Kew wird durch viele externe freie Mitarbeiter unterstützt, so dass nicht in allen Fällen die Meinung der Kew-Mitarbeiter automatisch übernommen wird. Zwar werden auch bei der dort vertretenen Systematik die DNA-Untersuchungen vielfach sehr hoch bewertet, aber *Coeloglossum* wird dort beibehalten.

<i>Nigritella nigra</i>	als	<i>Gymnadenia nigra</i>
<i>Gymnadenia conopsea</i>	als	<u><i>Gymnadenia conopsea</i></u>
<i>Pseudorchis albida</i>	als	<u><i>Pseudorchis albida</i></u>
<i>Coeloglossum viride</i>	als	<u><i>Coeloglossum viride</i></u>

Die Arten und Unterarten von *Nigritella*

Nach *Nigritella nigra* (L.) RCHB. FIL. wurde als zweite Art *Nigritella rubra* (WETTSTEIN) K. RICHTER im Jahr 1889 als *Gymnadenia rubra* beschrieben und ein Jahr später zu *Nigritella* umkombiniert. Weitere Taxa wurden Anfang des 20. Jahrhunderts als Varietäten bzw. Subspezies beschrieben. Erst durch RAVNIK, 1978, kam mit *Nigritella lithopolitana* RAVNIK die dritte Art dazu. Inzwischen gibt es fünfzehn im Artrang beschriebene sowie drei in der höchsten Rangstufe als Unterart beschriebene Sippen – von denen nicht alle die jeweilige Rangstufe auch verdienen. Bevor eine Bewertung vorgenommen wird, werden die Sippen alphabetisch in der höchsten beschriebenen Rangstufe aufgezählt. Einige Sippen vermehren sich sexuell, andere apomiktisch. Alle sexuellen Sippen (S) sind diploid mit 40 Chromosomen, die apomiktischen (A) bis auf zwei Ausnahmen tetraploid mit 80 Chromosomen. Die beiden Ausnahmen sind *Nigritella nigra* subsp. *nigra*, triploid mit 60 Chromosomen, und *Nigritella buschmanniae*, pentaploid mit 100 Chromosomen.

- (A) *Nigritella archiducis-joannis* TEPPNER & KLEIN – (TEPPNER & KLEIN, 1985a)
- (A) *Nigritella austriaca* (TEPPNER & KLEIN) P. DELFORGE – (DELFORGE, P. & DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J., 1991)
- (A) *Nigritella buschmanniae* TEPPNER & STER – (TEPPNER & STER, 1996)
- (S) *Nigritella carpatica* (ZAPALOWICZ) TEPPNER, KLEIN & ZAGULSKIJ – (TEPPNER, KLEIN DRESCHER & ZAGULSKIJ., 1994)
- (S) *Nigritella cenisia* FOELSCHKE & GERBAUD – (Foelsche & GERBAUD, 1998)
- (S) *Nigritella corneliana* (BEAUVERD) GÖLZ & REINHARD – (GÖLZ & REINHARD, 1986)
- (S) *Nigritella corneliana* subsp. *bourneriasii* E. & R. BREINER – (BREINER, 1993)

- (A) *Nigritella dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) HEDREN, KLEIN & TEPPNER – (HEDREN, KLEIN & TEPPNER, 2000)
- (S) *Nigritella gabasiana* TEPPNER & KLEIN – (TEPPNER & KLEIN, 1993)
- (S) *Nigritella lithopolitanica* RAVNIK – (RAVNIK, 1978)
- (A) *Nigritella nigra* (L.) REICHENBACH FIL. – (REICHENBACH FIL., 1851)
- (A) *Nigritella nigra subsp. gallica* E. & R. BREINER – (BREINER, 1993)
- (A) *Nigritella nigra subsp. iberica* TEPPNER & KLEIN – (TEPPNER & KLEIN, 1993)
- (S) *Nigritella rhellicani* TEPPNER & KLEIN – (TEPPNER & KLEIN, 1990)
- (A) *Nigritella rubra* (WETTSTEIN) K. RICHTER – (RICHTER, 1890)
- (A) *Nigritella runei* (TEPPNER & KLEIN) C.A.J. KREUTZ – (KREUTZ, 2004)
bzw. *Gymnigritella runei* TEPPNER & KLEIN – (TEPPNER & KLEIN, 1989)
- (A) *Nigritella stiriaca* TEPPNER & KLEIN – (TEPPNER & KLEIN, 1985a)
- (A) *Nigritella widderi* TEPPNER & KLEIN – (TEPPNER & KLEIN, 1985b)

Systematik innerhalb der Gattung *Nigritella*

Es ist allgemein unstrittig und durch die Wahl eines entsprechenden Lectotypus (BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ, 1989) so auch taxonomisch fixiert, dass unter *Nigritella nigra* sensu stricto als Stammart der Gattung die skandinavische triploide Sippe zu verstehen ist. Die in den Alpen früher als *Nigritella nigra* bezeichneten Pflanzen stellen in Wirklichkeit zwei Sippen dar, nämlich die sexuelle *Nigritella rhellicani* und die apomiktische *Nigritella nigra subsp. austriaca*. Über deren Unterscheidung im Feld wurde schon mehrfach berichtet z.B. TIMPE & MRKVICKA, 1991 sowie ALMERS, NEWGER & WENKER, 1996. Es gibt aus den letzten Jahren drei aktuelle Konzepte zur Systematik innerhalb der Gattung.

- DELFORGE, 2005, in der 3. Ausgabe seines Buches
- BAUMANN & LORENZ, 2005, ergänzt durch
BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ, 2006 und LORENZ & PERAZZA, 2004
- KREUTZ, 2004 im Kompendium mit Ergänzungen in der Eurorchis 2005.

Bei Delforge ist *Nigritella* bei *Gymnadenia* eingegliedert. Die Taxa *cenisia*, *bourneriasii* und *gallica* (mit *iberica* als Synonym eingeschlossen) führt er als Varietät, alle anderen im Artrang. Damit führt er auf jeden Fall zu viele Taxa im Artrang, was aber generell seiner Praxis entspricht, da er die Rangstufe der Unterart niemals verwendet. Baumann und Lorenz führen im Artrang lediglich *Nigritella nigra* und *Nigritella rubra*. Alle dunkelblütigen und alle sexuellen Taxa, auch die hellerblütigen,

werden *Nigritella nigra* zugeordnet, alle hellerblütigen Apomikten *Nigritella rubra*. Diese Lösung mit z.B. *N. nigra* subsp. *rhellicani*, subsp. *lithopolitanica* und subsp. *runei* finde ich persönlich ausgesprochen unbefriedigend. Meiner Meinung nach liegt der richtige Weg in der Mitte zwischen den beiden Ansätzen. Genau diesen Weg verfolgt Kreutz mit seinem Ansatz (KREUTZ, 2004), bei dem er die Rangstufe einzelner Taxa noch einmal korrigiert hat (KREUTZ, 2005). Folgende Taxa werden aus dem Konzept von Kreutz ohne jede Änderung übernommen:

Nigritella archiducis-joannis TEPPNER & KLEIN –
(TEPPNER & KLEIN, 1985a)

Nigritella buschmanniae TEPPNER & STER – (TEPPNER & STER, 1996)

Nigritella carpatica (ZAPALOWICZ) TEPPNER, KLEIN & ZAGULSKIJ –
(TEPPNER, KLEIN, DRESCHER & ZAGULSKIJ, 1994)

Nigritella corneliana (BEAUVERD) GÖLZ & REINHARD –
(GÖLZ & REINHARD, 1986)

Nigritella corneliana var. *bourneriasii* (E. & R. BREINER) KLEIN –
(KLEIN, 1996)

Nigritella lithopolitanica RAVNIK – (RAVNIK, 1978)

Nigritella nigra (sensu stricto) (L.) REICHENBACH fil. –
(REICHENBACH fil., 1851)

Nigritella nigra subsp. *austriaca* TEPPNER & KLEIN –
(TEPPNER & KLEIN, 1990)

Nigritella rhellicani TEPPNER & KLEIN – (TEPPNER & KLEIN, 1990)

Nigritella rubra (WETTSTEIN) K. RICHTER – (K. RICHTER, 1890)

Nigritella stiriaca (K. RECHINGER) TEPPNER & E. KLEIN –
(TEPPNER & KLEIN, 1985a)

Nigritella widderi TEPPNER & KLEIN – (TEPPNER & KLEIN, 1985b)

Besprechung der weiteren Taxa

***Gymnigritella runei* TEPPNER & KLEIN**

Dieses skandinavische Taxon wurde von TEPPNER & KLEIN, 1989, als hybridogen entstandene Sippe aus der triploiden *Nigritella nigra* mit Pollen von *Gymnadenia conopsea* (haploid) beschrieben. Nach ihren Untersuchungen enthält die tetraploide Sippe mit 80 Chromosomen alle 60 Chromosomen von *Nigritella nigra* sowie einen einfachen Satz $1n=20$ von *Gymnadenia conopsea*. Das Erscheinungsbild ist sehr ähnlich zu *Nigritella* aber zwei typische Merkmale von *Gymnigritella*-Hybriden treten sehr häufig auf:

- die seitlichen Sepalen sind waagrecht abgespreizt
- die Lippe steht nicht senkrecht nach oben, sondern ist etwas zu einer Seite geneigt.

Da Delforge alle Taxa zu *Gymnadenia* einordnet, ist in seinem Konzept der Name *Gymnadenia runei* korrekt. Baumann und Lorenz kombinieren zu *Nigritella nigra subsp. runei* um, Kreutz zu *Nigritella runei*. Beide Kombinationen werden dem hybridogenen Charakter des Taxons nicht gerecht. Der Name ***Gymnigritella runei* TEPPNER & KLEIN** ist beizubehalten.

***Nigritella gabasiana* TEPPNER & KLEIN**

Das sexuelle diploide Taxon der Pyrenäen und des Kantabrischen Gebirges wurde von TEPPNER & KLEIN, 1993, im Artrang beschrieben. Delforge führt die Sippe im Artrang unter *Gymnadenia*, Baumann und Lorenz kombinieren zu *Nigritella nigra subsp. gabasiana* um, Kreutz übernimmt 2004 den Namen *Nigritella gabasiana* kombiniert dann 2005 zu *Nigritella rhellicani subsp. gabasiana* um. Wenn man das Taxon tatsächlich als Subspezies betrachten will, ist die Kombination von Kreutz als Subspezies von *Nigritella rhellicani* sinnvoll. Den Ansatz von Baumann und Lorenz, alle sexuellen Taxa als Unterarten zur apomiktischen *Nigritella nigra* zu stellen, kann ich nicht nachvollziehen. In seiner Arbeit über die *Nigritellen* der iberischen Halbinsel geht SAEZ, 2004, auch auf den taxonomischen Status der iberischen Taxa ein. Der Artrang von *Nigritella gabasiana* wird dort nicht in Zweifel gezogen und auch so in die Flora Iberica übernommen (SAEZ, 2005). Der Name ***Nigritella gabasiana* TEPPNER & KLEIN** ist beizubehalten.

***Nigritella dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) HEDREN, KLEIN & TEPPNER**

Das Taxon wurde von TEPPNER & KLEIN, 1998, im Artrang als *Gymnadenia dolomitensis* beschrieben und zwei Jahre später zu *Nigritella dolomitensis* umkombiniert. Delforge führt sie im Artrang, LORENZ & PERAZZA, 2004, kombinieren sie als *Nigritella rubra var. dolomitensis* zur Varietät herunter und so erscheint sie auch bei BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ, 2006, sowie KREUTZ, 2004. Das Taxon ist im Artrang ohne Zweifel zu hoch bewertet. Ein entscheidendes Kriterium für die Einstufung als Subspezies ist das Vorkommen reiner Populationen des Taxons. Bei gemeinsamem Vorkommen mit einer zweiten Unterart (also hier *Nigritella rubra subsp. rubra*) dürfen sich keine Übergangspopulationen bilden. Von solchen Übergängen wird zwar mehrfach berichtet, persönlich gesehen habe ich bisher keine. Nach momentanem Kenntnisstand halte ich den Status der Unterart für gerechtfertigt. Die notwendige Umkombination wird hiermit vorgenommen.

***Nigritella rubra* subsp. *dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) D. WENKER & S. WENKER comb. et stat. nov.**

Basionym: *Gymnadenia dolomitensis* TEPPNER & KLEIN – in: *Phyton* (Austria) **38(1)**: 223 (1998)

Syn.: *Nigritella dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) HEDREN, KLEIN & TEPPNER – in: *Phyton* (Austria) **40(2)**: 243 (2000)

Syn.: *Nigritella rubra* var. *dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) LORENZ & PERAZZA – in: *GIROS Notizie* **27**: 8 (2004)

***Nigritella cenisia* FOELSCHE & GERBAUD**

Das Taxon wurde als *Nigritella cenisia* FOELSCHE & GERBAUD, 1998, beschrieben. Dabei handelte es sich um einen Artikel von nur einer Seite in l'Orchidophile, der als „communication provisoire“ lediglich den Namen fixieren sollte. Die eigentliche ausführliche Beschreibung erfolgte ein halbes Jahr später FOELSCHE & GERBAUD, 1999, mit Fotos, der Abbildung des Holotypus, einem Bestimmungsschlüssel der dunkelblütigen Nigritellen und einer Liste von Fundorten.

Schon 2001, bei der vorigen Wuppertaler Tagung, wurde die Sippe in den Pausen und abends kontrovers diskutiert und die Schwierigkeit der Abgrenzung zu *Nigritella rhellicani* von mehreren Tagungsteilnehmern hervorgehoben. DELFORGE, 2003, stuft die Sippe zur Varietät herunter, vergibt dabei allerdings einen neuen Namen als *Gymnadenia rhellicani* var. *robusta* P. DELFORGE. Seine Begründung für den neuen Namen lautet sinngemäß übersetzt: Da im Bereich des Fundortes des Taxons durch Auftreten von Hybriden eine gewisse Unsicherheit der Zuordnung bestünde, würde er es vorziehen, das Taxon neu zu beschreiben und einen neuen gesicherten Holotypus zu definieren. KREUTZ, 2004, übernimmt Delforges Ansicht und kombiniert zu *Nigritella rhellicani* var. *robusta* um. Ein Jahr später, KREUTZ, 2005, korrigiert er die Rangstufe zu *Nigritella rhellicani* subsp. *cenisia*. BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ, 2006, verweisen den Namen *cenisia* in die Synonymie ihrer *Nigritella nigra* subsp. *rhellicani*.

Im Sommer 1999 hatten meine Frau und ich Gelegenheit, uns dieses Taxon in der ersten Julihälfte am locus classicus auf dem Col du Mt. Cenis anzusehen. Wir fanden die Sippe an diversen weiteren Fundorten in den französischen Alpen vom Col du Lautaret über den Col du Galibier bis zur Nordseite des Col du l'Iseran. Besonders hervorzuheben ist eine Population in Italien an der Testa dell Assietta, einem Höhenfahrweg als Verbindung vom Colle delle Finestre nach Sestriere. Alle Populationen von *cenisia* befanden sich in Höhenlagen von 2000 bis 2400 m am Anfang der Hochblüte. *Nigritella rhellicani* war dort knospig bis gerade aufblühend, *Nigritella corneliana* am Ende der Hochblüte bis deutlich abblühend. Nach diesem persönlichen Eindruck der ersten Blühphase und dem Lesen der sehr überzeugenden Beschreibung der Autoren waren wir überzeugt, eine echte Art gesehen zu haben. – Dies führe ich bewusst so detailliert aus, um zu zeigen, wie sehr man sich mit

einem kurzzeitigen Eindruck täuschen kann, auch wenn man eine ganze Reihe von überzeugenden Populationen, jede mit einigen hundert Exemplaren vorfindet. Im letzten Sommer (2006) haben wir ab Mitte Juli mehrere dieser Populationen erneut aufgesucht und ein Bild vorgefunden, das mit dem ersten Eindruck von 1999 wenig gemein hatte. Am locus classicus fanden wir neben weitgehend abgeblühten *corneliana* einige „*cenisia*“ in Hochblüte bis abblühend, *rhellicani* in Hochblüte und eine beträchtliche Zahl von Pflanzen in Hochblüte die in verschiedener Form Merkmale von beiden Sippen besaßen.

Viele Pflanzen besaßen die breiteren und zahlreichen Blätter von „*cenisia*“ aber Blütenstand und Pflanzengröße entsprachen *rhellicani*, andere größere Pflanzen mit „*cenisia*-artigem“ Blütenstand besaßen dafür die schmalen grasartigen Blätter von *rhellicani*. Die typische Blütenfarbe der „*cenisia*“, ein relativ warmes Rot, war nur sehr vereinzelt zu sehen. Offensichtlich dunkeln „*cenisia*“ während der Anthese deutlich nach und nähern sich dem dunklen braunrot von *rhellicani* immer mehr an. Noch gravierender war der Unterschied an der Testa dell Assietta. Statt mehreren hundert fanden wir diesmal nicht eine Pflanze im typischen Rot der „*cenisia*“ und nur wenige Pflanzen, die im Habitus „*cenisia*“ entsprachen. Allerdings wies der vormals schönste Nigritella-Hang im Jahr 2006 starke Schäden durch Bodenerosion auf, so dass insgesamt deutlich weniger blühende Pflanzen zu finden waren. Wir fanden in diesem Teil der Kammstraße ca. 30 Pflanzen, die im Habitus „*cenisia*“ entsprachen, etwa 500 *rhellicani* (mehr als 1999) und, wie beim ersten Besuch, tausende von Edelweiß.

Die korrekte Rangstufe für „*cenisia*“ ist die einer Varietät von *Nigritella rhellicani*. Die Argumentation von DELFORGE, 2003, mit *Nigritella rhellicani* var. *robusta* einen neuen Namen zu vergeben, ist nicht nachvollziehbar. FOELSCH & GERBAUD, 1999, bilden auf S. 453 den von W. Foelsche 1997 gesammelten Holotypus ab. Dabei handelt es sich ohne jeden Zweifel um eine „*cenisia*“. Das gültig beschriebene Epitheton *cenisia* ist damit zwingend für die Rangstufe der Varietät zu verwenden. Die notwendige Umkombination wird hiermit vorgenommen.

***Nigritella rhellicani* var. *cenisia* (FOELSCH & GERBAUD) D. WENKER & S. WENKER comb. et stat. nov.**

Basionym: *Nigritella cenisia* FOELSCH & GERBAUD – in: l'Orchidophile **29(134)**: 248 (1998)

Syn.: *Gymnadenia cenisia* (G. FOELSCH, W. FOELSCH, M. GERBAUD & O. GERBAUD) G. FOELSCH, W. FOELSCH, M. GERBAUD & O. GERBAUD – in: GERBAUD, O: Natural. Belges **80(3)** (Orchid. 12): 374 (1999)

Syn.: *Nigritella rhellicani* subsp. *cenisia* (G. & W. FOELSCH & M. & O. GERBAUD) KREUTZ – in: Eurorchis **17**: 107 (2005)

Syn.: *Gymnadenia rhellicani* var. *robusta* P. DELFORGE – in: Natural. Belges **84** (Orchid. 16): 127 (2003)

Syn.: *Nigritella rhellicani* var. *robusta* (P. DELFORGE) KREUTZ – Kompendium Eur. Orchid. 78 (2004)

Anmerkung: Die unterschiedliche Zitierweise der Autorennamen ist den Originalpublikationen entnommen.

***Nigritella nigra* subsp. *iberica* TEPPNER & KLEIN und subsp. *gallica* E. & R. BREINER**

Im Jahr 1993 wurden unabhängig voneinander zwei neue Unterarten von *Nigritella nigra* aus den Pyrenäen und aus den französischen Alpen beschrieben. TEPPNER & KLEIN, 1993, beschreiben neben der sexuellen *Nigritella gabasiana* die apomiktische *Nigritella nigra* subsp. *iberica* aus den Pyrenäen. In den Pyrenäen und auf der ganzen iberischen Halbinsel kommen keine weiteren *Nigritella*-Sippen vor. Auf dem mir vorliegenden Vorausabdruck der Arbeit ist das Datum 26.7.1993 angegeben, die Zeitschrift Phytion erschien erst Anfang 2004.

Das Ehepaar Breiner (BREINER, 1993) beschreibt ebenfalls eine apomiktische Unterart *Nigritella nigra* subsp. *gallica* aus den französischen Alpen von Alpe d'Huez (Holotypus), geben aber noch weitere Fundorte aus den französisch-italienischen Alpen an. An dieser Stelle der Publikation wird es problematisch. Bei den Daten, die nicht von Alpe d'Huez stammen, ist eindeutig auch Material der 5 Jahre später beschriebenen *Nigritella* „*cenisia*“ enthalten. Bei Abb. 8 und Herbarbelegen 2 in dieser Arbeit (beide vom Col. du Mt. Cenis) handelt es sich um „*cenisia*“. Breiners Holotypus, sowie die Fotos und Beschreibungen der Pflanzen von Alpe d'Huez beziehen sich ebenso eindeutig auf eine Sippe aus der Verwandtschaft von *Nigritella nigra* subsp. *austriaca*.

Die beiden Beschreibungen aus den Pyrenäen und den französischen Alpen warfen sofort zwei Fragen auf. Kann man beide Taxa morphologisch voneinander unterscheiden oder sind sie vielleicht identisch? Wodurch unterscheiden sich die beiden Sippen von der subsp. *austriaca*?

Ein als wesentlich angegebene Merkmal für die subsp. *gallica* ist die abweichende kräftiger rote Blütenfärbung. Zur Veränderung der Blütenfarbe während der Anthese nimmt Klein (KLEIN, 1996) Stellung. Er verweist auf das erhebliche Nachdunkeln der dunkelblütigen *Nigritella*-Arten durch eine hohe Konzentration anaboler Enzyme gegenüber geringer (oder keiner) Aktivität kataboler Enzyme, was zu einem deutlichen Konzentrationsanstieg an Cyanidinfarbstoffen führt (siehe auch *Nigritella rhellicani* var. *cenisia*). Klein vermutet, dass die hellere Rotfärbung von „*gallica*“ auf mehrheitlich frisch aufgeblühte Pflanzen zurückzuführen sei. Nach Untersuchung des Holotypus von „*gallica*“ und eigenen Untersuchungen in den französischen Alpen kommt Klein zu dem Ergebnis, „*gallica*“ sei ein Synonym der subsp. *austriaca*.

Bei der Erstbeschreibung der *subsp. iberica* gingen TEPPNER & KLEIN, 1993, davon aus: „*N. n. subsp. iberica* ist offensichtlich ein Endemit der Pyrenäen“ (S. 205) und ist räumlich von der *subsp. austriaca* der Ostalpen weit getrennt. Durch die Beschreibung von „*gallica*“ im gleichen Jahr gab es nun eine weitere Sippe in der Mitte der Verbreitungslücke. Zwei Jahre später ordnete Jacquet (JACQUET, 1995) in der 3. Auflage der Verbreitungsübersicht der französischen Orchideen die Nigritellen des französischen Zentralmassivs bei *Nigritella nigra subsp. iberica* ein. KLEIN UND DRESCHER, 1996, publizieren eine detaillierte Untersuchung dieser Nigritellen. Tatsächlich kommt die sexuelle *Nigritella rhellicani* im Zentralmassiv nicht vor. Alle dort gefundenen Populationen gehören zum apomiktischen *austriaca*-Komplex mit 80 Chromosomen. Dieses Ergebnis verwundert zuerst einmal, da die *austriaca*-Sippen streng an Kalk gebunden sind, und es den in den vulkanischen Gesteinen des Massif Central nicht gibt. KLEIN & DRESCHER, 1996, untersuchen die Böden, auf denen Nigritellen wachsen, und finden heraus, dass *Nigritella* ausschließlich auf Basalt-Verwitterungsböden vorkommt, bei denen durch die Verwitterung laufend Calcium und basenbildende Ionen nachgeliefert werden. Die gemessenen Werte für Calcium, Basensättigung und Acidität entsprechen weitgehend den Verhältnissen von Alpe d’Huez, während in den Ostalpen auf Rasen über Kalkgestein noch deutlich höhere Konzentrationen an Calcium gemessen wurden.

Da die Unterschiede in den Blütenmaßen zwischen Alpen, Zentralmassiv und Pyrenäen keine Abgrenzung zwischen den Sippen erlauben, ordnen Klein und Drescher nun alle Populationen *Nigritella nigra subsp. austriaca* zu und führen *subsp. iberica* und *subsp. gallica* als Synonyme dazu. Wieder zwei Jahre später, TEPPNER & KLEIN, 1998, im Rahmen ihrer diverser Umkombinationen von *Nigritella* zu *Gymnadenia* erscheint neben *Gymnadenia nigra subsp. austriaca* auch *Gymnadenia nigra subsp. iberica* mit dem Kommentar, dass Teppner nach wie vor der Meinung sei, die *subsp. iberica* als eigene Subspezies zu unterscheiden und dass diese Meinung durch erste Allozymstudien von Hedren gestützt werde. Die Ergebnisse der Allozymuntersuchungen wurden noch einmal zwei Jahre später publiziert (HEDREN, KLEIN & TEPPNER, 2000) Darin wird generell wieder der Name *Nigritella* benutzt und es werden klare Unterschiede bezüglich der Allozymdaten zwischen den Subspezies *austriaca* und *iberica* gefunden. Inzwischen liegen noch detailliertere Fundortdaten vor, BOURNERIAS, PRAT et al., 2005, die zeigen, dass von den Alpen über das Massif Central bis zu den Pyrenäen bei der Verbreitung des Taxons *austriaca* s.l. keine Verbreitungslücke besteht. *Nigritella rhellicani* kommt weder im Massif Central noch in den Pyrenäen vor. In den Pyrenäen wird sie durch *Nigritella gabasiana* vertreten.

Falls „*gallica*“ und „*iberica*“ als eigenständig zu betrachten sind, ist es klar, dass sie nahe verwandt mit *austriaca* und diesem Taxon unterzuordnen sind.

Für die taxonomische Einstufung der Sippen sind folgende Kriterien wichtig:

- 1) Sind „*gallica*“ und „*iberica*“ identisch oder verschieden ?
- 2) Wird die Bezugssippe „*austriaca*“ als Art oder als Unterart betrachtet ?
- 3) Erfolgt die Zuordnung zur Gattung *Nigritella* oder zu *Gymnadenia* ?

Aus diesen Möglichkeiten ergeben sich die verschiedenen Einstufungen durch unterschiedliche Autoren in den letzten Jahren. Falls „*gallica*“ und „*iberica*“ identisch sein sollten, lautet die Frage, welcher von beiden Namen besitzt Priorität? Durch die Publikation des Vorabdrucks ist der Name *Nigritella nigra subsp. iberica* der ältere. Lediglich KREUTZ, 2004 stuft „*gallica*“ als prioritätsberechtigend ein, was aber auf einem Irrtum und nicht auf zusätzlichen Informationen beruht (KREUTZ, persönliche Mitteilung). SAEZ, 2004 und 2005, kombiniert die spanische Sippe zu *Nigritella austriaca subsp. iberica* um und führt sie so auch in der Flora Iberica. FOELSCH, 1999, führen „*iberica*“ als Varietät und kombinieren zu *Gymnadenia austriaca var. iberica* um.

BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ, 2006, erwähnen bei *Nigritella nigra subsp. austriaca* in einem kurzen Absatz: „*N. nigra subsp. iberica*: morphologisch nicht unterscheidbar ($2n=80$), erscheint nach ersten Allozymuntersuchungen genotypisch von *subsp. austriaca* gut abgesetzt.“

Auch wenn nach den Allozymuntersuchungen die Taxa „*austriaca*“ und „*iberica*“ unabhängig voneinander aus *Nigritella nigra* hervorgegangen sind und damit nach ihrer Entstehungsgeschichte gleichrangig sein sollten, halte ich es für einen praxisnahen und pragmatischen taxonomischen Ansatz für überzogen, ihnen nur deshalb beiden den Status einer Unterart von *Nigritella nigra* zuzubilligen. *Nigritella nigra subsp. austriaca* ist der älteste Name aus diesem Komplex und der Rang einer Unterart von *Nigritella nigra* die angemessene Rangstufe. Das Taxon „*iberica*“ ist morphologisch und felddbotanisch nicht signifikant verschieden aber unter Berücksichtigung der unterschiedlichen Entstehung und des eigenen Areals ist sie sinnvoll als Varietät von *Nigritella nigra subsp. austriaca* einzustufen und wird deshalb entsprechend umkombiniert.

***Nigritella nigra subsp. austriaca var. iberica* (TEPPNER & KLEIN) D. WENKER & S. WENKER comb. et stat. nov**

Basionym: *Nigritella nigra subsp. iberica* TEPPNER & KLEIN – in: Phytion (Austria) **33(2)**: 192-193 (1993) [1994; Vorausabdruck 26.7.1993]

Syn.: *Nigritella austriaca subsp. iberica* (TEPPNER & KLEIN) L. SAEZ – in: Anal. Jard. Bot. Madrid **61(1)**: 87 (2004)

Syn.: *Nigritella rhellicani subsp. iberica* (TEPPNER & KLEIN) KERGUELEN – in: Bull. Assoc. d’Informatique Appl. Bot. [Marseille], **1**: 183 (1994)

Syn.: *Gymnadenia nigra subsp. iberica* (TEPPNER & KLEIN) TEPPNER & KLEIN – in: Phytion (Austria) **38(1)**: 222 (1998)

Syn.: *Gymnadenia austriaca var. iberica* (TEPPNER & KLEIN) G. & W. FOELSCH – in: Journ. Eur. Orch. **31(4)**: 803 (1999)

Das von Breiner von Alpe d'Huez beschriebene Taxon „*gallica*“ weist einige Parallelen zum Taxon „*cenisia*“ auf. Beide Taxa unterscheiden sich von ihrer Stammsippe durch die besonders starke Farbveränderung während der Anthese. „*cenisia*“ fällt durch die größeren Blütenstände auf, „*gallica*“ durch die besonders breiten, relativ großen Lippen.

Meine Frau und ich haben 1997 und 1999 (zweimal im Abstand von 10 Tagen) die von BREINER, 1993, beschriebene Population bei Alpe d'Huez untersucht. Herr Breiner hatte uns freundlicherweise die Fundstellen besonders typischer Populationen beschrieben und Fotos von typischen Pflanzen geschickt. Wir fanden Pflanzengruppen, die eindeutig zur Verwandtschaft von „*austriaca*“ gehörten, sich aber von denen aus Südtirol, Österreich oder Bayern deutlich unterschieden. Die Blühfolge fanden wir, wie von Breiner beschrieben: „*gallica*“ war am 29.06.99 voll aufgeblüht, *corneliana* zur Hälfte bis zwei Drittel offen, Hybriden *corneliana* × *rhellicani* zu einem Drittel offen, *rhellicani* knospig bis aufblühend. Bei „*gallica*“ fiel uns sofort die eigentümliche Farbe der Blütenstände auf. Sie entsprachen gar nicht dem von Breiner beschriebenen rot, sondern besaßen ein schwer beschreibbares braunrot, das wir so bisher weder bei *rhellicani* noch bei *austriaca* schon einmal gesehen hatten. Auffällig waren außerdem die sehr breiten, relativ großen Lippen. Ca. 5 bis 6 km östlich am Col de Sarenne fanden wir auf einem länger beschatteten Hang einige wenige erst frisch aufgeblühte „*gallica*“. Diese Pflanzen zeigten noch die von Breiner beschriebene Rotfärbung. Nach ca. 10 Tagen haben wir die Populationen in Alpe d'Huez erneut aufgesucht. Bei „*gallica*“ begannen einige Pflanzen bereits abzublühen. In diesem Zustand hatten wir sie auch 1997 vorgefunden. Die Farbe der Blüten war der Farbe von *rhellicani* wesentlich ähnlicher geworden. Bei Pflanzen, die schon teilweise abblühten, waren die Lippen immer noch breit und lang ausgestreckt, während Sepalen und Petalen deutlich welkten. Pflanzengruppen, die mit diesen Merkmalen übereinstimmten, fanden wir auch an der Südseite des Galibier und, wie von Herrn Breiner vorher ausdrücklich betont, auch auf dem Col du Mt. Cenis am locus classicus von *cenisia*. Dort fanden wir „*gallica*“ abblühend, „*cenisia*“ etwa halb aufgeblüht und *rhellicani* knospig bis aufblühend. Wir betrachten analog zu „*cenisia*“ in Relation zu *rhellicani* das Taxon „*gallica*“ taxonomisch als lokale abweichende Varietät von *Nigritella nigra subsp. austriaca* und nehmen daher die entsprechende Umkombination vor.

***Nigritella nigra subsp. austriaca* var. *gallica* (E. & R. BREINER) D. WENKER & S. WENKER comb. et stat. nov**

Basionym: *Nigritella nigra subsp. gallica* E. & R. BREINER – in: Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **25(4)**: 471 (1993)

Syn.: *Nigritella rhellicani subsp. gallica* (E. & R. BREINER) KERGUELEN – in: Bull. Assoc. d'Informatique Appl. Bot. [Marseille], **1**: 183 (1994)

Syn.: *Gymnadenia austriaca* var. *gallica* (E. & R. BREINER) P. DELFORGE – in: Natural. Belges **79(4)**: 255 (1998)

Gymnigritella-Hybride mit *Nigritella buschmanniae*?

Hybriden mit apomiktischen Nigritellen sind naturgemäß wesentlich seltener als mit sexuellen. Es sind bisher einige Hybriden zwischen *Gymnadenia* (meistens *G. conopsea*) und apomiktischen Nigritellen gefunden und dokumentiert worden. Eine Übersicht findet sich bei GERBAUD & SCHMID, 1999, sowie FOELSCH, 1999.

Im Juli 2001 machten meine Frau und ich Urlaub in der Lombardei in der Gegend des Gavia Passes. Dort waren wir mit Uwe Lünsmann (Wuppertal) verabredet, um gemeinsam den locus classicus von *Nigritella buschmanniae* bei Madonna di Campiglio zu besuchen. Das Jahr 2001 war in dieser Region ein besonders schneereiches und daher die Vegetation im Bereich Stilfser Joch und Gavia Pass gegenüber anderen Jahren deutlich zurück. Am 25.07.2001 besuchten Uwe Lünsmann und ich den Fundort von *Nigritella buschmanniae*, der etwa 2300 bis 2400 m hoch liegt. Wir fanden *Nigritella buschmanniae* in Hochblüte, *Nigritella rhellicani* und *Gymnadenia conopsea* meist noch knospig, teilweise aufblühend. Am Rande der *buschmanniae*-Population, auf einem Hangstück mit aufgeblühten *buschmanniae*, knospigen *rhellicani* und aufblühenden *Gymnadenia conopsea* fanden wir zwei gerade aufblühende *Gymnigritellen*, die wir auf keinen Fall der Hybride *Gymnadenia conopsea* × *Nigritella rhellicani* zuordnen konnten. *Nigritella buschmanniae* ist pentaploid mit 100 Chromosomen. Eine Hybride mit *Gymnadenia* müsste demnach 120 Chromosomen besitzen. Farbe, Aufblühzustand und Blütenform der abgebildeten Hybride sprechen für *Nigritella buschmanniae* als Elternart. Um den Beweis zu führen, müsste die Chromosomenzahl untersucht werden. Es kann nicht gänzlich ausgeschlossen werden, dass es sich um eine ungewöhnliche Farbausprägung der Hybride *Gymnadenia conopsea* × *Nigritella rhellicani* handelt. Dass diese Hybride in ihrer Ausprägung und Farbe z.B. auf der Seiser Alm sehr vielgestaltig ist, liegt daran, dass dort als potentieller Nigritella-Elternteil die vielen verschiedenen Farbformen von *rhellicani* vorkommen. In anderen Regionen, wie z.B. dort an der Brenta, wo die Farbausprägung von *Nigritella rhellicani* einheitlich dunkel ist, ist die Farbe der abgebildeten Hybride für den Elternteil *rhellicani* als sehr unwahrscheinlich einzustufen.

Als Fazit und Wichtung der verschiedenen Möglichkeiten nehmen wir an, dass die abgebildete Hybride *Gymnadenia conopsea* × *Nigritella buschmanniae* darstellt.

Schlussbetrachtung

Die Gattung *Nigritella* ist von *Gymnadenia* gut abgegrenzt und klar als eine eigenständige Gattung einzustufen. Das gleiche gilt für die Gattungen *Pseudorchis* und *Neottianthe*. *Coeloglossum* ist auf keinen Fall mit *Dactylorhiza* zu vereinigen. Innerhalb der Gattung *Nigritella* gibt es elf Arten, zwei Unterarten und vier Varietäten – dazu kommt die hybridogene skandinavische Art *Gymnigritella runei*.



Foto 1: *Nigritella rhellicani* var. *cenisia* – Testa dell Assietta (Piemont, Italien) ; 30.06.1999 ; ganze Pflanze, gerade aufblühend



Foto 2: *Nigritella rhellicani* var. *cenisia* – locus classicus am Col Mt. Cenis (Savoyen, Frankreich) ; 04.07.1999 ; 2 Blütenstände



Foto 3: *Nigritella rhellicani* var. *cenisia* – locus classicus am Col Mt. Cenis (Savoyen, Frankreich) ; 04.07.1999 ; Blütenstand

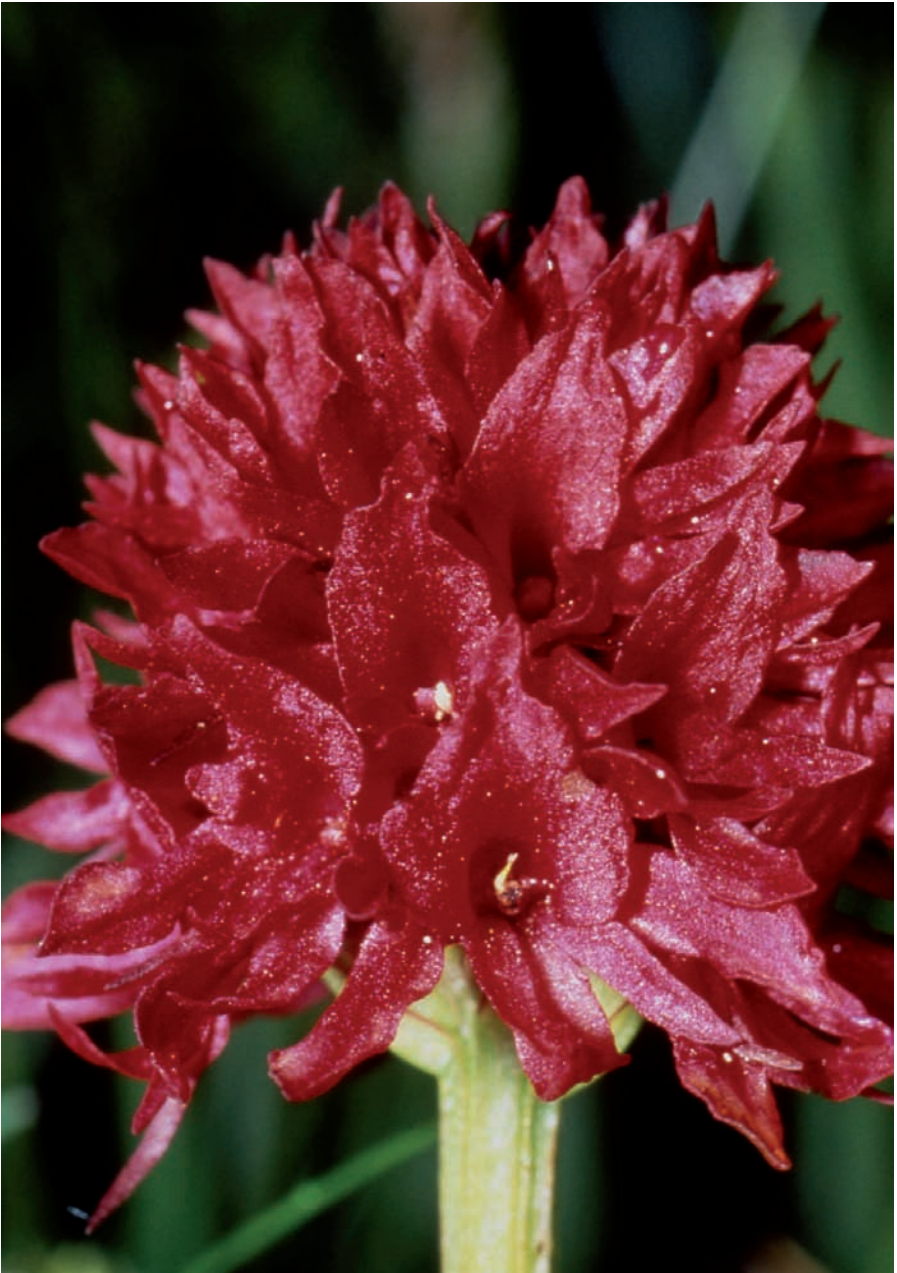


Foto 4: (Foto: R. Breiner) *Nigritella nigra* subsp. *austriaca* var. *gallica* – locus classicus bei Alpe d'Huez (Isere, Frankreich); ohne Datum ; Blütenstand mit dem von Breiner beschriebenen Rot



Foto 5: *Nigritella nigra* subsp. *austriaca* var. *gallica* – Col de Sarenne östl. Alpe d'Huez (Isere, Frankreich) ; 29.06.1999 ; zu 2/3 aufgeblühte Pflanze ; Blütenstand mit dem von Breiner beschriebenen Rot



Foto 6: *Nigritella nigra* subsp. *austriaca* var. *gallica* – locus classicus bei Alpe d'Huez (Isere, Frankreich) ; 10.07.1997 ; Blütenstand beginnt abzublühen ; Farbe viel bräunlicher



Foto 7: *Nigritella nigra* subsp. *austriaca* var. *gallica* – locus classicus bei Alpe d'Huez (Isere, Frankreich) ; 12.07.1997 ; Blütenstand deutlich abblühend ; breite Lippen noch vorhanden



Foto 8: *Nigritella nigra* subsp. *austriaca* – Seiser Alm (Südtirol, Italien) ; 15.07.1995 ; Blütenstand, aufblühende Pflanze zum Farbvergleich



Foto 9: *Nigritella buschmanniae* – Le Crosset oberhalb Madonna di Campiglio (Trentino, Italien) ; 25.07.2001 ; ganze Pflanze



Foto 10: *Nigritella buschmanniae* – Le Crosset oberhalb Madonna di Campiglio (Trentino, Italien) ; 25.07.2001 ; Blütenstand



Foto 11: *Nigritella buschmanniae* – Le Crosset oberhalb Madonna di Campiglio (Trentino, Italien) ; 25.07.2001 ; Blütenstand



Foto 12: 2 *Gymnigritellen* und *Nigritella rhellicani* – Le Crosset oberhalb Madonna di Campiglio (Trentino, Italien) ; 25.07.2001



Foto 13: *Gymnigritella* – Le Crosset oberhalb Madonna di Campiglio (Trentino, Italien) ; 25.07.2001 ; *Gymnadenia conopsea* × *Nigritella buschmanniae* (?) ; Blütenstand Pflanze 1



Foto 14: *Gymnigritella* – Le Crosset oberhalb Madonna di Campiglio (Trentino, Italien) ; 25.07.2001 ; *Gymnadenia conopsea* × *Nigritella buschmanniae* (?) ; Blütenstand Pflanze 2

Literatur

- AHO-NRW [Hrsg.] (2001): Die Orchideen Nordrhein-Westfalens – Düsseldorf (335 S.)
- ALMERS, L. & NEWGER, K. & WENKER, D. (1996): Die Gattung *Nigritella* - ein allgemeiner Überblick - sowie einige Funde in den Süd- und Ost-Alpen – Ber. Arbeitskrs. Heim. Orch. 13(1): 41-60
- ARBEITSKREISE HEIMISCHE ORCHIDEEN [Hrsg.] (2005): Die Orchideen Deutschlands – Uhlstadt-Kirchhasel
- BATEMAN, R.M. (2001): Evolution and classification of European orchids: insights from molecular and morphological characters – Journ. Eur. Orch. 33(1): 33-119
- BATEMAN, R.M. & PRIDGEON, A.M. & CHASE, M.W. (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. & KÜNKELE, S. & LORENZ, R. (1989): Die nomenklatorischen Typen der von LINNAEUS veröffentlichten Namen europäischer Orchideen – Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 21(3): 355-700 ; S. 624-625
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. & LORENZ, R. (2006): Die Orchideen Europas – Stuttgart (333 S.) 130-138
- BAUMANN, H. & LORENZ, R. (2005): Beiträge zur Taxonomie europäischer und mediterraner Orchideenarten – Journ. Eur. Orch. 37(3): 705-743
- BENTHAM, G. (1881): Notes on Orchideae – J. Linn. Soc. 18: 281-360; Subtribus Habenariaeae 352-357
- BENTHAM, G. & HOOKER, J.D. (1883): Genera Plantarum ad exemplaria imprimis in herbariis Kewensibus servata definita auctoribus G. Bentham & J.D. Hooker, – Vol. 3, (Orchideen S. 460-636) Subtribus Habenariaeae S. 622-629
- BOURNERIAS, M. & PRAT, D. et al. (Collectif SFO) (2005): Les Orchidees de France, Belgique et Luxembourg – Meze ; 2.ed. (504 S.) S. 183-191
- BREINER, E. & R. (1993): Beiträge zur Gattung *Nigritella* in den Westalpen – Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 25(4): 467-487
- BROWN, R. (1813): in W.T. AITON: Hortus Kewensis or a Catalogue of the Plants cultivated in the Royal Botanic Garden at Kew Vol. 5 – London: Orchidaceae S. 188-220
- DELFORGE, P. (1998): Contribution taxonomique et nomenclaturale au genre *Gymnadenia* (*Orchidaceae*) – Natural. Belges 79(4): 251-256
- DELFORGE, P. (2003): La Nigritelle robuste du Mont Cenis (Savoie, France) – Natural. Belges 84 (Orchid. 16): 117-132
- DELFORGE, P. (2005): Guide des Orchidees d'Europe d'Afrique du Nord et du Proche-Orient – Lausanne, Paris 3. Aufl.
- DELFORGE, P. & DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. (1991): Contributions taxonomiques et nomenclaturales aux orchidees d'Europe (Orchidaceae) – Natural. Belges 72(3): 99-101
- FOELSCH, G. & W. (1999): “Une fleur pour la Chanousia” – Die intragenerischen Hybriden der Gattung *Gymnadenia* R. Br. – Journ. Eur. Orch. 31(4): 795-836
- FOELSCH, G. & W. & GERBAUD, M. & O. (1998): *Nigritella cenisia* FOELSCH & GERBAUD species nova, Nouvelle espece de France et d'Italie (communication provisoire) – l'Orchidophile 29(134): 248
- FOELSCH, G. & W. & GERBAUD, M. & O. (1999): *Nigritella cenisia* FOELSCH & GERBAUD – Journ. Eur. Orch. 31(2): 441-494
- GERBAUD, O. (1999): Considerations sur les Nigritelles et les hybrides qu'elles forment entre elles – Natural. Belges 80(3) (Orchid. 12): 372-386

- GERBAUD, O. & SCHMID, W. (1999): Die Hybriden der Gattungen *Nigritella* und/oder *Pseudorchis* – Cahiers SFO 5: 132 S.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. (1986): Statistische Untersuchungen an alpinen und skandinavischen Orchideen – J.ber. Nat.wiss. Ver. Wup. 39: 36-47
- GOVAERTS, R. [Compiler] (2007): World Checklist of Monocotyledons ; Royal Botanic Gardens, Kew – www.kew.org/wcsp/home.do
- HARTMAN, C.J. (1820): Handbok i Skandinaviens Flora innefattande Sveriges och Norrignes Vexter, till och med Mossorna – Stockholm: (489 S.) Orchidaceae S. 322-333
- HARTMAN, C.J. ; [ed.] HARTMAN, C. FIL. (1879): Handbok i Skandinaviens Flora innefattande Sveriges och Norrignes Vexter, till och med Mossorna – 11. Auflage, Stockholm: (626 S.) Orchidaceae S. 385-399
- HEDREN, M. & KLEIN, E. & TEPPNER, H. (2000): Evolution of Polyploids in the European Orchid Genus *Nigritella*: Evidence from Allozyme Data – Phytion (Austria) 40(2): 239-275
- JACQUET, P. (1995): Une Répartition des Orchidées Sauvages de France – SFO; 3.ed. (100 S.) S. 60-61
- JACQUIN, N.J. (1774): Florae austriacae sive Plantarum selectarum in Austriae archiducatu sponte crescentium, icones, ad vivum coloratae, et descriptionibus, ac synonymis illustratae – Wien Tom. 2: (60S.) S. 23
- KERGUELEN, M. (1994): Compléments et corrections à l'index synonymique de la flore de France – Bull. Assoc. d'Informatique Appl. Bot. [Marseille], 1 : [129]-189
- KLEIN, E. (1996): Die Blütenfärbung in der Gattung *Nigritella* (*Orchidaceae-Orchideae*) und ihre taxonomische Relevanz, inkl. einer Neukombination – Phytion (Austria) 36(1): 53-62
- KLEIN, E. & DRESCHER, A. (1996): *Nigritella nigra* (*Orchidaceae – Orchideae*) im Massif Central (Frankreich) – Phytion (Austria) 36(2): 231-250
- KREUTZ, C.A.J. (2004): Kompendium der Europäischen Orchideen / Catalogue of European Orchids – Landgraaf: 79
- KREUTZ, C.A.J. (2005): Korrekturen und Ergänzungen zum Kompendium der Europäischen Orchideen (Catalogue of European orchids) – Eurorchis 17: 97-128
- LINDLEY, J. (1829): Synopsis of the British Flora, arranged according to the natural orders, containing vasculares, or flowering plants – London: Orchidaceae S. 256-263
- LINDLEY, J. (1835): Synopsis of the British Flora, arranged according to the natural orders, containing vasculares, or flowering plants – 2nd ed. London: 261
- LINDLEY, J. (1830-1940): Genera & Species of Orchidaceous Plants: 275, 281, 299 – [Reprint: Dehra Dun, 1983]
- LINNÉ, C. (1753): Species Plantarum Tom. 2: 942-944 – [Reprint: London, 1959]
- LORENZ, R. & PERAZZA, G. (2004): Studio sulla sistematica delle *Nigritelle* rosse nelle Dolomiti – GIROS Notizie 27: 1-10
- LÖVE, A. & D. in LÖVE, A. (1969): IOPB Chromosome number reports –Taxon 18: 310-315 ;
- MEYER, E.H.F. (1839): Preussens Pflanzengattungen – nach Familien geordnet – Königsberg: (278 S.) S. 50
- MEYER, E.H.F. (1848): in C.A. PATZE, E.H.F. MEYER & L. ELKAN: Flora der Provinz Preussen – Königsberg: (599 S.) S. 91
- PRIDGEON, A.M. & BATEMAN, R.M. & COX, A.V. & HAPEMAN, J.R. & CHASE, M.W. (1997): Phylogenetics of the 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 lithopolitana* – Acta Bot. Croatica 37: 225-228
- REICHENBACH, H.G.L. PAT. (1830): Flora Germanica excursoria ex affinate regni vegetabilis naturali disposita, sive principia synopsis plantarum in Germania terrisque in Europa media adjacentibus sponte nascentium culturamque frequentius – Leipzig (Orchidaceae Bd.1: S. 118-135 + 140[17]-140[20])
- REICHENBACH, H.G. FIL. (1851): Die Orchideen der deutschen Flora nebst denen des übrigen Europas, des ganzen russischen Reiches und Algiers, also ein Versuch einer Orchideographie Europas – Leipzig deutsche Ausgabe (240 S. und 170 Tafeln)
- REICHENBACH, H.G. FIL. (1856): Über *Nigritella* Rich. – Bonplandia 4: 320-321
- RICHARD, L.C.M. (1817): De Orchideis Europaeis Annotationes – Paris (39 + 7 S.)
- RICHTER, K. (1890): Plantae Europaeae – Enumeratio systematica et synonymica Plantarum phanerogamicarum in Europa sponte crescentium vel mere inquilinarum – Leipzig, Vol. 1: 278
- SAEZ, L. (2004): The genus *Nigritella* (Orchidaceae) in the Iberian Peninsula – Anal. Jard. Bot. Madrid 61(1): 81-90
- SAEZ, L. (2005): *Nigritella* Rich. S. 88-92 – In: Castroviejo, S. & Lainz, M. et al. [eds.]: Flora Iberica Vol. 21 *Iridaceae – Orchidaceae*: (263 S. + 100 Farbatfeln)
- SCHLECHTER, R. (1919a): Mitteilungen über europäische und mediterrane Orchideen II – Die Gattung *Gymnadenia* R. Br. Und ihre näheren Verwandten – Feddes Repert. 16: 257-292
- SCHLECHTER, R. (1919b): Orchideologiae Sino-Japonicae Prodomus. Eine kritische Besprechung der Orchideen Ost-Asiens – Feddes Repert. Beiheft 4: 319 S.
- SCOPOLI, J.A. (1772): Flora Carniolica exhibens Plantas Carnioliae Indigenas et Distributas in Classes, Genera, Species, Varietates ordine Linnaeano – Wien: Tom. 2: 199-201 – [Reprint: Graz, 1972]
- SEGUIER, J.F. (1754): Plantarum quae in agro Veronensi reperiuntur Suppl. Tom. 3: 254
- SWARTZ, O. (1800): Orchidernes slaegter och arter upstaellde – Kongl.Vetenskaps Academiens nya Handlingar, Vol. 21: 202-254, t.3
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. (1985a): Karyologie und Fortpflanzungsmodus von *Nigritella* inkl. *Nigritella archiducis-joannis* – Phytion (Austria) 25(1): 147-176
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. (1985b): *Nigritella widderi* spec. nov. – Phytion (Austria) 25(2): 317-326
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. (1989): *Gymnigritella runei* spec. nova aus Schweden – Phytion (Austria) 29(2): 161-173
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. (1990): *Nigritella rhellicana* spec. nova und *N. nigra* s. str. – Phytion (Austria) 31(1): 5-26 [1991; Vorausabdruck 09.11.1990]
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. (1993): *Nigritella gabasiana* spec. nova, *Nigritella nigra* ssp. *iberica* ssp. nova und deren Embryologie – Phytion (Austria) 33(2): 179-209 [2004; Vorausabdruck 27.07.1993]
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. (1998): Etiam atque etiam - *Nigritella* versus *Gymnadenia*: Neukombinationen und *Gymnadenia dolomitensis* spec. nova (Orchidaceae – Orchideae) – Phytion (Austria) 38(1): 220-224
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. & DRESCHER, A. & ZAGULSKII, M. (1994): *Nigritella carpatica* – ein Reliktendemit der Ost-Karpaten – Phytion (Austria) 34(2): 169-187
- TEPPNER, H. & STER, T. (1996): *Nigritella buschmanniae* spec. nova (Orchidaceae – Orchideae) und eine Biographie für Frau Adolfine Buschmann – Phytion (Austria) 36(2): 277-294
- TIMPE, W. & MRKVICKA, A.C. (1991): Zur Unterscheidung von *Nigritella nigra* ssp. *austriaca* und *Nigritella rhellicani* anhand makroskopischer Merkmale – Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 23(3): 449-466

- VERMEULEN, P. (1976): Die Säulchenstruktur von *Gymnadenia*, *Platanthera*, *Habenaria* und verwandten Genera – J.ber. Nat.wiss Ver. Wup. 29: 144-152
- WETTSTEIN, R.V. (1889): Untersuchungen über *Nigritella angustifolia* Rich. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 7: 306-317
- WILLDENOW, C.L.V. (1805): Species Plantarum exhibentes plantas rite cognitatas ad genera relatas cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis naturalibus secundum systema sexuale digestas – Berlin: Ed.4 Vol. 4
- WUCHERPFENNIG, W. (2002): *Nigritella*: Gattung oder Untergattung? – J.ber. Nat.wiss Ver. Wup. 55: 46-61

Anschrift des Verfassers:

Dr. Dieter Wenker
Schulstr. 32 · D-44289 Dortmund
E-Mail: D.Wenker@aho-nrw.de

Bildnachweis:

Foto 1-3, 5-14 D. Wenker
Foto 4 R. Breiner

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal](#)

Jahr/Year: 2007

Band/Volume: [60](#)

Autor(en)/Author(s): Wenker Dieter

Artikel/Article: [Die Gattung Nigritella – Rückkehr zu taxonomischer Stabilität 177-215](#)