

Die Gattung *Nigritella* im Lichte neuerer genetischer Untersuchungen mit besonderer Berücksichtigung von *Nigritella miniata*

Wolfram FOELSCHKE

Herrn Kurt Redl anlässlich seines 90. Geburtstages gewidmet

Inhaltsübersicht

1. Einleitung	90
2. Material und Methoden	92
3. Überblick über die Erforschungsgeschichte der Gattung <i>Nigritella</i>	93
3.1 Heinrich Johann Nepomuk Edler von Crantz und seine <i>Orchis miniata</i>	100
3.2 Die Originalbeschreibung von <i>Orchis miniata</i>	103
3.3 Das Verständnis von <i>Nigritella miniata</i> im 19. und 20. Jahrhundert	106
3.4 Anmerkungen zur terra typica von <i>Nigritella miniata</i>	109
4. Anmerkungen zu morphometrischen Untersuchungen	111
5. Allozym-Untersuchungen von Mikael Hedrén & al. (2000)	114
5.1 Die diploiden, sexuellen Taxa	116
5.2 Die polyploiden, apomiktischen Taxa	119
6. AFLP-Untersuchungen von David Ståhlberg (1999)	124
6.1 Die diploiden, sexuellen Taxa	125
6.2 Die polyploiden, apomiktischen Taxa	130
7. Gedanken zur Entstehung von <i>Nigritella widderi</i>	131
8. Gedanken zur Entstehung von <i>Nigritella buschmanniae</i>	132
9. Die Kohlröschen des Frießkogels auf der Teichalm (Grazer Bergland)	133
10. Zeitgemäße Beschreibung von <i>Nigritella miniata</i> s. strictiss.	140
10.1 Die blütenmorphologischen Unterschiede zwischen <i>Nigritella bicolor</i> und <i>N. miniata</i> s. strictiss.	142
10.2 Zur Entstehung von <i>Nigritella miniata</i> , <i>N. stiriaca</i> und <i>N. bicolor</i>	143
10.3 Versuch einer Interpretation der Untersuchungsergebnisse von <i>Nigritella miniata</i> s. lat. von Lorenz und Perazza (2012)	144
11. Anmerkungen zu <i>Nigritella hygrophila</i>	147
12. Zusammenfassung und Ausblick	152

Zusammenfassung: Unser Wissen um die rot blühenden Kohlröschen-Sippen hat sich im Lauf der Zeit stark gewandelt. Hier wird nun der Versuch unternommen, insbesondere das Verständnis von *Nigritella minata* zu verbessern. Zu diesem Zweck werden eigene Beobachtungen und morphologische Untersuchungen ausgewertet und mit den Resultaten bereits publizierter genetischer Untersuchungen abgeglichen. Belege von Pflanzen der theoretisch wahrscheinlichen Typuslokalität und eine zeitgemäße diagnostische Beschreibung dieser Sippe sollen die Ergebnisse untermauern. Biographische Angaben erinnern an Heinrich Johann Nepomuk von Crantz, den Autor von *Orchis miniata*. Die Teichalm im Grazer Bergland, die Fundstelle der Genotypen *miniata*-1 4E und *miniata*-2 4H, wird vorgestellt. Die Eigenständigkeit von *N. bicolor* und *N. cenisia* kann bestätigt werden, weitere „kritische“ Taxa werden diskutiert.

Summary: The genus *Nigritella* in the light of recent genetic studies with special reference to *Nigritella miniata* — Our knowledge on the red-flowering *Nigritella* taxa has changed considerably over time. Here, it is tried to improve the understanding of *Nigritella minata* in particular. For that purpose the author's own observations and morphological studies are evaluated and compared to already published genetic studies. Samples of plants from the theoretically possible type locality and up to date diagnostic descriptions are used to substantiate these results. Biographical information on Heinrich Johann Nepomuk von Crantz, the author of *Orchis miniata*, is provided. The Teichalm in the Grazer Bergland, locality of the genotypes *miniata*-1 4E and *miniata*-2 4H, is presented. *N. bicolor* and *N. cenisia* are confirmed to be independent species and other critical taxa are discussed..

Keywords: *Orchidaceae*; genus *Nigritella*, *Nigritella bicolor*, *Nigritella buschmanniae*, *Nigritella cenisia*, *Nigritella gabasiana*, *Nigritella hygrophila*, *Nigritella miniata*, *Nigritella stiriaca*, *Nigritella widderi*; flora of Europe, taxonomy, morphology, distribution.

1. Einleitung

Man kann es nicht besser ausdrücken als Manfred A. Fischer in der Zusammenfassung seines Vortrages „Warum ändern Pflanzen ihre Namen?“ am 27. Februar 2013 in Graz: „Systematik und Taxonomie sind zwar die ältesten Disziplinen innerhalb der Biologie, aber dennoch oder gerade deswegen weithin unverstanden und missverstanden. Seit Darwin ist Systematik Verwandtschaftsforschung (Evolutionforschung) und seit rund 20 Jahren dank den molekulargenetischen Methoden eine höchst lebendige und spannende Forschungsrichtung. Deren Ergebnisse führen freilich zu Änderungen des Systems, der Pflanzennamen und deren Bedeutung, was die übrigen Biologen, wie z. B. Ökologen und Floristen, verärgert, denn die meinen irrigerweise, ein System müsse stabil sein und die Taxa und Namen müssten ewig gleich und gleichbedeutend bleiben.“

Diese Entwicklungen wurden uns Orchideenfreunden erstmals so richtig bewusst, als die Ergebnisse genetischer Untersuchungen in BATEMAN & al. (1997) und PRIDGEON & al. (1997) die Systematik heimischer Orchideen nachhaltig zu erschüttern begannen. Die britischen Autoren hatten nämlich versucht, die entwicklungsgeschichtliche Verwandtschaft der Subtribus *Orchidinae* zu klären, und zwar mittels Sequenzen der ITS-Region der ribosomalen DNA des Zellkernes. Dass z. B. die so offenkundig nicht monophyletische Gattung *Orchis* geteilt und viele ihrer Taxa anderen Gattungen zugeordnet werden müssten, erschien zwar ebenso nachvollziehbar wie die seinerzeitige ziemlich langwierige Abtrennung der Gattung *Dactylorhiza* von *Orchis*. Aber der Vorschlag, die Gattung *Nigritella* in die Gattung *Gymnadenia* zu integrieren, schied die Geister vor allem deshalb, weil hier die vorgebrachten Argumente dürftig und sogar widersprüchlich zu sein schienen, und weil sie vor allem mit den morphologischen Gegebenheiten nicht vereinbar waren. 1997 wurde auf Initiative von Herwig Teppner (Graz) und Mikael Hedrén (Lund) eine aussagekräftigere Untersuchung der Gattungen *Gymnadenia* und *Nigritella* durchgeführt: „Wir nutzen Allozym¹-Daten, um das Ausmaß der Variabilität auf verschiedenen hierarchischen Niveaus abzuschätzen und die Evolution der Polyploiden zu deuten. Die Variabilitätsmuster an Allozymloci stimmen mit den Fortpflanzungsmodi überein. Folglich sind diploide Populationen variabel, während polyploide Arten ein oder zwei Multilocus-Genotypen enthalten.“ (HEDRÉN & al. 2000: 240) Die diploiden Sippen, die sich sexuell, also durch Fremdbestäubung und -befruchtung reproduzieren, sind in einer langen Entwicklungsreihe aus gemeinsamen Vorfahren entstanden und sind folglich so nahe miteinander verwandt, dass man sie laut Hedrén trotz ihrer morphologischen Unterschiede eigentlich gar nicht in unterschiedliche Arten aufgliedern dürfte. Polyploide Taxa dagegen werden, trotz ihrer ebenfalls nahen Verwandtschaft, eher als Arten eingestuft, obwohl sie nach dem biologischen Artkonzept gar nicht als Arten zu betrachten sind. Denn nach diesem von Ernst Walter Mayr entwickelten Konzept bilden Arten eine Fortpflanzungsgemeinschaft, in der es theoretisch zu unbegrenztem Genaustausch kommt. Polyploide, vermutlich immer apomiktische *Nigritella*-Sippen indessen haben sich nicht durch Mutation, sexuelle Rekombination und Selektion kontinuierlich in kleinen Schritten evolutionär entwickelt, sondern sie sind jeweils in einem einzigen, theoretisch genau datierbaren Akt entstanden, nämlich (höchstwahrscheinlich) durch Kreuzung zweier sexueller diploider Taxa, bzw. in weiterer Folge durch Kreuzung einer der dabei entstandenen apomiktischen mit einer weiteren sexuellen Sippe; sie besitzen daraufhin eine einzigartige genetische Ausstattung, verkörpern also einen speziellen Genotyp, und bleiben (zumindest theoretisch) unveränderlich. Das heißt, sie und ihre Nachkommen sind mangels Genaustausches Klone,

1 Als Allozyme oder Alloenzyme werden unterschiedliche Ausprägungen eines Enzyms bezeichnet, die von unterschiedlichen Allelen am gleichen Genort (Genlocus) eines Chromosoms codiert werden; sie sind die Grundlage für die unterschiedlichen Merkmalsausprägungen im Phänotyp, wie z. B. diverse Blütenfarben.

was als „genetische Sackgasse“ bezeichnet wird. (Spätere Mutationen sind allerdings nicht ausgeschlossen, sondern sogar zu erwarten!). Apomiktische Kohlröschen können sich mangels intakter Eizellen nicht miteinander kreuzen, wohl aber, insofern ihr Pollen funktionsfähig geblieben ist, nachweislich mit diploiden, sich sexuell vermehrenden Kohlröschen oder auch mit nahe verwandten Orchideenarten. Mikael Hedrén und David Ståhlberg konnten nachweisen, dass solche evolutionären Prozesse mehrmals und immer wieder stattgefunden haben mussten.

Die vorliegende Arbeit befasst sich in erster Linie mit den bisher noch kaum kommentierten Ergebnissen in HEDRÉN & al. (2000) bezüglich des Nachweises zweier genetisch unterschiedlicher *Nigritella miniata*-Typen auf der Teichalm, ferner mit den Ergebnissen der erst kürzlich publizierten Masterarbeit von David STÄHLBERG (1999), und schließlich mit der Teichalm selbst und mit den dort vorkommenden Kohlröschen. Nach einhalb Jahrzehnten wird jetzt also versucht, Ergebnisse der schwedischen Forscher aus heutiger Sicht und aus der Sicht eines Nicht-Genetikers zu interpretieren. Der eher als Literaturstudium zu bezeichnende erste Teil dieser Arbeit wird ergänzt durch den Nachweis des Vorkommens zweier morphologisch unterschiedlicher *N. miniata*-Sippen der Teichalm in situ und durch die sich daraus ergebenden Fragen zu den taxonomischen Konsequenzen dieser Identifizierung. Die bisher oft verwendeten Namen *Gymnadenia miniata* und *Nigritella* (bzw. *Gymnadenia*) *rubra* werden im Text nur dann verwendet, wenn es sich um Zitate handelt. Aber prinzipiell wird für das Rote Kohlröschen der nach den Nomenklaturregeln gültige Name *N. miniata* gebraucht.

Schon während der Arbeit an diesem Manuskript erschien der Artikel „Beiträge zur Kenntnis der Blütenmorphologie von *Nigritella miniata* s. l. (Orchidaceae) in den Ostalpen“ (LORENZ & PERAZZA 2012). Die Ergebnisse jener und meiner Arbeit sind allerdings nur indirekt miteinander vergleichbar, weil Richard Lorenz und Giorgio Perazza *Nigritella miniata* zwar mit dem Zusatz „s. str.“ versehen, aber in einem sehr weiten Sinn auffassen und *N. miniata* im engsten Sinne nicht isoliert darstellen, weder mit Diagrammen, noch mit Blütenanalysen und Abbildungen, und weil sie ihre Ergebnisse auch nicht mit den Ergebnissen der erwähnten genetischen Untersuchungen abgleichen. Schon deshalb wird in dieser Arbeit großer Wert darauf gelegt, *N. miniata* s. strictiss. oder zumindest die Sippe, die nach Ansicht vieler österreichischer Orchideenfreunde „unser“ Rotes Kohlröschen darstellt, besonders ausführlich vorzustellen. Die Sommer 2012, 2013 und 2014 wurden deshalb dafür genützt, zusätzliche Untersuchungen vorzunehmen und Material für weitere genetische Untersuchungen zu sammeln.

2. Material und Methoden

Als Grundlage dieser Arbeit wurde nur solches Pflanzenmaterial verwendet, das meiner Meinung nach eindeutig identifiziert wurde. Soweit es möglich war, wurde Materi-

al der diversen Kohlröschen-Sippen von ihrer jeweiligen Typuslokalität untersucht und mit der Erstbeschreibung bzw. mit den Beobachtungen und Intentionen der Autoren abgeglichen, wobei streng darauf geachtet wurde, die fast immer syntop vorkommenden ähnlichen Sippen auszuschließen – vor allem *Nigritella bicolor*, die oft gemeinsam mit anderen Arten anzutreffen ist. Da an den meisten Fundstellen nur einige wenige Exemplare eines bestimmten Taxons vorkommen, wurde jeweils nur ein unumgängliches Minimum an Pflanzen oder Einzelblüten entnommen und nach der Untersuchung konserviert. Herbarbelege und die im Juni 2012 und 2013 blütenmorphologisch untersuchten Exemplare von der Teichalm (Frießkogel) sind in der Botanischen Sammlung am Universalmuseum Joanneum (Herbarium GJO) hinterlegt. Probenmaterial für weitere genetische Untersuchungen wurde Herrn Mikael Hedrén in Lund übermittelt, Alkoholpräparate und Blütenanalysen werden vom Verfasser aufbewahrt.

Vermessen wurde ausschließlich frisches Pflanzenmaterial, und an Einzelblüten nur solche des untersten (in Ausnahmefällen auch des zweiten und/oder dritten) Blütenkranzes; ein unerwartetes Ergebnis war dabei, dass weiter oben inserierte Blüten manchmal größer waren als die der untersten Reihe des Blütenstandes, und dass die Messwerte zweier nebeneinander stehender Blüten unterschiedlicher sein können als die Werte von Blüten zweier oder mehrerer benachbarter Exemplare. Als Messgeräte dienten Uhrmacherlupen mit 5-facher, 10-facher und 15-facher Vergrößerung und ein analoger Metrauer-Messschieber mit integrierter Rundskala mit 0,1 mm-Einteilung. Als Bestimmungskriterien der rot blühenden Sippen wurden die in FOELSCHÉ (2010a: 48) bzw. in FOELSCHÉ & HEIDTKE (2011: 137–143) und die im „Bestimmungsschlüssel für die Kohlröschen der Ostalpen“ (FOELSCHÉ 2012) und im „Bestimmungsschlüssel für die Arten und Unterarten der Gattung *Nigritella*“ (FOELSCHÉ 2014) angegebenen Merkmale angewandt, und erst in zweiter Linie variable Merkmale, wie Blütenfarbe oder die Form der oft falsch verstandenen „Lippenöffnung“. Die Länge des Blütenstandes wurde ab Unterseite des untersten Trag- bzw. Deckblattes gemessen, und die Lippenbreite wurde sowohl im natürlichen als auch im ausgebreiteten Zustand gemessen. Für Blütenanalysen wurden die vorsichtig abgelösten Blütenteile nach der Methode von Michael R. Lowe (persönliche Mitteilung) ausgebreitet, auf Klebefolie gedrückt und gleich anschließend vermessen. Die untersuchten Exemplare und die dazugehörigen Tabellenblätter samt aufgeklebten Blütenanalysen wurden fotografisch dokumentiert.

3. Überblick über die Erforschungsgeschichte der Gattung *Nigritella*

Durch Jahrhunderte hatte die heutige Gattung *Nigritella* als monospezifisch gegolten, farblich abweichende Sippen oder Einzelpflanzen wurden als Varietäten angesehen. Diese seit alters her bekannte Pflanze der europäischen Gebirge, die man mit unzähligen Namen in der jeweiligen Landessprache versah, wurde von den ersten Botanikern mit damals üblichen polynomen Begriffen bezeichnet, die zugleich auch eine Beschreibung

der Pflanze darstellen, wie z. B. *Satyrium basilicum alpinum* oder *Orchis palmata angustifolia alpina nigro flore*. Nach der Einführung der binären Nomenklatur durch Carl von Linné wurde das Kohlröschen zu unterschiedlichen Gattungen gestellt und zunächst *Satyrium nigrum*, dann *Orchis miniata*, *Orchis nigra*, *Habenaria nigra*, *Sieberia nigra* oder *Gymnadenia nigra* genannt. L. C. M. Richard (1754–1821) begründete schließlich die Gattung *Nigritella* und nannte ihre einzige bis dahin bekannte Art *Nigritella angustifolia*. Erst in den 1880er Jahren wurden die immer wieder beobachteten rosa und rot blühenden Kohlröschen von Richard Wettstein, Ritter von Westersheim (1863–1931) zu einer eigenen Gruppe zusammengefasst, als neue Art beschrieben und unter dem Namen *Gymnadenia rubra* in die Gattung *Gymnadenia* gestellt. Mittlerweile wurde die Gattung *Nigritella*, die noch mehrere Male mit der Gattung *Gymnadenia* vereinigt werden sollte, zuerst zögerlich, dann immer rascher in derzeit zwanzig morphologisch \pm gut unterscheidbare Taxa aufgegliedert.

Noch in der Mitte des 20. Jahrhunderts kannten Bergwanderer und Naturfreunde nur zwei Kohlröschen-Arten, nämlich das Schwarze und das Rote Kohlröschen. Seither wurden viele neue Sippen entdeckt und beschrieben, doch noch immer scheint es so zu sein, als wären die zuerst beschriebenen Arten *Nigritella nigra* und *N. miniata* sozusagen die Stammeltern der neueren Taxa, denn von einigen Autoren wird nur diesen beiden Sippen die Rangstufe der Art zuerkannt (z. B. BAUMANN & LORENZ 2005; BAUMANN & al. 2006; KRETZSCHMAR 2008), während die anderen Taxa als Unterarten, als Varietäten oder als Formen zu einer dieser beiden Sippen gestellt werden. Eine hierarchisch strukturierte Einteilung mag im chronologischen Sinn und der leichteren Handhabbarkeit wegen gerechtfertigt sein, aber in entwicklungsgeschichtlicher Sicht wird nach dem Vorliegen von Ergebnissen multidisziplinärer Untersuchungen wohl eine völlig anders geardete systematische Einteilung der Gattung *Nigritella* erforderlich sein. DELFORGE (2011b: 89–90) bezeichnet die Auffassung der oben erwähnten Autoren als konservativ, weil sie auf einem weit gefassten morphologischen Konzept beruhe und biologische, phylogenetische und evolutionäre Aspekte vernachlässige – als Beispiel für eine solche, nach seiner Meinung unrichtige Zuordnung bringt er die Kombination *Nigritella rubra* subsp. *stiriaca*: Sie berücksichtige weder die hybridogene Entstehung von *N. stiriaca* noch die Tatsache, dass *N. miniata* gar nicht an diesem Artbildungsprozess beteiligt gewesen sein kann. – Delforge selbst geht allerdings ähnlich vor und stellt die in jüngerer Zeit beschriebenen Sippen *Nigritella dolomitensis*, *N. minor*, *N. bicolor* und *N. hygrophila* mangels phylogenetischer Daten und vor allem deshalb, weil er die morphologischen Merkmale als zu wenig felddauglich erachtet, als Varietät bzw. als Form zu *Gymnadenia rubra* (DELFORGE 2011b: 87, 105; 2012: 98).

Eine chronologische Zusammenstellung soll nun die wichtigsten Stationen in der systematischen Erforschung der Gattung *Nigritella* mit ihren Erkenntnissen, aber auch mit ihren taxonomischen und nomenklatorischen „Irrungen und Wirrungen“ in Erinnerung bringen.

- Der Schweizer Arzt und Naturforscher Conrad Gessner bezeichnet 1561 in „De Hortis Germaniae Liber Recens“ die für lange Zeit als einziger Vertreter der späteren Gattung *Nigritella* angesehene Pflanze mit „*Satyrium basilicum alpinum*“.
- 1623 führt Caspar Bauhin diese Pflanze in seiner „*Pinax Theatri botanici*“ unter „XXI. *Orchis palmata angustifolia alpina nigro flore*“ (BAUHIN 1623: 86), was etwa „im Gebirge vorkommende schmalblättrige *Orchis* mit handförmiger Knolle und schwarzem Blütenstand“ bedeutet.
- 1753 benennt Carl von LINNÉ (1753: 942, 944) *Orchis conopsea* (Basionym von *Gymnadenia conopsea*) und *Satyrium nigrum* (Basionym von *Nigritella nigra*) binär, also mit einem zweiteiligen Namen.
- Nikolaus Joseph von JACQUIN (1762: 294) übernimmt Linnés systematische Einteilung und damit auch die Namen *Orchis conopsea* und *Satyrium nigrum*.
- Albrecht von HALLER (1768: 137) führt die Pflanze noch polynom unter „1271. *Orchis radibus palmatis, spica densissima, flore resupinato, calcare brevissimo*“.
- 1769: Heinrich Johann Nepomuk von Crantz, der Linnés Systematik ablehnt, aber dessen binäre Benennung übernimmt, bezeichnet Kohlröschen, die im Rax-Schneeberg-Gebiet vorkommen, mit *Orchis miniata* (CRANTZ 1769: 487).
- Johannes SCOPOLI (1772: 200) nennt die Kohlröschen Krains *Orchis nigra*. Auf den langen Wanderungen, die der damalige Werksarzt des Quecksilberbergwerks Idria unternahm, wird dieser in den Bergen Sloweniens allerdings eher rosafarbene Pflanzen gefunden haben.
- Nikolaus JACQUIN (1776: 35–36, Tafel 368) behält in „*Florae austriacae*“ den Namen *Satyrium nigrum* bei, *Orchis nigra* und *O. miniata* sind für ihn Synonyme. Auf seiner Tafel 368 ist allerdings ein rot blühendes Kohlröschen abgebildet.
- Für Carlo ALLIONI (1785: 150) sind *Satyrium nigrum* und *Orchis miniata* Synonyme zu *Orchis nigra*.
- 1794 verwendet der 20-jährige Student und spätere Arzt und Reiseschriftsteller Joseph August Schultes in seinem „*Versuch einer Taschen-Flore Oesterreichs*“ den Namen *Satyrium nigrum*, er übernimmt also nicht den Namen von Crantz, den er zehn Jahre später als den Jussieu² Östereichs bezeichnen wird, (SCHULTES 1794: 237; 1804: 47).
- 1813 begründet der schottische Botaniker Robert Brown, der 1827 die nach ihm benannte Brownsche Molekularbewegung und 1832 bei der Untersuchung von Orchideenzellen den Zellkern entdeckte, mit *Aceras*, *Gymnadenia*, *Goodyera* und *Listera* weitere Orchideengattungen und führt die Namen *Gymnadenia conopsea* für die Mückenhandelwurz und *Habenaria nigra* für das Kohlröschen ein (BROWN 1813: 192).
- Louis Claude Marie RICHARD (1817: 19, 26, 34), Professor für Botanik in Paris, begründet schließlich die Gattung *Nigritella* und nennt die zugehörige Art *Nigritella angustifolia*.

2 Antoine Laurent de Jussieu war u. a. der Begründer des „Muséum National d’Histoire Naturel“ in Paris und Verfasser der „*Genera Plantarum*“ (1789).

- 1831 sieht Nikolaus Thomas Host *Nigritella angustifolia* als Synonym an und behält in seiner „Flora Austriaca“ die Gattung *Satyrion* und den Artnamen *nigrum* bei (HOST 1831: 535).
- Heinrich Gustav REICHENBACH fil. (1851: 131) verwendet zum ersten Mal den Namen *Nigritella nigra*.
- August NEILREICH (1859: 196) stellt fest, dass die Blüten von „*Nigritella angustifolia* (= *N. nigra* sensu lato bzw. *Orchis miniata*)“ in den Bergen Niederösterreichs entweder „dunkel blutroth oder schwarzpurpurn“ gefärbt sein können.
- Richard WETTSTEIN (1889: 312) trennt schließlich die Gruppe der rot- und rosablütigen Kohlröschen von *Nigritella angustifolia* ab, vereinigt die Gattung *Nigritella* mit *Gymnadenia* und nennt die neue Art *Gymnadenia rubra*; *Orchis miniata* im Sinne von Crantz wird als Pro-parte-Synonym angegeben, sowohl zu *G. nigra* als auch zu *G. rubra*.
- Karl RICHTER (1890: 278) übernimmt Wettsteins Vereinigung von *Nigritella* mit *Gymnadenia* nicht und stellt das Rote Kohlröschen in die Gattung *Nigritella*; seither bevorzugen viele Autoren für rot blühende Pflanzen den Namen *Nigritella rubra*.
- 1904 entdeckt das Ehepaar Karl und Lily Rechinger auf dem Sarstein im Salzkammergut eine Kohlröschen-Sippe, die sich sowohl von „*Nigritella nigra*“ als auch von „*N. rubra*“ unterscheidet. Zwei Jahre später wird diese Pflanze als *Gymnadenia rubra* var. *stiriaca* beschrieben (RECHINGER & RECHINGER 1906: 148) und schließlich von TEPPNER & KLEIN (1985a: 159) als eigenständige Art erkannt und als *Nigritella stiriaca* kombiniert.
- Hugo ZAPALOWICS (1906: 215) beschreibt aus den Ostkarpaten eine Kleinart, die er *Nigritella angustifolia* var. *carpatica* nennt. Sie wird von TEPPNER & al. (1994: 171) als *Nigritella carpatica* in den Artrang gestellt.
- Gustave BEAUVERD (1925: 336) beschreibt das rosa blühende Kohlröschen der Westalpen als *N. nigra* subsp. *corneliana*, es wird später von GÖLZ & REINHARD (1986: 39) in den Artrang gestellt und *Nigritella corneliana* genannt.
- August von HAYEK (1956: 133) greift das Crantz'sche Epitheton *miniata* wieder auf und verwendet in seiner „Flora von Steiermark“ die Neukombination *Gymnadenia miniata* ausschließlich für das Rote Kohlröschen.
- Erwin JANCHEN (1960: 866) kombiniert im „Catalogus Florae Austriae“ um zu *Nigritella miniata*, und seither verwenden vor allem österreichische Autoren diesen Namen.
- Vlado RAVNIK (1978: 226) beschreibt das rosafarbene sexuelle Kohlröschen der südöstlichen Kalkalpen als neue Art und nennt es *Nigritella lithopolitanica*.
- 1985 erscheint die erste gemeinsame Arbeit von Herwig Teppner und Erich Klein. Darin werden einige Populationen von Schwarzen Kohlröschen mit 40 Chromosomen (noch) als *Nigritella nigra* besprochen, *N. lithopolitanica* wird in zwei Unterarten gegliedert, nämlich in *N. lithopolitanica* subsp. *lithopolitanica* und in *N. lithopolitanica* subsp. *corneliana*. *N. stiriaca* wird in den Artrang gestellt und mit *Nigritella archiducis-joannis* wird eine neue Art beschrieben (TEPPNER & KLEIN 1985a). Zusätz-

- lich beschreiben die beiden Autoren *Nigritella widderi*, eine rosafarbene apomiktische Art, die zunächst als Endemit der nördlichen Kalkalpen angesehen wurde (TEPPNER & KLEIN 1985b).
- TEPPNER & KLEIN (1989: 163) beschreiben aus Lappland (Schweden) eine hybridogen aus *Gymnadenia conopsea* und *Nigritella nigra* subsp. *nigra* entstandene Sippe, stufen sie als Art ein und nennen sie zu Ehren ihres Entdeckers Olof Rune *Gymnigritella runei*.
 - TEPPNER & KLEIN (1990) teilen die Gruppe der Schwarzen Kohlröschen in drei polyploide Taxa auf: (1) in *Nigritella nigra* subsp. *nigra*, die ab jetzt als Endemit Skandinaviens gilt; (2) in eine sehr nahe verwandte Sippe, die nur in den Ostalpen vorkommt und als *N. nigra* subsp. *austriaca* neu beschrieben wird; und (3) in die ebenfalls „schwarze“, aber genetisch nicht näher verwandte diploide Art *Nigritella rhellicani*.
 - 1991 betrachtet Pierre Delforge *Nigritella nigra* subsp. *austriaca* nicht als Unterart, sondern als Art, und kombiniert um zu *Nigritella austriaca* (DELFORGE & al. 1991: 100); die Autoren der Erstbeschreibung sind allerdings wegen der starken Überschneidung der Merkmale mit *N. nigra* subsp. *nigra* nicht mit dem Artrang einverstanden (TEPPNER & KLEIN 1993: 206).
 - DELFORGE (1992: 140) nimmt an, dass es sich bei einer in den Picos de Europa (Spanien) vorkommenden *Nigritella*-Population mit pyramidenförmigem Blütenstand, glatten Brakteenrändern und zusammengezogenen Lippen um *N. nigra* s. str. handelt.
 - TEPPNER & KLEIN (1993: 192) bekräftigen, dass *N. nigra* s. str. nur in Skandinavien vorkommt und beschreiben aus den Pyrenäen eine weitere apomiktische Unterart des Schwarzen Kohlröschens unter *Nigritella nigra* subsp. *iberica*, und aus den Pyrenäen und den Kantabrischen Gebirgen eine sexuelle Art unter *Nigritella gabasiana*; der Vorausabdruck des Artikels ist mit 26.07.1993 datiert, die Publikation der Zeitschrift *Phyton* trägt das Datum 16.02.1994.
 - Ebenfalls 1993 beschreiben Eva und Robert Breiner aus Frankreich eine Unterart von *Nigritella corneliana*, nämlich *N. corneliana* subsp. *bourneriasii*, und eine Unterart von *N. nigra*, nämlich *N. nigra* subsp. *gallica* (BREINER & BREINER 1993: 471, erschienen am 29.12.1993). Einige Autoren sehen die Unterarten *austriaca* und *gallica* als identisch an (z. B. DELFORGE & GERBAUD 1997: 81), und je nach Auslegung der Prioritätsregel (siehe Datum der jeweiligen Publikation) wird entweder das Epitheton *iberica* akzeptiert [in TEPPNER & KLEIN (1998: 222) als *Gymnadenia* subsp. *iberica*], oder aber das Epitheton *gallica* [in DELFORGE (1998: 255) als *Gymnadenia austriaca* var. *gallica*]. *Nigritella corneliana* subsp. *bourneriasii* wurde später umkombiniert zu *N. corneliana* var. *bourneriasii* (KLEIN 1996: 59) bzw. zu *Gymnadenia corneliana* f. *bourneriasii* (DELFORGE 2006: 259).
 - DELFORGE (1994: 125) nimmt an, dass *Nigritella rubra* eine autotetraploide Form von *N. rhellicani* ist. („*N. rubra* est probablement dérivé de *N. rhellicani* par autopolyploidie“). Später räumt DELFORGE (2011b: 89) allerdings ein: „Par ailleurs, il a

été établi que *Gymnadenia rubra* est une espèce allotétraploïde ($2n=80$) à reproduction apomictique ...“

- KLEIN & DRESCHER (1996) versuchen anhand morphologischer Merkmale nachzuweisen, dass *Nigritella nigra* subsp. *austriaca* und *N. nigra* subsp. *iberica* identisch sind. In TEPPNER & KLEIN (1998: 222) wird dann allerdings dafür plädiert, dass subsp. *iberica* doch eine eigenständige Subspezies sei, denn diese Meinung „erhält durch erste Allozymstudien (Hedrén, briefl. Mitt.) Unterstützung“.
- 1996 beschreiben Herwig Teppner und Thomas Ster aus der Brenta-Gruppe (Dolomiten) *Nigritella buschmanniae*, eine apomiktische pentaploide Art. Die Autoren betonen: „Von der morphologischen Seite her kommt *N. buschmanniae* der *N. widderi* ... am nächsten“ (TEPPNER & STER 1996: 286).
- Stefan ERICSSON (1997) ist der Meinung, dass die tetraploide *Gymnigritella runei* durch Autopolyploidie aus einer ausgestorbenen diploiden *Nigritella* entstanden sein könnte.
- BATEMAN & al. (1997) und PRIDGEON & al. (1997) untersuchten mittels DNA-Analysen die entwicklungsgeschichtliche Verwandtschaft der Subtribus *Orchidinae* und kommen zu dem Ergebnis, dass die Gattung *Nigritella* in die Gattung *Gymnadenia* einzugliedern sei. Vor allem frankophone Autoren übernehmen dieses Konzept, wie Pierre Delforge, Olivier Gerbaud und die Autoren des Buches *Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg* (BOURNÉRIAS & PRAT 2005).
- 1997 untersuchen die Ehepaare Gundel und Wolfram Foelsche und Martine und Olivier Gerbaud fast gleichzeitig eine weit verbreitete diploide Sippe der Westalpen und beschreiben sie gemeinsam unter dem Namen *Nigritella cenisia* (FOELSCH & al. 1998: 248).
- DELFORGE (1998: 251–256) erklärt, dass *Gymnadenia nigra* subsp. *nigra* und *G. nigra* subsp. *austriaca* als Autopolyploide von *G. rhellicani* abstammen. Diese Hypothese wurde allerdings in TEPPNER & KLEIN (1998: 221), in STÅHLBERG (1999: 6) und in HEDRÉN & al. (2000: 269) verworfen.
- TEPPNER & KLEIN (1998) kombinieren alle bis dahin beschriebenen *Nigritella*-Taxa zu Taxa der Gattung *Gymnadenia* um und beschreiben ein in den Dolomiten entdecktes Kohlröschen unter dem Namen *Gymnadenia dolomitensis*.
- FOELSCH & al. (1999b) stellen *N. cenisia* in die Gattung *Gymnadenia*.
- STÅHLBERG (1999) und HEDRÉN & al. (2000) konnten mit genetischen Untersuchungen nachweisen, dass es sich bei *Nigritella* und *Gymnadenia* um zwei taxonomisch gleichwertige Schwestergruppen handelt. WUCHERPENNIG (2002) und WENKER (2007) plädieren mit morphologischen Argumenten für die Eigenständigkeit der Gattung *Nigritella*, und auch die Buchautoren KREUTZ (2004), BAUMANN & al. (2006) und KRETZSCHMAR (2008) verbleiben bei dieser Gattung.
- DELFORGE (2003: 117–131) betrachtet die 1998 im Artrang beschriebene *Nigritella cenisia* als Synonym von *Gymnadenia rhellicani* und beschreibt eine „Nigritelle robuste du Mont Cenis“ als Varietät unter dem Namen *Gymnadenia rhellicani* var. *robusta* neu, weil er das in Graz (unter GJO Nr. 26595) aufliegende Typusexem-

- plar von *N. cenisia* nicht untersuchen konnte. – DELFORGE (2011a: 25–29) bekräftigt seine Vorgangsweise nochmals, obwohl in der Zwischenzeit nachgewiesen wurde, dass eine Hybride zwischen *N. cenisia* und *N. rhellicani* sterile Samen produzierte, dass die Eltern also unterschiedliche Arten repräsentiert haben mussten (GERBAUD & FOELSCH 2005: 570 und Abb. 2 und 4). – KREUTZ (2004: 78) kombinierte um zu *N. rhellicani* var. *robusta* und WENKER (2007: 196) zu *N. rhellicani* var. *cenisia*.
- LORENZ & PERAZZA (2004: 8) bezweifeln den Artrang von *Nigritella dolomitensis* und stellen diese Sippe als Varietät zu (damals) *N. rubra*. Teppner widerspricht in FISCHER & al. (2008: 1059): „Lorenz & Perazza haben übersehen, dass bei *N. miniata* eine bis wenige unterste Blüten weite Lippen besitzen können, solche Pflanzen sind daher nicht zu *N. dolomitensis* zu rechnen ...“. WENKER (2007: 159) plädiert für den Unterart-Rang und nennt die Pflanze *N. rubra* subsp. *dolomitensis*, DELFORGE (2011b: 108) kombiniert schließlich zu *Gymnadenia rubra* var. *dolomitensis* um.
 - BAUMANN & LORENZ (2005: 717) stellen alle bis dahin noch nicht umkombinierten dunkelblütigen (also auch *Gymnigritella runei*) und alle diploiden Taxa (inklusive *N. carpatica* und *N. lithopolitanica*) als Unterart zur apomiktischen *N. nigra*, und alle bis dahin beschriebenen rot- bis hellrosablütigen polyploiden Taxa als Unterart zu *N. rubra*.
 - FOELSCH & ZERNIG (2007: 10) beschreiben aus der Hochschwab-Gruppe (Steiermark) eine erst 2007 entdeckte relativ große Kohlröschenpopulation unter dem Namen *Nigritella minor*. Die Sippe mit den kleinsten Blüten der Gattung wird von KRETZSCHMAR (2008: 20) als *Nigritella rubra* var. *minor* geführt.
 - FOELSCH (2010a: 60) trennt *Nigritella bicolor* von (damals) *N. rubra* ab. *N. miniata* wurde durch diese Ausgliederung zu einer Seltenheit, während die noch wenig bekannte *N. bicolor* weit verbreitet ist, aber noch oft mit *N. miniata*, mit *N. dolomitensis* oder sogar mit *N. lithopolitanica* verwechselt, oder sogar als Hybride zwischen *N. miniata* und *N. rhellicani* angesehen wird.
 - BOILLAT & BOILLAT (2010: 491) beschreiben eine zweifarbig rosa blühende Kohlröschen-Population in der Schweiz, die morphologisch kaum von *N. bicolor* zu unterscheiden ist, als *Nigritella rubra* f. *rosea* und betonen, dass dieses Taxon nicht mit *N. bicolor* identisch ist.
 - FOELSCH & HEIDTKE (2011: 143) beschreiben eine schon seit längerem bekannte, nicht zuordenbare Sippe und nennen sie *Nigritella hygrophila*. Der locus classicus liegt am Passo Pordoi (Dolomiten), ähnliche Populationen wurden sowohl in den nordöstlichen als auch in den südöstlichen Kalkalpen gefunden.
 - DELFORGE (2011b) ordnet die Taxa der von ihm geschaffenen Sektion *Nigritella* neu: Werden von ihm die Rangstufen aller vor 1998 beschriebenen Taxa noch anerkannt – mit Ausnahme der seinerzeit sofort erfolgten Umstufung von *Nigritella nigra* subsp. *austriaca* zur Art *Nigritella austriaca* –, so stellt er alle seitdem beschriebenen apomiktischen Sippen als Varietät oder sogar nur als Form zu *Gymnadenia rubra*. Als Begründung wird angegeben, dass die Eigenständigkeit der vor 1998 beschriebenen Sippen durch Allozymstudien von HEDRÉN & al. (2000) als einigerm-

ßen gesichert gilt, solche Studien aber für die jüngeren Taxa nicht vorliegen, und dass letztere nur Ökotypen zu sein scheinen. Damit sind Tür und Tor geöffnet, nur auf Grund von Vermutungen *N. dolomitensis* als Varietät und *N. minor* und *N. hygrophila* als Form des Roten Kohlröschens einzustufen und *N. bicolor* durch *Gymnadenia rubra* var. *rubra* f. *rosea* zu ersetzen, entgegen der Feststellung in BOILLAT & BOILLAT (2010: 490): „Ces plantes ne sont pas identiques à celles présentées sous le nom de *Nigritella bicolor* ...“

- BAUMANN & LORENZ (2011: 1775) stellen den Antrag, den Namen *Gymnadenia rubra* WETTST. (= *Nigritella rubra* (WETTST.) K. RICHT.) gegen *Orchis miniata* CRANTZ zu konservieren. Das Nomenclature Committee for Vascular Plants der International Association for Plant Taxonomy lehnt diesen Antrag mit folgender Begründung ab: „Although most post-1959 literature has continued to use *N. rubra*, a significant fraction has used *N. miniata*, including several recent references. Most of the Committee sees no need to discourage the current use of a name that is correct under the Code.“ (APPLEQUIST 2012: 1115).
- LORENZ & PERAZZA (2012) versuchen nachzuweisen, dass, mit Ausnahme von *N. minor*, die morphologischen Unterschiede der rot blühenden *Nigritella*-Sippen *N. bicolor* und *N. hygrophila* zu *N. miniata* s. str. so geringfügig sind, dass diese Taxa nicht als eigenständig zu betrachten sind, sondern in *Nigritella miniata* aufgehen und auch keinerlei infraspezifische Einheiten begründen; lediglich *N. dolomitensis* wird von den Autoren als Varietät von *N. miniata* gelten gelassen.

3.1 Heinrich Johann Nepomuk von Crantz und seine *Orchis miniata*

Wer war dieser Heinrich Johann Nepomuk von Crantz, der 1769 den Namen *Orchis miniata* schuf? Sein Lebenslauf lässt sich nur nach intensivem Literaturstudium einigermaßen nachvollziehen, denn die meisten Enzyklopädien befassen sich nur mit seiner wissenschaftlichen Laufbahn; sie unterschlagen seinen zweiten Lebensabschnitt, nämlich die Zeit zwischen 1775 und seinem Ableben, und bringen widersprüchliche Sterbedaten. Quellen wie ANONYMUS (1861), BRUNNER (1975: 149–151; 2002: 364–367), LEITHNER (1840), SEIDL (1840), NEILREICH (1855, 1859), WURZBACH (1858), GRILL (1925), BRUCK (1990), SPETA (1999) und KLEMUN & FISCHER (2001: 100–101) bieten Einblicke in das Leben eines berühmten Mediziners, eines nicht unumstrittenen Botanikers und eines eher glücklosen Eisengewerkes. Ein wirklich umfassendes und interessantes Lebensbild bringt Marianne KLEMUN (1999).

Heinrich Johann Nepomuk von Crantz (auch Chrantz, Cranz, Kranz, Kränz), am 24. November 1722 im „Köhlerdorf“ Roodt bei Simmern (Septfontaines) im heutigen Luxemburg geboren, wurde nach dem Medizinstudium in Löwen wegen seiner außerordentlichen Begabungen in die Kaiserstadt Wien geschickt, setzte dort sein Studium beim berühmten Hofarzt van Swieten fort und wurde 1750 zum Doktor der Medizin

promoviert. Eine von Maria Theresia initiierte vierjährige Studienreise nach Paris und London diente der Erweiterung seiner Kenntnisse in der Geburtshilfe. Wieder in Wien, bemühte er sich um die Verbesserung der Hebammenausbildung und wurde 1755 Lektor der Geburtshilfe am St. Marxer Spital. Von 1756 bis 1774 lehrte er Physiologie, Allgemeine Pathologie, Therapie und Pharmologie. Als Balneologe untersuchte und analysierte er an die 500 Heilquellen der Österreichischen Monarchie, von „Tarcza. Säuerling in Ungern“ (Bad Tatzmannsdorf, Burgenland) über „Brebl. Sauerbrunn in Kärnthen“ (Preblau) und „Castroruptum. Bad in Tyrol“ (Bad Ratzes bei Kastelruth am Fuße der Seiseralm) bis „Ardenne in den oesterreichischen Niederlanden“ (CRANTZ 1777).

Seine botanischen Vorbilder waren Caspar Bauhin, Carolus Clusius und Albrecht von Haller, während er mit Jacquin und Linné eher auf Kriegsfuß stand. Der Botaniker Crantz beschrieb nach eingehenden Untersuchungen eine Unzahl von heimischen Pflanzen und erwähnte zahlreiche Fundstellen in der Umgebung der Vororte des damaligen Wien – heute liegen sie innerhalb der Großstadt. Sein wichtigstes botanisches Werk ist „*Stirpium Austriacarum*“ (Wien 1762–1767).

1772 wurde er geadelt, und nach einem abrupten Ende seiner wissenschaftlichen Laufbahn aus familiären Gründen finden wir Angaben über die Fortsetzung seines Lebenslaufes eher in montanhistorischer Literatur und in ANONYMUS (1861). Nach Niederlegung seiner Professur und aller seiner Ämter bei vollen Bezügen übersiedelte er 1774 als k.k. Regierungsrat nach Judenburg (Steiermark), der alten Speik- und späteren Stahlstadt am Fuße der Seetaler Alpen, „diese dem Botaniker so theueren Alpen, auf welchen ein Eisenwerk ist“ (SCHULTES 1804: 78). Nachdem er hier das auch heute noch schönste Haus gekauft hatte, den Martinihof, wirkte er als Hammergewerke in der Umgebung von Judenburg und Zeiring, aber auch im Gailtal (Kärnten). In der Probstei Unterzeiring, in deren Umgebung er ein Eisenwerk errichten ließ und wo er oft wochenlang wohnte, legte er einen botanischen Garten an. „Dieses botanische Gärtchen hier am Tauern ist unsers Wissens der einzige botanische Garten in Steyermark; denn die gewöhnlichen medicinischen Kräutergärten auf Lycäen und Universitäten, die kaum 100 Pflanzen beherbergen, verdienen wohl schwerlich diesen Nahmen. Dieses Gärtchen muß dem Botaniker besonders theuer seyn, weil Oesterreichs *Jussieu*, *Crantz*, hier manche Pflanze pflegte“ (SCHULTES 1804: 47). Der jetzt Baron Kranz Genannte hatte sicherlich in den nahen Seetaler Alpen in der Umgebung seines Bergwerks botanisirt und war dort wohl auch seiner *Orchis miniata* wiederbegegnet, also dort, wo Hans Piwonka im Jahre 1996 rot blühende Kohlröschen entdeckte.

Crantz starb am 18. Januar 1797 in Judenburg, nur wenige Wochen, bevor die Stadt von den Truppen Napoleon Bonapartes eingenommen wurde und französische Offiziere in der Probstei einquartiert waren. Laut Eintragung im Sterbebuch 1783–1811, Stadtpfarrarchiv Judenburg, starb der „Baron v. Kränz“ „im 84. Jahr“ (Anmerkung: Crantz wurde 74 Jahre alt). Ein versöhnliches Ende für ein an Streitigkeiten reiches Leben liefert der österreichische Dichter Johann Gabriel Seidl (1804–1875), der mit seinen Gedichten *Die Uhr*, *Die Taubenpost* und mit dem Text zur Kaiserhymne unvergesslich wurde: In seinen „Wanderungen durch Tyrol und Steiermark“ (SEIDL 1840: 155)

erwähnt er auch die Probstei Zeyring, „deren botanisches Gärtchen einst der alte, ehrliche Crantz, am Abende seines Lebens, pflegte“.

Doch nun zu seiner *Orchis miniata*. Wollte Crantz eine neue, andersfarbige Sippe beschreiben, oder war mit *Orchis miniata* das Kohlröschen im hergebrachten Sinn gemeint? Es war ja sein Leitspruch, dass (mit einem Seitenhieb auf Linnés künstliches Sexualsystem der Pflanzen) Abbildungen meist viel anschaulicher sind als alle Merkmale ihrer Fortpflanzungsorgane, und dass Synonyme oft mehr zur Bestimmung von Individuen beitragen können als trockene, schwerfällige und rätselhafte Sexualdiagnosen.³ Das damals weit verbreitete und schon beschriebene Angebrannte Knabenkraut z. B. nannte er ohne Kommentar *Orchis amoena* (*amoena* bedeutet lieblich, schön); als Synonym gab er u. a. „*Orchis ustulata*. Linn.“ an. War also das Kohlröschen für ihn, so wie auch für seine Vorgänger und Zeitgenossen, eine farblich variable Art, die er mit dem seiner Meinung nach zutreffenderen Namen *miniata* versah und damit bewusst ein Synonym schuf? Seinem Vorbild Haller folgend, stellte er das Kohlröschen in „*Stirpium Austriacum*“ in die Gattung *Orchis*, und zwar in die Sektion *Calcarea brevissimo*, zusammen mit *O. hircina*, *O. alpina* (heute *Pseudorchis albida*), *O. Halleri* (*Traunsteinera globosa*), *O. amoena* (*Neotinea ustulata*) und *O. viridis* (*Coeloglossum viride*). Unter den Synonymen zu *Orchis miniata*, die z. T. von Haller übernommen sind, scheint der 16 Jahre zuvor von Linné vergebene Name *Satyrium nigrum* allerdings nicht auf, indessen gibt Crantz sehr wohl „*Orchis palmata angustifolia flore nigro*. C. B. pin. 86“ (= *Pinax theatri botanici* von Caspar Bauhin, 1623: 86, (recte XXI. *Orchis palmata angustifolia alpina nigro flore*) und auch „Seguier p. 133. T. XV F. 17“ (dort 25. *Orchis palmata angustifolia alpina, nigro flore* genannt) als Synonyme an. Crantz schließt also das Adjektiv *niger*, *nigra*, *nigrum* nicht aus, er führt es sogar explizit an!

Aber warum sich Crantz bei der Wahl eines neuen Namens für das noch weniger zutreffende Epitheton *miniata* entschieden hat, lässt sich mit den in seiner Beschreibung angegebenen Blütenfarben nicht erklären, weder mit *vivide purpureus* (übersetzt lebhaft, bzw. feurig purpurn, also hell purpurrot) noch mit *saturate purpureus* (gesättigt, also dunkel purpurrot). Die Wahl des lateinischen Adjektivs *ruber*, *rubra*, *rubrum* (rot) hätte man verstanden, doch *miniatus*, *-a*, *-um* (zinnoberrot) ist normalerweise keine Farbe auf der *Nigritella*-Palette, sie ist eher das Orangerot z. B. der *Clivia miniata* und des Korallenfisches *Cephalopholis miniata*. BISCHOFF (1839: 123) beschreibt diese Blütenfarbe folgendermaßen: „*miniatus*, mennigroth, hochroth, mit einer schwachen Beimischung von Fahlgelb, z. B. die Blume von *Anagallis phoenicea* Lam [= Roter Gauchhei]“. Wahrscheinlich hatte Crantz auf den Bergen des Alpen-Ostrand es vor allem hell- bis dunkelrosa blühende Kohlröserl gefunden und nur sehr wenige dunkelblütige. Bezeichnend ist,

3 CRANTZ (1767: 26): „... et candide fateor, me sine Clusiis, Bauhinish, nec velle nec posse Botanyphylum esse, icones saepissime plus instruere, quam totum characterem genericum sexualium, et synonyma saepe citius in cognitionem individuorum deducere, quam aridam, duram, et aenigmaticam sexus definitionem.“

dass er sich an die Beschreibung in HALLER (1768: 137) anlehnt, aber die Formulierung „Flos saturate purpureus pene niger“ nicht übernimmt, sondern durch „Flos ... vivide, in aliis saturate purpureus“ ersetzt (pene bzw. paene niger = fast schwarz).

Crantz' Zeitgenossen SCOPOLI (1772: 200), JACQUIN (1776: 35-36), ALLIONI (1785: 150) und SCHULTES (1794: 237) übernehmen das Epitheton *miniata* nicht und verwenden *nigra* bzw. *nigrum*. August Neilreich bringt schließlich, auf seine Art, die Crantz'sche Vorgangsweise auf den Punkt: „Nur schade, daß die beständigen Ausfälle auf Linné und Jacquin (den er gewöhnlich nur den Enumerator nennt) verbunden mit einer gewissen aufgetragenen Bewunderung Haller's und die schon damals dämmernde Sucht, alten Arten neue Namen zu geben, seine Schriften verunzieren“ (NEILREICH 1855: 33). – Es ist ja anzunehmen, dass Crantz, genauso wie JACQUIN (1762: 293–294; 1773: 35–36) und später auch NEILREICH (1859) und WETTSTEIN (1889), in den Bergen Niederösterreichs vor allem rosa und rote Kohlröschen gefunden hat, während Linné wohl nur die Schwarzen Kohlröschen Skandinaviens kannte und als Vorkommen in Mitteleuropa nur die Schweizer Alpen nennt („Habitat in alpinis Helveticis, Lapponicis“). (Übrigens ist es gar nicht sicher, dass Linné in Lappland lebende Pflanzen gesehen hat, denn er gibt in seiner Diagnose an, dass die Lippe von *S. nigrum* dreilappig ist, was nur in Ausnahmefällen beobachtet wurde.)

3.2 Die Originalbeschreibung von *Orchis miniata*

Transkription der Originalbeschreibung von CRANTZ (1769: 487):

7) *Orchis miniata*

Orchis radicebus palmatis flore resupinato, inverso; calcare brevissimo.

HALL. Orch. 9.

Palma Christi minor. CAMER. epit. p. 627. bene.

Orchis palmata angustifolia flore nigro. C.B. pin. 86. SCHEUCHZER. itin. I. p. 45. itin. IV. p. 339. SEGUIER p. 133. T. XV. F. 17.

Satyrium foliis linearibus. ROY. prod.

Palmata angustifolia flore supinato calcare brevissimo. HALL. opusc. 238.

Ubique in alpinis, in *albula-Schneberg*, in eius diversis iugis, in alpe *Breydna*, & aliis quatuor adiacentibus.

Radix plus minusve, aliquando tamen satis imperfecte palmata cum fibris superiori a palma parte ut in orchide *viridi* profectis.

Scapus vix spithama multo maior, saepissime minor, inferne multis vaginantibus foliis cinctus vaginis albescentibus, caeterum striatus.

Folia graminea angusta croci canaliculata longa orchidis *alpinae*, scapum adhuc vaginantia, superiora pollice infra spicam minora & ut bractee sessilia.

Flos in his speciminibus, numerosa enim vidi, vivide, in aliis saturate purpureus, in spicam brevem densam manifestius conicam coligitur bracteisque basi fulcitur, plurimis etiam purpurascentibus & flore maioribus aristatis. Caeterum fere exactius liliaceus est primo conspectu, petalis in eodem ordine in semicirculum patentibus, lanceolato ellipticis concavis, nisi quod inversus sit.

Supremum in flore inverso petalum hic labellum est, id longissimum acuminatum, latissimum simul, conflexum, concavum inferne calcar breve, minus quam petala coloratum, edit.

Lateralia duo petala, ut & tria alia inferiora, quae alias in aliis galeam constituunt, elliptice lanceolata, longa sunt, & satis paterent, nisi ex densitate spicae impedirentur.

Machina staminea familiae, sed exigua, & difficulter etiam microscopio patens.

Cuculli cum antheris flavicant.

Pelvis unguentaria latis eminentibusque marginibus purpurascentibus coepta est.

Fructus fa[c]miliae.

Übersetzung ins Deutsche

Überall auf den Bergen, auf dem Schneeberg, auf seinen verschiedenen Kämmen, auf der Rax, und auf anderen vier danebenliegenden Bergen.

Die *Wurzel* (ist) mehr oder weniger, manchmal freilich ziemlich unvollständig, handförmig mit Fasern, die vom oberen Teil der Wurzel wie bei orchis *viride* ausgehen.

Der *Stängel* (ist) kaum viel länger als ein Spanne, meist kürzer, unten von zahlreichen scheidigen Blättern mit weißlichen Hülsen umgeben, sonst gestreift.

Die *Blätter* sind grasartig, schmal wie die vom Krokus, rinnenförmig, lang wie die von orchis *alpina*, den Stängel noch umhüllend, die oberen eine Daumenbreite unter der Ähre kleiner und stiellos wie die Deckblätter.

Die *Blüte* ist bei diesen Exemplaren – zahlreiche habe ich nämlich gesehen – lebhaft, bei anderen satt purpurn, (sie) verengt sich zu einer kurzen, dichten und deutlich konischen Ähre und stützt sich an der Basis auf Deckblätter, von denen die meisten eine purpurne Farbe haben, größer als die Blüte und grannenartig sind. Im Übrigen ist die Blüte auf den ersten Blick fast genau lilienartig, mit Blütenblättern, die in Form eines Halbkreises in derselben Anordnung ausgebreitet sind, spitz elliptisch und konkav, außer dass sie umgedreht ist.

Das *oberste Blütenblatt* in der umgedrehten Blüte ist hier die Lippe, diese ist sehr lang zugespitzt, zugleich sehr breit, zusammengebogen und konkav und setzt sich unten als ein kurzer Sporn fort, der weniger als die Blütenblätter gefärbt ist.

Die zwei *seitlichen Blütenblätter*, wie auch die drei anderen unteren, welche sonst bei den anderen einen Helm bilden, sind elliptisch-lanzettlich, lang und würden sich ziemlich ausbreiten, sofern sie nicht durch die Dichte der Ähre behindert würden.

Der *Pollen* [? Mit *machina staminea* ist meist die Säule gemeint] (ist) wie bei der Familie, aber klein und auch unter dem Mikroskop nur schwer zu sehen.

Die *Kappen* mit den Antheren sind gelb.

Die *Narbe* beginnt mit breiten und vorspringenden purpurnen Rändern.

Die *Frucht* [der Fruchtknoten] (ist) wie bei der Familie.

Leider existierte bis jetzt keine vollständige Übersetzung der Originalbeschreibung ins Deutsche, und das ist schade, denn Crantz schildert seine Taxa für die damalige Zeit ungewöhnlich ausführlich und bildlich. Hier sei nur der Abschnitt aus der Beschreibung seiner *Orchis miniata* erwähnt, wo er den Blütenstand mit einer purpurnen begrannnten Ähre, und deren resupinierte Blüten mit der Lilie vergleicht. In BAUMANN & al. (2002: 178) wurden nur Ausschnitte der Crantz'schen Beschreibung übersetzt, wodurch die übrig gebliebenen Satzteile falsch aneinandergereiht wurden.⁴ Auch durch mehrmaliges Publizieren (in BAUMANN & LORENZ 2011: 1775 und in LORENZ & PERAZZA 2012: 80) wird der Satz leider nicht richtiger.

4 In BAUMANN & al. (2002: 178) werden die unterschiedlichen Adjektiva, die sich auf die Blüte und auf die Brakteen beziehen, den Blüten zugeordnet, während die Beschreibung der Infloreszenz und der Brakteen weggelassen wird. (Mit diesem Überspringen einer vielleicht grammatikalisch unbequemen Stelle von nur zehn Wörtern wird auf die interessante Beschreibung des Blütenstandes und der Tragblätter verzichtet!) Die Autoren folgern nun, dass die Blüten zahlreich sind – gemeint ist allerdings die große Anzahl der von Crantz gesehenen *specimina* – und interpretieren Blütenfarbe und Blütenform folgendermaßen: »„Flos in his speciminibus, numerosa enim vidi, vivide, in aliis saturate purpureus, ... plurimis etiam purpurascens & flore maioribus aristatis ...“ (Übersetzt: Die Blüten sind bei diesen Pflanzen nämlich zahlreich, leuchtend, bei einem Teil tief purpurn, ... bei einem größeren Teil auch purpurrot und grannenartig vergrößert)«. – Anmerkung: Die Pluralform *purpurascens* (von *purpurascens* = sich purpurn färbend) kann sich nicht auf den im Singular gebrachten Terminus *flos* beziehen, sondern nur auf die nicht erwähnten Brakteen! Und warum sollten ausgerechnet die purpurroten Blüten „grannenartig vergrößert“ sein? Der nachstehend zitierte, wieder vervollständigte Satz der Originalbeschreibung (die übersprungene Passage wird hier *kursiv* wiedergegeben) lautet: »Flos in his speciminibus, numerosa enim vidi, vivide, in aliis saturate purpureus in spicam brevem densam manifestius conicam coligitur bracteisque basi fulcitur, plurimis etiam purpurascens & flore maioribus aristatis.« Crantz konnte also nur gemeint haben, dass die meisten Brakteen purpurrot gefärbt sind, und dass sie den kurzen dichten Blütenstand grannenartig überragen. – LORENZ & PERAZZA (2012: 80) zitieren etwa die gleiche Passage der Originalbeschreibung, lassen die Darstellung der Infloreszenzen und Brakteen ebenfalls weg und ordnen die Farbe der Tragblätter ebenfalls den Einzelblüten zu. Zitat 1: »„Flos in his speciminibus, numerosa enim vidi, vivide, in aliis saturate purpureus, ... plurimis etiam purpurascens ... [Blüte, ich habe zahlreiche gesehen, leuchtend, bei einigen gesättigt purpurrot, bei den meisten purpurrotlich ...]«. Zitat 2: »Die Angabe „*aliis saturate purpureus*“ bezieht sich dabei auf den kleineren Teil der von Crantz in seinem Exkursionsgebiet beobachteten Pflanzen, damit wohl auf die am Schneeberg seltene *Nigritella nigra* subsp. *austriaca*. In späterer Literatur wird die Blütenfarbe von *N. miniata* Crantz (*miniatus*, a, um = mennigrot) leicht unterschiedlich dargestellt.« – JACQUIN (1776: 368) schildert die Färbung der *Brakteen* von *Satyrium nigrum* ebenfalls und mit ähnlichen Worten, aber grammatikalisch leichter zu verstehen: »Bractea longitudine florum, totae, folia autem superiora ad apices, purpurascunt.« (Wörtlich: Brakteen mit der Länge der Blüten, alle, aber auch die oberen Blätter zu den Spitzen hin, sich purpurn färbend.)

3.3 Das Verständnis von *Nigritella miniata* im 19. und 20. Jahrhundert

Schwarz oder rot? Oder schwarz und rot? Seit Jahrzehnten wird nun darüber diskutiert, ob (1) Crantz mit *Orchis miniata* ein neues Kohlröschen beschreiben oder lediglich anstelle von *Satyrium nigrum* einen geeigneteren Namen vorschlagen wollte, und (2) ob die von Wettstein beschriebene *Gymnadenia rubra* als eine eigene Sippe zu betrachten sei. Nach traditioneller Auffassung ist das Rote Kohlröschen eine Nigritella mit einem verlängerten, durchgehend einfarbigen Blütenstand, der nach älterer Anschauung aus scharlachroten, nach neuerem Farbempfinden aus leuchtend karmin- bzw. rubinroten Blüten zusammengesetzt ist, die als Knospen auch schwärzlich sein können. Jacquin schildert diese wichtigen Merkmale, ohne sich dabei selbst zu zitieren, mit jeweils anderem Wortschatz zwei Mal: „Spica omnium densissima, oblonga, ... interdum subrotunda ... Flores ... concolores, pulcherrime e (sic) saturate coccineo rubentes, nonnunquam vergentes in atrum colorem” (JACQUIN 1762: 293–294) und: „Spica ovata vel subrotunda, densissima ... Flores ... unicolores, elegantissimo & saturatissimo rubore praediti, quandoque in nigrum vergente” (JACQUIN 1773–1778 vol. 4: 35–36). Eine wichtige Rolle spielt dabei die Abbildung 368 in Jacquins fünfbindigem Prachtwerk „Florae Austriacae Icones“, die ein Kohlröschen mit verlängertem Blütenstand und gleichfarbig ziegelroten Blüten zeigt. Dieses Bild hatte der Kupferstecher und Stempelschneider Sebastian Mansfeld (1751–1816) sicherlich nach einem Wasserfarbenbild von Franz Anton von Scheidel (vermutlich 1731–1801) gestochen. Der auch Scheidtl genannte routinierte Illustrator war der Begleiter Jacquins auf dessen Bergwanderungen, beide mit Botanisierfuss, Perücke und Dreispitz unterwegs, der modischen Kopfbedeckung des 18. Jahrhunderts (LACK 1999: 557). Wettstein wird diese Abbildung Scheidels mehr als hundert Jahre danach als Illustration seiner *Gymnadenia rubra* zitieren (WETTSTEIN 1889: 313), und in BAUMANN & al. (2002: 176) wird sie als Lectotypus dieser Art ausgewählt werden.

In der Orchideenliteratur wurde bis in die jüngere Vergangenheit herauf stets darauf geachtet, bei Abbildungen des Roten Kohlröschens Pflanzen mit einfarbig dunkelroten Blüten zu bringen, obwohl die hellerblütigen Populationen, zumindest heute, oft die individuenreicheren sind; z. B. SCHULZE (1894: 44), WILLIAMS & al. (1979: 123), TEPPER & KLEIN (1985a: Abb. 13), BUTTLER (1986: 69), BAUMANN & KÜNKELE (1988: 96, 97), DELFORGE (1994: 129). Die Pflanzen mit den dunkleren Blüten besitzen eine im vorderen Bereich eiförmig-zugespitzte (nicht dreieckige), stark eingerollte schmale Lippe und annähernd gleich breite Sepalen und Petalen, also Merkmale, die Wettstein 1889 bei seiner Diagnose von *Gymnadenia rubra* als Abgrenzung zum Schwarzen Kohlröschen (heute als *N. nigra* subsp. *austriaca* zu deuten) besonders hervorgehoben hat, und die von ABEL (1897: 611) „hundertfach“ überprüft wurden. Erst seitdem einige Autoren etwa seit der Jahrtausendwende auch Sippen mit anderen Merkmalen einbeziehen, ist das Rote Kohlröschen zu einem als „schwierig“ geltenden Taxon geworden. Die Abtrennung von *N. bicolor* (FOELSCH 2010a) sollte Abhilfe schaffen, doch einige nicht Überzeugte (BOILLAT 2011, DELFORGE 2011b, LORENZ & PERAZZA 2012) sind der Meinung, dass *N. bicolor* als Teil einer umfassenderen Art *N. miniata* zu betrachten sei. Diese Einstellung lässt sich da-

mit erklären, dass bei ihren Untersuchungen ausgerechnet das Referenztaxon, nämlich *N. miniata* s. str. selbst, entweder nicht gefunden, nicht erkannt oder nicht separiert mit untersucht wurde und folglich auch nicht als eigenes Taxon dargestellt werden konnte (siehe weiter unten).

Aus der Aufteilung der *N. miniata* (im weiten Sinn) in mehrere Arten ergibt sich die Frage, welche dieser Arten nun, nach den Nomenklaturregeln, als *N. miniata* (nun im engeren Sinn) zu bezeichnen ist. Erschwert wird die Beantwortung dieser Frage dadurch, dass weder für *Orchis miniata* noch für *Gymnadenia rubra* von Crantz bzw. von Wettstein definiertes, auch heute eindeutig zuordenbares, typusfähiges Material existiert. Es war also notwendig, für beide Namen nachträglich je einen nomenklatorischen Typus festzulegen, der einer Sippe zugeordnet werden kann, die nach traditionellem Verständnis von *N. miniata* einen Blütenstand mit roten Blüten besitzt und zudem in dem Gebiet vorkommt, das einerseits von Crantz (für *Orchis miniata*) und andererseits von Wettstein (für *Gymnadenia rubra*) angegeben wurde. Für beide Namen wurde daher ein Lectotypus bestimmt. Ein solcher soll vom „Originalmaterial“ stammen, also entweder von Pflanzen, die die Autoren selbst gesammelt oder zumindest bestätigt hatten; falls keine solchen Belege aufzufinden sind, gelten zitierte Synonyme und Abbildungen ebenfalls als geeignet: Für *Gymnadenia rubra* ist dies ein Herbarbeleg Wettsteins, gesammelt am 5. Juli 1884 auf dem Schneeberg in Niederösterreich, während für *Orchis miniata* als Lectotypus leider kein Herbarbeleg, sondern eine von Crantz selbst zitierte Abbildung gewählt wurde, nämlich der schwarzweiße Kupferstich von Jean-François Séguier mit dem Titel „25. Orchis palmata angustifolia alpina, nigro flore“ (BAUMANN & LORENZ 2011: 1775); um die Farbigkeit zu repräsentieren, wurde zusätzlich für *Orchis miniata* ein Epitypus bestimmt, und zwar ein veröffentlichtes Farbfoto von Walter Vöth. Allerdings sind weder der Lectotypus noch der Epitypus des Namens *Orchis miniata* eindeutig einem bestimmten Taxon zuordenbar, was nachstehend begründet wird:

- Um die Gefahr der Auswahl heterogener Elemente von vornherein zu verringern, sollten die Fundorte sowohl des Lectotypus als auch des Epitypus logischerweise in der terra typica liegen und nicht durch Hunderte von Kilometern voneinander getrennt sein.
- Als terra typica von *Orchis miniata* gilt das Rax-Schneeberg-Gebiet in den nordöstlichen Kalkalpen. Doch die in BAUMANN & LORENZ (2011) als Lectotypus ausgewählte Abbildungen einer „schwarzen“ Kohlröschenblüte („nigro flore“) waren nach einer Pflanze angefertigt worden, die vom Monte Baldo in den Südalpen stammt (SÉGUIER 1745).

Auf dem Monte Baldo kommen folgende Kohlröschenarten vor: *Nigritella rhellicani* (und auch *N. nigra* subsp. *austriaca*?) mit schwärzlichen Blüten, *N. bicolor*⁵ mit rosa Blüten,

5 In LORENZ & PERAZZA (2012: 137, Abb. 56, fig e, als *Nigritella miniata* bezeichnet): „M. Baldo (terra lectotypica), 28.06.2008, Fot. GP“.

und auch eine rot blühende Pflanze, die entweder tatsächlich *N. miniata*⁶, oder eher eine rote *N. rhellicani* darstellt. Der schwarzweiße Kupferstich einer weder farblich noch morphologisch zuordenbaren Blüte in Vorder- und in Seitenansicht aus Séguiers „Planetae Veronenses 2“ mit dem Titel *Orchis palmata angustifolia alpina, nigro flore* vom Monte Baldo mag zwar theoretisch auch die Crantz'sche *Orchis miniata* in ihrem ursprünglich weit gefassten Sinn repräsentieren, aber als Lectotypus für *N. miniata* im heutigen Sinn scheint sie denkbar ungeeignet zu sein, auch wenn laut ICN (International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants) ein Typus nicht typisch zu sein braucht.

Wie schon BAUMANN & LORENZ (2011) betonen, ist also der nicht kolorierte Kupferstich bei Séguier kein eindeutiger Lectotypus⁷, und deshalb muss letzterer zwecks Definition der Blütenfarbe mit einem ergänzenden Epitypus verknüpft sein. Dieser, ein Farbfoto von Walter Vöth, stammt allerdings nicht vom Monte Baldo, sondern vom Wiener Schneeberg und zeigt ein rosa (und nicht ein rubinrot) gefärbtes Kohlröschen, das artlich nicht eindeutig zuordenbar ist, auch werden die hier ebenfalls vorkommenden Arten *N. nigra* subsp. *austriaca*, *N. bicolor* und *N. widderi* nicht explizit ausgeschlossen; der Text zu dieser Abbildung in VÖTH (1999: 224, Abb. 33) ist ein Satz, der sich auf die Samenbildung bezieht („Beim Roten Kohlröschen (*Nigritella rubra*) wird der Samen ungeschlechtlich, apomiktisch ausgebildet. Schneeberg, 15.VII.1989“), aber nicht speziell auf die abgebildete Pflanze. Diese könnte eher die damals noch nicht beschriebene *N. bicolor* oder sogar eine dunkle *N. widderi* darstellen, denn die daneben angeordnete Abb. 34 zeigt eine etwas hellere, abblühende, aber morphologisch kaum unterscheidbare Pflanze, die vom Bildautor als *N. widderi* angesehen wurde. [Diese Verwechselbarkeit wurde 1998 auch auf dem Schöckl bei Graz als bemerkenswert angesehen und erst nach der genetischen Untersuchung relativiert: „One sample of *N. miniata* (min080) had the same flower colour as *N. widderi*. However, genetically, it belonged to the *N. miniata*/*N. stiriaca* group“ (STÄHLBERG 1999: 18)]. *N. widderi* ist sehr variabel, was dadurch erklärbar ist, dass diese Sippe zumindest zwei unterschiedliche Genotypen enthält. Schon BREINER (1999: 434) hatte auf die „Hochschwab-*widderi*“ und die „Schneeberg-*widderi*“ hingewiesen! Wie auch immer: Man kann bei Vöths Abb. 33 nicht von einer eindeutigen Zuordnung zu *N. miniata* sprechen, und deshalb ist dieser Epitypus kaum dazu geeignet, den Lectotypus, nämlich die Abbildung von Séguiers *Orchis palmata angustifolia alpina, nigro flore*, in nachvollziehbarer Weise zu erläutern. Warum wurde nicht eine aktuelle Abbildung aus LORENZ & PERAZZA (2004) gewählt, oder „Fig. 23 *N. rubra* s. str. Schneeberg (loc. typ.), 2. Juli 2008“ (FOELSCH 2010b: 21) mit einem einfarbigen Blütenstand,

6 Siehe die Abbildung mit dem Titel *Nigritella rubra* von Stefania Loia (Rovereto), fotografiert im Naturschutzgebiet „Bes-Corna Piana“ am Monte Baldo. Diese noch am 1.12.2014 abrufbare Abbildung wurde auf folgender Webseite gefunden: http://www.naturamediterraneo.com/forum/topic.asp?TOPIC_ID=7711.

7 „Secondly, the figure in SÉQUIER (l. c.) consists of an uncoloured copper engraving, which shows two single flowers of a *Nigritella* in front and lateral view, but is indistinguishable to species. At the cited locality, Monte Baldo, both *N. nigra* s. l. and *N. rubra* occur (PROSSER & al., Fl. Illustr. Monte Baldo: 1102–1103. 2009).“

oder eines der bei TEPPNER & KLEIN (1985a) gezeigten Bilder, die zwar nicht vom Schneeberg stammen, aber wenigstens mit dem Namen *N. miniata* bezeichnet sind? – Aber gibt es keine Herbarbelege von *Orchis miniata* im Herbarium von Crantz? Nach BAUMANN & LORENZ (2011: 1776) wurden in den Herbaren BP, B, GOET, W und WU keine von Crantz gesammelten Exemplare von *Orchis miniata* gefunden. SPETA (1999: 201) bemerkt zum Crantz'schen Herbar folgendes: „Zwischen 1757 und 1769 legte Crantz ein Herbarium an, das er seinem einzigen übriggebliebenen Schüler Winterl an der Universität in Budapest schenkte. ... Heute besteht das Herbar aus 1840 Bögen, es ist aber erkennbar, daß es ursprünglich umfangreicher war. Crantz sammelte in der Umgebung von Wien, am Schneeberg und in den Alpen im Grenzgebiet zwischen Niederösterreich und Steiermark. Sein Herbar enthält viele Typen und zahlreiche Pflanzen anderer Sammler. Auch 21 von Winterl gesammelte Arten befinden sich darunter.“

Diese Lectotypisierung ist kurz gesagt ein Kunstgriff, mittels dessen die Abbildung eines Kohlröschens aus den Südalpen mit der nicht zuordenbaren Abbildung eines Kohlröschens aus den Nordalpen verknüpft wird. Wie auch immer die Regeln des Codes ausgelegt werden mögen: Der Zweck eines Typus sollte doch sein, einen Namen eindeutig und fortdauernd mit einem Taxon zu verbinden, das der Autor bei der Erstbeschreibung aller Wahrscheinlichkeit nach vor Augen hatte. Diese Eindeutigkeit wird durch die Wahl des Epitypus in BAUMANN & LORENZ (2011) keinesfalls erreicht.

3.4 Anmerkungen zur terra typica von *Nigritella miniata*

Als Verbreitungsgebiet von *Orchis miniata* gibt Crantz also an: „Ubique in alpihus, in albula-Schneberg, in eius diversis iugis, in alpe Breynina, & aliis quatuor adjacentibus“; die Pflanze komme überall in den Bergen vor, aber die Lokalitäten *albula-Schneberg* und *alpe Breynina* werden besonders hervorgehoben. Heute wird dieses Gebiet als Rax-Schneeberg-Gruppe bezeichnet, eine der östlichsten Gebirgsgruppen in den Nördlichen Kalkalpen an der steirisch-niederösterreichischen Landesgrenze. Die Raxalpe oder Rax (der höchste Punkt ist die Heukuppe, 2007 m) und der Schneeberg (Klosterwappen, 2076 m), durch das tief eingeschnittene Höllental getrennt, zählen zu den Wiener Hausbergen. Dass es sich bei *alpe Breynina* tatsächlich um einen alten Namen für die Raxalpe handelt, wird z. B. durch Crantz' Standortsangabe seines *Ranunculus breyninus* bestätigt, in Österreich Rax-Hahnenfuß genannt: „crescit in Schneleiten–Breyn alpen“. Crantz verwendet die Namen *Breyn*, *in Breyn*, *in alpe Breyn* etc. in seinen *Stirpes Austriarum* 16-mal, der Name Raxalpe kommt nicht vor; *Schneberg* wird 25-mal erwähnt. Es handelt sich also beim Epitheton *breyninus* nicht um die Namensgebung zu Ehren eines Botanikers, wie das schon von ANONYMUS (1832: 509) diskutiert wird: „Crantz hat in seinen Stirp. austr. fascic. II. p. 115. t. IV. f. 2. einen in den Breyner Alpen gefundenen Ranunkel beschrieben, abgebildet und mit dem Namen *R. Breyninus* belegt. ... Am besten wäre es wohl, ihn ... *R. breynensis* ... zu benennen um der Meinung zu begegnen,

als sei Breyn ein Botaniker gewesen“ – Anmerkung: Jakob Breyn(e) (1637–1697) war ein deutscher Kaufmann und Botaniker, *Breyn* ist eine alte Schreibweise für den Ort *Prein an der Rax* im Bezirk Neunkirchen (Niederösterreich). Schon JACQUIN (1762: 286–287: „84. Solidago (alpina) ... ß (nuda) ... Habitat ad pedem alpis Breyninae“) verwendet diesen Namen, und KERNER (1881–1913: 24) erläutert: „... Breyn-Alpe (jetzt unter dem Namen Rax-Alpe bekannt)“.

Die Rax-Schneeberg-Gruppe gehörte auch zum Arbeitsgebiet Wettsteins und gilt allgemein als terra typica seiner *Gymnadenia rubra*. Aber neben weiteren Bergen in Nieder- und Oberösterreich ist auch das Teichalmgebiet in der Hochlantsch-Gruppe (Steiermark) zu seinem Arbeitsgebiet und somit zur terra typica dieses Taxons zu rechnen. Wettstein nannte diese Gegend nach damaligem Gebrauch *Lantsch*. Dieser Name hat also nichts mit der Gemeinde Lantsch/Lenz im Bezirk Albula (Graubünden) zu tun, ebensowenig wie der *albula-Schneeberg*, und nichts zu tun hat auch, wie nicht-österreichische Leser vermuten könnten, die *alpe Breynina* mit der Bernina in der Schweiz.

Heute kommt das Kohlröschen leider nicht mehr „ubique in alpinis“ vor. Der Grund dafür ist möglicherweise in der Düngung und in der Verbuschung der Almwiesen, aber auch in der Entwicklung des Alptourismus zu suchen, der etwa mit der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts seinen Anfang nahm. 1854 wurde die Semmeringbahn eröffnet, und 1897 die in Wiener Neustadt abzweigende Schneebergbahn. Wenige Monate vorher schildert der Paläobiologe Othenio Abel (1875–1946), in der Steiermark als Erforscher der Bärenhöhle bei Mixnitz bekannt, den Raubbau an Alpenblumen, als er von seiner Suche nach Hybriden zwischen dem Roten und dem Schwarzen Kohlröschen⁸ berichtet: „Dass dieselben selten sind, beweist der Umstand, dass sich in den von Weibern auf den Bahnhöfen der Semmeringstrecke, in Gloggnitz, Payerbach u. s. w., zum Verkaufe gebrachten Sträussen von ‚Kohlröschen‘ unter etwa 300 Pflanzen, die ich durchsah, nur ein einziges Exemplar fand, das von *Gymnadenia rubra* durch etwas längere und dünnere innere Perigonzipfel verschieden war und welches ich daher nicht sicher als einen Bastard betrachten möchte“ (ABEL 1897: 610). Es muss bereits fünf vor zwölf gewesen sein, als 1905 der niederösterreichische Landtag beschloss, die Alpenblumen Edelweiß, Kohlröschen, Frauenschuh, Aurikel und Kervenstendel (*Ophrys*) unter Schutz zu stellen. (Verboten wurde aber lediglich „das Ausheben und Ausreißen samt Wurzeln und

8 Möglicherweise kam damals im Gebiet doch auch die etwas später blühende *Nigritella rhellicani* (!) vor, denn „Thatsächlich traf ich am 21. und 22. Juni 1897 auf der Bodenwiese (1130 m) und der Knofeleben (1250 m) des Wiener Schneeberges die *Gymnadenia rubra* nur noch in wenigen blühenden Exemplaren an, wogegen *Gymnadenia nigra*, wenn auch infolge der jährlich fast systematisch betriebenen Ausrottung von Seite der Touristen wie ihre Schwesterart sehr decimirt, aber doch noch in ziemlicher Menge zu finden war.“ (ABEL 1897: 610). – Die Abbildung von Karin Rollet-Vicek mit dem Titel „*Nigritella rhellicani* auf dem Schneeberg“ (ROLLET-VLCEK 2009) ist allerdings kein Nachweis für ein rezentes Vorkommen dieser Art auf dem Schneeberg, denn sie zeigt das Österreichische Kohlröschen. – Nach VÖTH (2004: 511, Karte 8) befindet sich das östlichste *N. rhellicani*-Vorkommen Österreichs im Quadranten 8756/3 (Gleinalmspeik, Steirisches Randgebirge).

Knollen, darüber hinaus das Feilhalten und der Verkauf bewurzelter oder mit Knollen versehener Exemplare.)

4. Anmerkungen zu morphometrischen Untersuchungen

Biometrische Untersuchungen und statistische Vergleiche werden oft als Allheilmittel bei der Bestimmung von Pflanzen angesehen, doch gerade bei den Arten der Gattung *Nigritella* können wegen ihrer annähernd gleich großen Maße nur wenige wirklich brauchbare Unterscheidungsmerkmale gefunden werden. Zwar sind einige quantitative Merkmale zur Differenzierung gewisser Sippen geeignet, doch für die sichere Bestimmung von Einzelpflanzen sind zusätzlich auch qualitative Merkmale zu beachten, wie Blütenfarbe oder Lippenform. Als erschwerend kommt hinzu, dass biometrische Untersuchungen diverser Autoren nicht gut miteinander vergleichbar sind, weil erstens nicht nach standardisierten Methoden vorgegangen wird, und weil zweitens Uneinigkeit über die Benennung und sehr oft auch über die Zuordnung der untersuchten Pflanzen besteht. Unsicherheiten bestehen besonders bei Angaben der Lippenmaße, denn man erfährt selten, ob die Breite der Lippe im natürlichen, das heißt dreidimensionalen Zustand (optische Breite) oder im abgeflachten Zustand (absolute Breite) gemessen wird. Beide Werte haben überhaupt nichts miteinander zu tun, denn die optische Breite ergibt sich im oberen Bereich der Lippe durch die Intensität der *Einrollung*, während die absolute Breite im unteren Bereich zu finden ist, und zwar gerade dort, wo sich die sogenannte *Engstelle* der Lippe befindet, also der Ort der größten Annäherung der einwärts gebogenen Lippenränder. Die Lippenlänge (ohne Sporn) wird ab dem Spornansatz gemessen, wobei zu berücksichtigen ist, dass die Lippe oft stark rückwärts gekrümmt ist. Eines besonders guten Fingerspitzengefühls und großer Erfahrung bedarf es bei der Messung der *Petalenbreite*, weil die zarten Petalen oft in Längsrichtung zusammengefaltet sind, was leicht übersehen werden kann. In so einem Fall können sich Werte ergeben, die bis zu 50 Prozent zu schmal sind! Das Vermessen der Pflanzengröße bringt nicht viel, weil diese meist von den Standortbedingungen abhängt. Wichtig ist dagegen das Verhältnis von Länge und Breite des Blütenstandes, das besser nicht nur geschätzt, sondern tatsächlich genau gemessen werden sollte.

In der Arbeit „Statistische Untersuchungen an alpinen und skandinavischen Orchideen“ (GÖLZ & REINHARD 1986) wurde u. a. *Nigritella nigra* subsp. *corneliana* unter dem Namen *Nigritella corneliana* zur Art erhoben. Als Grundlage dienten statistische Vergleiche von *N. corneliana* mit Pflanzen, die von den Autoren, Verfechter von statistischen Untersuchungen, als *N. nigra* und als *N. rubra* bezeichnet wurden. Für Proben von *N. rubra* hatte Hans R. Reinhard am 11. Juli 1983 auch einige Pflanzen vom Wiener Schneeberg verwendet, aber nicht ausschließlich von hier, wie das in LORENZ & PERAZZA (2012: 93) interpretiert wird. Denn vorwiegend wurden hellblütige Pflanzen aus der Schweiz vermessen (REINHARD & al. 1991: 164, 165); alle Ergebnisse wurden damals

unter *N. rubra* subsummiert, ohne dass eine Abgrenzung zu den Pflanzen mit „leuchtend karminrot“ gefärbten Blüten vom Schneeberg stattgefunden hätte (Peter Gözl, mündliche Mitteilung 11.11.2010, briefliche Mitteilung 10.01.2012). Die von Reinhard untersuchten fünf Pflanzen vom Schneeberg könnten tatsächlich *Nigritella miniata* gewesen sein, während es sich bei den aus der Schweiz stammenden 31 Proben um die spätere *N. bicolor* gehandelt haben dürfte. Denn die leider nur als Durchschnittswerte der 36 Proben angegebenen Daten unterscheiden sich kaum von den Werten bei BOILLAT (2011), die sich (nur) auf Pflanzen aus der Schweiz beziehen.

Der Zweck der statistischen Untersuchungen in BOILLAT (2011) war der Versuch des Nachweises, dass die rosa blühenden Kohlröschen der Schweiz nicht *Nigritella bicolor* zuzuordnen sind, sondern *N. miniata* (als *N. rubra* bezeichnet). Leider war kein einziges Exemplar von der terra typica, also von der Raxalpe oder vom Wiener Schneeberg, als Bezugspunkt verwendet worden, weder für *N. bicolor* noch für *N. miniata*, sondern es wurden lediglich nicht überprüfte Angaben anderer Autoren als Beispiele für die österreichischen Populationen zitiert. Als Hauptgrund für die Nichtanerkennung von *N. bicolor* für die Schweiz wird angegeben, dass die Petalen bei *N. bicolor* nicht „etwa halb so breit wie die Sepalen“ sind, wie in FOELSCH (2010: 48) in einer Tabelle schematisierend formuliert wurde, als Antwort auf Wettsteins Formulierung für *N. rubra*: „laciniae duae interiores exterioribus aequilatae“ = die beiden inneren Blütenzipfel sind gleich breit wie die äußeren, und weiters „laciniae perianthii ... interiores et exteriores ... ca. 2 mm latae“ = die inneren und äußeren Perianthblätter sind etwa 2 mm breit (WETTSTEIN 1889: 313). Im Bestimmungsschlüssel heißt es etwas präziser „ein Petalum etwa halb so breit wie ein breites Sepalum“, und in der Beschreibung „Petalen ... kürzer und wesentlich schmaler als das mittlere Sepalum ...“ (FOELSCH 2010a: 48, 61). Von den Brüdern Christophe und Vincent Boillat wurde zwar nachgewiesen, dass alle von vier Fundstellen im Kanton Graubünden untersuchten Proben demselben Taxon zugeordnet werden können, aber dass es sich bei diesen Populationen um *N. miniata* handelt, konnte nicht überzeugend geklärt werden. Das ist auch nicht weiter verwunderlich, wenn man die Typuspopulation nie gesehen hat, wenn man sich bei Vergleichen mit Messdaten anderer Autoren hauptsächlich auf ein einziges, variables Merkmal beschränkt und dann, nur wegen diverser „Ähnlichkeiten“ (BOILLAT 2011: 859), eine Synonymisierung vorschlägt. Der Vorwurf, im wesentlichen nur ein Merkmal anzuwenden und auf andere Kriterien zu verzichten, gilt auch für die im nächsten Absatz erwähnten Untersuchungsreihen, bei denen sich die Bestimmung der Taxa vor allem auf das Merkmal der mehr oder weniger „geöffneten“ Lippe stützte.

Die bis jetzt umfangreichsten morphologischen Untersuchungen und ihre statistische Auswertung wurden kürzlich in der Arbeit „Beiträge zur Kenntnis der Blütenmorphologie der Artengruppe *Nigritella miniata* s. l. (Orchidaceae) in den Ostalpen“ (LORENZ & PERAZZA 2012) publiziert. Die Autoren waren ursprünglich wohl davon ausgegangen, dass ein Antrag auf Konservierung des Namens *Nigritella rubra* (*Gymnigritella rubra*) gegen *Orchis miniata* (BAUMANN & LORENZ 2011) durchgehen würde, denn es wurden von den zahlreichen österreichischen Vorkommen rot blühender Kohlröschen nur Proben

vom Wiener Schneeberg präsentiert, der ja, zusammen mit der benachbarten Raxalpe, als terra typica für beide Namen gilt, sowohl für *N. rubra* als auch für *N. miniata*. Als Folge der Entscheidung der *International Association for Plant Taxonomy*, dass das Epitheton aus Prioritätsgründen *miniata* zu lauten habe, wurden die ursprünglich „Nrub01 und Nrub02“ genannten 36 Proben von der terra lectotypica von *Gymnadenia rubra* (Wiener Schneeberg) plötzlich zu Proben von „*N. miniata* subsp. *miniata* var. *miniata*“ von der terra typica. Von Pflanzen der jetzt taxonomisch wichtig gewordenen terra lectotypica, dem Monte Baldo, gibt es dagegen keine Daten, und es wird nur eine einzige Abbildung gezeigt, nämlich fig. e auf Abb. 56 mit dem Titel „*Nigritella miniata*, Trentino“ (LORENZ & PERAZZA 2012: 137). Bei allem Respekt vor ihren aufwändigen Untersuchungen: Es ist den Autoren nicht gelungen, reine, unvermischte Populationen der neueren Taxa *N. dolomitensis*, *N. bicolor* und *N. hygrophila*, ja nicht einmal von *N. miniata* s. str. vorzustellen. Stichproben nicht erkannter (bzw. nicht als solche deklarerter) Mischpopulationen von rosa oder rot blühenden Kohlröschen sind in ihrer Arbeit zunächst mit dem Namen bezeichnet, der der terra typica des jeweils angegebenen Namens entspricht. So werden die Proben vom Schneeberg als *miniata*, die vom Trenchtling als *bicolor*, die von der Fanes als *dolomitensis* geführt. Es ist allerdings ganz offensichtlich, dass die neuen Sippen – mit Ausnahme von *N. minor* – mit den von LORENZ & PERAZZA (2012) vorrangig angewandten Unterscheidungskriterien (also in erster Linie die mehr oder weniger eingerollte Lippe) nicht voneinander getrennt werden können, und die logische Folge ist, dass die Autoren die untersuchten Populationen als identisch betrachten und zu *N. miniata* stellen. Aber *N. miniata* sensu Lorenz & Perazza ist nicht die Sippe, die WETTSTEIN (1989) unter dem Namen *Gymnadenia rubra*⁹ beschrieben hat! Meiner Meinung nach ist die von Richard Lorenz und Giorgio Perazza präsentierte *N. miniata* ein Konglomerat mehrerer einander zwar ähnlicher, aber genetisch unterschiedlicher Taxa, wobei aus ihren Ergebnissen vom Osten des Untersuchungsgebietes (Wiener Schneeberg, Teichalm, Trenchtling, Traweng) neben *N. bicolor* doch auch ein mehr oder weniger großer Anteil von *N. miniata*-Proben rekonstruiert werden kann, während die Proben aus der Schweiz aus *N. bicolor* bestanden haben dürften, und die aus Italien ebenfalls, aber hier mehr oder weniger vermischt mit *N. dolomitensis* und *N. hygrophila*. – Wir sind also mit der Situation konfrontiert, dass ausgerechnet die Art, welche das eigentliche Subjekt in BOILLAT (2011) und LORENZ & PERAZZA (2012) darstellen sollte, nämlich *N. miniata* s. strictiss., in diesen Arbeiten überhaupt nicht in Erscheinung tritt.

9 Da anscheinend nicht sein kann, was nicht nachgewiesen werden konnte, wird Wettsteins wichtigstes Merkmal, nämlich „lacinae duae interiores exterioribus aequilatae“, in LORENZ & PERAZZA (2012: 77) mit folgender Formulierung vom Tisch gewischt: „WETTSTEIN (1889: 313) gibt für die Petalen und Sepalen ohne Differenzierung eine Breite von „ca 2 mm“ an. Da es nach unseren Daten sicher erscheint, daß die Petalen von *N. miniata* s.str. (Wiener Schneeberg) wie die aller zu *N. miniata* gestellten Sippen und aller *Nigritella*-Sippen zusammen schmaler als die Sepalen sind ..., muss auch die Angabe von Wettstein in diesem Sinne interpretiert werden und nicht wie FOELSCH (2010a: 45) als gleiche Breite.“

Anmerkung: Um Missverständnissen zuvorzukommen, wird nochmals betont, dass die in LORENZ & PERAZZA (2012) mit *Nigritella miniata* s. str. bzw. mit *N. miniata* subsp. *miniata* var. *miniata* bezeichneten Pflanzen nicht (oder nur zu einem geringen Prozentsatz) mit *N. miniata* s. strictiss. identisch sein können, denn so gut wie alle Abbildungen in der zitierten Arbeit, die mit den angeführten Namen bezeichnet sind, stellen meiner Meinung nach *N. bicolor* dar. Aber auch einige der als *Nigritella miniata* var. *dolomitensis* und als *Nigritella miniata* var. *dolomitensis* vs. var. *miniata* bezeichneten Abbildungen in LORENZ & PERAZZA (2012: Abb. 59, 60, 61) lassen die typischen Merkmale von *N. bicolor* erkennen.

Eigene Messungen und Blütenanalysen von 2012, 2013 und 2014 ergänzen und bestätigen die Ergebnisse, die in FOELSCH & ZERNIG (2007), FOELSCH (2010a und 2012) und in FOELSCH & HEIDTKE (2011) publiziert wurden. Weil ich schon aus Naturschutzgründen kein Verfechter groß angelegter, meist wenig ergiebiger statistischer Untersuchungsreihen bin, wurde bei meinen Messungen vor allem auf die morphologischen Unterschiede zwischen *Nigritella bicolor* und *N. miniata* Wert gelegt. Von *N. dolomitensis* und *N. hygrophila* waren zu wenige typische Exemplare zu finden, um hinreichend aussagekräftige Werte vorlegen zu können. Als Novum ergab sich, dass die so breit erscheinenden, weil ziemlich flachen Lippen von *N. dolomitensis* (zumindest bei Exemplaren auf dem Dürrenstein) in ausgebreitetem Zustand kaum breiter sind und sogar schmaler sein können als bei *N. miniata*.

5. Allozym-Untersuchungen von Mikael Hedrén & al. (2000)

Im Sommer 1997 ersuchte Erich Klein einige ihm bekannte Orchideenfreunde, an einer Sammlung von Proben für geplante Allozym-Untersuchungen teilzunehmen und bei ihm Material diverser *Nigritella*- und *Gymnadenia*-Sippen aus möglichst vielen Gebirgen Europas abzugeben. Es sollten nur Blattfragmente gesammelt werden, pro Pflanze etwa 2 cm² groß, sie waren zur Untersuchung von Blatt-Enzymen gedacht. (Leider haben damals, im heißen Juli, nicht alle Sendungen ihr Ziel in Schweden in noch frischem Zustand erreicht!) – Im Sommer 1998 sollte dann nochmals gesammelt werden, und zwar diesmal für geplante zusätzliche DNA-Sequenzierungen. Diesmal wurden Blüten jeweils eines Blütenstandes benötigt, und es sollten möglichst viele diploide Arten berücksichtigt werden. Die Anzahl der Sammler war inzwischen geringer geworden, in Mittel- und Westeuropa waren es, neben Erich Klein und David Ståhlberg selbst (siehe Kap. 6), nur noch Olivier Gerbaud, Kurt Redl, Michel R. Lewin und Wolfram Foelsch.

Jahrelang hatten wir eifrigen Sammler nichts mehr von der Sache gehört, bis ich schließlich eines Tages nachfragte und daraufhin einen Sonderdruck der Arbeit HEDRÉN & al. (2000) erhielt. Darin ist auf S. 254 aufgelistet, welche Proben wer wann und wo im Sommer 1997 gesammelt hatte. Was sich allerdings aus der Untersuchung der Proben

von 1998 ergeben hatte, war nicht in Erfahrung zu bringen, und Erich Klein war damals der Meinung, dass die Resultate der DNA-Sequenzierung nicht viel gebracht hätten. Diese telefonische Auskunft wurde wie eine stille Post in englischer bzw. deutscher Sprache weitergegeben, von Olivier Gerbaud französisch kommentiert und schließlich folgendermaßen ins Deutsche übersetzt (GERBAUD & FOELSCH 2005: 567): „Nach dem teilweisen Misserfolg der Allozym-Analysen wurden 1998 vom Team um Mikael Hedrén Untersuchungen von DNA-Sequenzen durchgeführt. Obwohl die insgesamt enttäuschenden Resultate der Sequenzierung (Erich Klein in litt.) (noch) nicht publiziert wurden, kann man annehmen, daß sie die Schlußfolgerungen in BATEMAN & al. (2003: 23) bestätigen, die besagen, daß die ITS-Sequenzen von *G. rhellicani* und *G. corneliana* denen der tetraploiden Taxa gleichen, und daß dies auch für die trnL-Sequenzen (ADN-Chloroplasten) anderer Kohlröschen zutrifft.“ (Glücklicherweise waren die Ergebnisse der Untersuchungen aus heutiger Sicht doch wesentlich ergiebiger!)

Die Ende 2000 erfolgte Publikation mit den Resultaten der genetischen Untersuchungen von 1997 hatte viel zu wenig Beachtung in der Fachliteratur gefunden und zu keinerlei taxonomischen Konsequenzen geführt. KRETZSCHMAR (2008: 180) z. B. stellt fest, dass man auf Grund gleicher Allelkombinationen bei „*archiducis-joannis*“ und „*widderi*“ bzw. bei „*miniata*“ und „*stiriaca*“ kein befriedigendes taxonomisches Konzept aufbauen könne. Wenn man sich allerdings ernsthaft in die Materie vertieft, dann entdeckt man eine Fülle von Informationen, die nicht nur die interessante Entwicklungsgeschichte der Gattung *Nigritella* erklären können, sondern die auch die Fragen, die sich viele Orchideenfreunde stellen, eigentlich schon vor Jahren beantwortet haben. Oliver Gerbaud hat seinerzeit in GERBAUD & FOELSCH (2005: 565–566) eine Zusammenfassung der Ergebnisse von HEDRÉN & al. (2000) gebracht, die hier zur Gänze zitiert wird, weil sie die schwierige Thematik relativ gut verständlich vermittelt:

„Um die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Gattung *Nigritella* zu klären, wurde im Jahre 1997 von M. Hedrén, E. Klein und H. Teppner eine genetische Studie mittels Allozym-Analysen in die Wege geleitet; Allozyme sind genetische Marker, die hervorragend dazu geeignet sind, die Evolution der diversen Sippen zu studieren. Wie schon der Titel ihrer Publikation (Evolution of Polyploids in the European Orchid Genus *Nigritella*: Evidence from Allozyme data) verrät, erklären die Ergebnisse der Untersuchungen vor allem die allopolyploide Entstehung der polyploiden Kohlröschen: Die meisten der untersuchten Sippen sind durch Kreuzung zweier (genetisch unterschiedlicher) diploider Taxa entstanden, die tetraploiden Taxa *G. austriaca* var. *austriaca* und *G. austriaca* var. *iberica* verdanken ihre Entstehung einer sehr lange zurückliegenden Hybridisierung einer triploiden *G. nigra* mit jeweils einem diploiden Taxon. – Die Untersuchungsergebnisse bezüglich der diploiden Kohlröschen sind dagegen enttäuschend: Das dominante Allel ist fast bei jedem der untersuchten Allozyme dasselbe, und das beweist eigentlich nur die verwandtschaftliche *Nähe* dieser Taxa! Zitat: «Also, most (diploid) species were similar to each other in allele frequencies with the same dominating allele at most loci ... The allozyme data thus indicate that the presentday diploid members

of *Nigritella* are relatively closely related». Bei den sieben Enzymsystemen, die interpretiert werden konnten, wurden gegen dreißig Allele bei den diploiden Kohlröschen Sippen gefunden (s. Table 2 und Table 2. Cont., l. c.: 250 und 251); acht dieser dreißig wurden jeweils nur bei einigen Taxa nachgewiesen (aber nicht bei *G. conopsea* et *G. odoratissima*!): die Allele *idh-c*, *pgm-d*, *pgm-e*, *tpi1-b* und *tpi2-a* nur bei *G. rhellicani*, *idh-b* nur bei *G. gabasiana*, *Pgd-d* nur bei *G. lithopolitanica* und *Pgm-f* nur bei *G. corneliana*. Und nicht generell alle Populationen enthalten diese acht Allele, sondern nur ein kleiner Prozentsatz der untersuchten Pflanzen. Es gibt aber auch *N. rhellicani*-Populationen mit einem speziellen Allel, das keine andere *N. rhellicani*-Population besitzt.– Die genetische Variabilität der diploiden Taxa ist also schwach und wohl eher intraspezifisch als interspezifisch: «We found relatively little total genetic diversity in diploid members of *Nigritella*. A small proportion of this diversity, 6,6 % was due to differentiation among species».

Anmerkung: Für den hier zitierten Artikel „Die Kohlröschen Frankreichs – Verbreitung, Morphologie, Genetik und Wechselwirkungen“ (GERBAUD & FOELSCH (2005) waren nur die Taxa der sogenannten West-Sippen relevant, die übrigen – und das sind vor allem die polyploiden Sippen der Ostalpen –, waren damals kein Thema; sie werden weiter unten besprochen.

5.1 Die diploiden, sexuellen Taxa

Nicht besonders überraschend ist das Ergebnis, dass die als *Nigritella rhellicani* bezeichneten westlichen Populationen (Herkunft der Proben: Massif de la Chartreuse, Chaine de Belledonne, Grand Colombier, Mont Cenis, Col de l’Iseran) mit den anderen hier vorkommenden diploiden Sippen¹⁰ näher verwandt sind als mit den östlichen *N. rhellicani*-Populationen. „However, the variation pattern in *N. rhellicani* and the genetic similarity of western diploids, indicate that the taxonomy of the western diploids may need to be revised after extended studies“ (HEDRÉN & al. 2000: 261).

Die erforderlichen bzw. angekündigten weiteren Untersuchungen wurden bis dato noch nicht publiziert, aber konkrete Ergebnisse liegen eigentlich schon sehr lange vor, wenn man in Betracht zieht, dass unter den Daten auch solche der damals noch nicht beschriebenen *N. cenisia* verborgen sind. Die Annahme, dass *N. rhellicani* sehr variabel ist und aus mehreren genetisch unterschiedlichen Sippen zusammengesetzt sein dürfte, müsste nämlich aus heutiger Sicht dadurch relativiert werden, dass eine dieser Sippen wahrscheinlich nicht dazuzurechnen ist, nämlich *N. cenisia* (siehe weiter unten). Die teils tatsächliche, teils vermeintliche Variabilität von *N. rhellicani* wird in HEDRÉN & al.

10 Gemeint sind *Nigritella gabasiana* und *N. corneliana*, aber auch die nur in den Ostalpen vorkommende *N. lithopolitanica*.

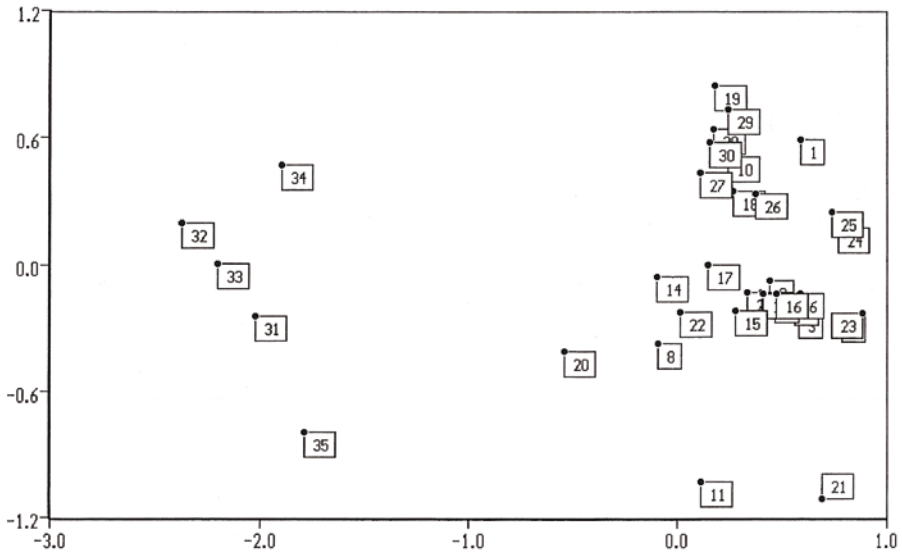


Fig. 1: aus HEDRÉN & al. (2000: 252) mit dem Titel „MDS ordination of all diploid populations of *Nigritella* and *Gymnadenia*“.

(2000: Fig. 1 bzw. Fig. 2) mittels MDS ordination (= Multidimensionale Skalierung, auch Ähnlichkeitsstrukturanalyse) und UPGMA-Ähnlichkeitsanalyse verdeutlicht.

Anmerkung zu Fig. 1: Diese Abbildung zeigt die verwandtschaftliche Distanz zwischen den Gattungen *Gymnadenia* und *Nigritella* einerseits, und andererseits die verwandtschaftliche Nähe der untersuchten diploiden *Nigritella*-Arten. Man erkennt drei deutlich getrennte Gruppen: links *Gymnadenia conopsea* (31–34) und *G. odoratissima* (35), dann rechts oben, mehr oder weniger dicht gedrängt, die westlichen Arten *N. gabasi-ana*, *N. corneliana* und *N. rhellicani*, und (etwas abseits und ganz rechts) *N. lithopolitana* (24 und 25), und schließlich darunter – und sehr deutlich abgesetzt – die östlichen *N. rhellicani*-Populationen zwischen dem Großen St. Bernhard-Pass (Schweiz) und der Gleinalpe in der Steiermark. Besonders hervorzuheben sind Nr. 1 und Nr. 10 (die „westliche *rhellicani*“), dann ganz oben Nr. 19, eine meiner Meinung nach reine *N. cenisia*-Population vom Col de l’Iseran, ferner Nr. 18 (eine „Mischpopulation“ vom Mont Cenis, weil die Proben von *N. cenisia* und *N. rhellicani* zusammengefasst und gemeinsam untersucht wurden), und schließlich Nr. 20, die „Brenta-*rhellicani*“, vermutlich die „Mutter“ von *N. buschmanniae* (siehe Kapitel 8).



Fig. 2: Phänogramm einer UPGMA-Ähnlichkeitsanalyse – Ausschnitt mit den diploiden Kohlröschen-Arten Westeuropas (inkl. *N. lithopolitanica*) nach Fig. 2 in HEDRÉN & al. (2000: 253), verändert und adaptiert nach dem Kenntnisstand von 2013. Hinweis: Die Populationen 01 und 10 werden hier als westliche *N. rhellicani* bezeichnet, während Population 19 vom Col de l'Iseran als reine *N. censis* anzusehen ist. Population 18 ist quasi eine Mischpopulation, denn die sicherlich heterogenen Proben vom Mont Cenis wurden von Hedrén ganz bewusst zu einer Aufsammlung vereinigt.

Anmerkung zu Fig. 2: Die hier zitierte Fig. 2 in HEDRÉN & al. (2000: 253) zeigt den adaptierten Ausschnitt eines Phänogramms, das mittels Clusteranalyse nach der UPGMA-Methode (= unweighted pair-group method using arithmetic mean) erstellt wurde, basierend auf den genetischen Distanzen zwischen diploiden *Nigritella*- und diploiden *Gymnadenia*-Populationen. Auffallend ist auch hier eine deutliche Gruppierung der untersuchten *Nigritella*-Proben in westliche und in (hier nicht gezeigte) östliche Sippen. Die westlichen Diploiden setzen sich aus den Arten *N. gabasiana*, *N. corneliana*, *N. rhellicani* (und, hier nachträglich korrigiert, auch aus *N. censis*) zusammen, aber erstaunlicherweise gehört auch die nur in den südöstlichen Kalkalpen nachgewiesene *N. lithopolitanica* dazu. Diese Gruppierung deutet auf eine sehr nahe Verwandtschaft der Westsippen hin, in welche auch die heute geographisch und genetisch isolierte *N. gabasiana* der Pyrenäen und der Cantabrischen Gebirge einzubeziehen ist. Die überraschende Anwesenheit von östlicher *N. lithopolitanica* inmitten der westlichen Gruppe lässt sich vielleicht damit erklären, dass eine diploide rosablütige Kohlröschen-Sippe nach dem Ende der Eiszeit(en), von ihrem vermutlich südlichen Refugium ausgehend, sowohl nach westlichen als auch nach östlichen Gebirgen zurück- bzw. ausgewandert sein könnte, wo sich dann zwei unterschiedliche, geographisch weit voneinander entfernte Schwesterarten entwickelt haben, nämlich die *N. corneliana* der Westalpen und die *N. lithopolitanica* der Ostalpen. Damit wäre auch der Hinweis in TEPPNER & KLEIN (1985a: 156) untermauert, dass diese beiden Taxa am besten als Unterarten eingestuft werden sollten. Die laut Phänogramm vierte diploide Sippe der Westgruppe, in der Untersuchung durch die vier *N. rhellicani*-Populationen Nr. 1, 10, 18 und 19 vertreten, besteht aus zwei Taxa. Taxon Nr. 1 ist die westliche, anscheinend genetisch von *N. gabasiana* beeinflusste *N. rhellicani*, hier repräsentiert durch die Populationen Nr. 01 vom Col de l'Alpe (Massif de la Chartreuse) und Nr. 10 von der Chaîne de Belledonne

(Dauphiné); Taxon Nr. 2 ist die damals noch nicht beschriebene *N. cenisia*, ursprünglich aufgelistet als *N. rhellicani* Nr. 18 vom Mont Cenis, dem locus classicus von *N. cenisia*, und als Nr. 19 vom Col de l'Iséran, eine der höchstgelegenen Fundstellen dieser Art. (Diese 1997 gesammelten Proben Nr. 18 und Nr. 19 hatte ich mit voller Absicht nicht als *N. rhellicani* bezeichnet, sondern als „*N. spec.*“, weil wir uns damals, knapp vor der für 1998 geplanten Beschreibung von *N. cenisia*, eindeutige Untersuchungsergebnisse erhofften, die unsere Einstufung der neuen Sippe als Art bestätigen würden; unsere Ansicht zu diesem Thema haben schon in GERBAUD & FOELSCH (2005: 567) ausführlich dargestellt.) – Die hier nicht gezeigte östliche Gruppe von Diploiden besteht aus 19 meist deutlich geographisch voneinander getrennten Teilpopulationen (oder Varietäten?) von (nur) *N. rhellicani* und aus diversen *Gymnadenia*-Proben.

5.2 Die polyploiden, apomiktischen Taxa

In den 373 Proben polyploider Taxa wurden neun Multilocus-Genotypen nachgewiesen. Diese Multilocus-Genotypen wurden mit den Großbuchstaben von A bis I bezeichnet und in drei Verwandtschaftsgruppen gegliedert; die Zahl vor den Großbuchstaben gibt den drei-, vier- oder fünffachen Chromosomensatz an.

Die Gruppe 1 mit den Multilocus-Genotypen A, B, C und D umfasst die drei Unterarten von *Nigritella nigra* (*nig* 3 B, *ibe* 4 C und *aus* 4 D) plus *run* 4 A, wobei Genotyp A, nämlich die hybridogen aus *Nigritella nigra* subsp. *nigra* und *Gymnadenia conopsea* entstandene *Gymnigritella runei*, ein überzeugender Beweis dafür ist, dass eine nahe verwandte diploide Art mit dem (unreduzierten) Pollen einer apomiktischen Art erfolgreich bestäubt werden konnte.

In der Gruppe 2 sind mit den Multilocus-Genotypen F, G und I die Taxa der *N. widderi*-Verwandtschaft zusammengefasst, die sich aus vier Taxa zusammensetzt. Es sind dies zunächst zwei Genotypen, die als *wid*-1 4 F und als (*morphologisch* vermutlich nicht unterscheidbare) *wid*-2 4 G identifiziert wurden, ferner der (*genetisch* nicht unterscheidbare) Genotyp *a-j* 4 F (= *N. archiducis-joannis*), und schließlich der vermutlich aus *wid*-1 4 F hervorgegangene pentaploide Genotyp *bus* 5 I (= *N. buschmanniae*).

Die dritte Gruppe umfasst die Multilocus-Genotypen E und H, wobei Genotyp E bei *miniata*-1 und interessanterweise auch bei den *N. stiriaca*-Proben nachgewiesen wurde, während Genotyp H keinem Taxon zugeordnet werden konnte und mangels eines Namens mit *miniata*-2 bezeichnet wurde. Wobei damals nicht geklärt werden sollte, ob sich diese Typen überhaupt morphologisch unterscheiden, und wenn ja, welchem von ihnen die „typische“ *N. miniata* zugeordnet werden kann, dem Genotyp E oder dem Genotyp H?

Als die neun Genotypen nach Abschluss der Analysen dem ursprünglichen Probenmaterial zugeordnet werden sollten, hatte es sich ergeben, dass für sie zwar neun von den

Sammlern angegebene Namen zur Verfügung standen, dass aber der gemeinsame Genotyp F von „*widderi*-1“ und von *N. archiducis-joannis*, bzw. der gemeinsame Genotyp E von „*miniata*-1“ und von *N. stiriaca* jeweils identisch sind. Und das bedeutet, dass sowohl Typ E als auch Typ F je zwei morphologisch unterschiedlichen *Nigritella*-Sippen zugeordnet werden müssen. Übrig geblieben waren die Genotypen G und H, die namenlos waren und erst benannt werden mussten: Der mit *N. widderi* nächstverwandte Typ G wurde auf Table 3 in HEDRÉN & al. (2000: 254) mit dem „Arbeitstitel“ *wid-2 4G* bezeichnet, und den nahe mit *N. miniata* verwandten Typ H nannte man *min-2 4H*.

Aufgrund dieser Ergebnisse mussten also (bis dahin unerkannt) je zwei genetisch (aber auch morphologisch?) unterschiedliche *N. widderi*-Sippen und je zwei unterschiedliche *N. miniata*-Sippen existieren! Schon BREINER (1999: 434) schrieb etwa zur gleichen Zeit: „Überdies sind einzelne »Arten« wie z. B. *N. widderi* je nach Fundort deutlich voneinander verschieden, als Beispiel sei auf die »Hochschwab-widderi« und die »Schneeberg-widderi« hingewiesen. Exemplare aus Bayern sehen wieder anders aus.“ Breiners Theorie wurde also schon im darauf folgenden Jahr bestätigt, allerdings in der Version, dass im Hochschwabgebiet sogar zwei *N. widderi*-Typen vorkommen, also Typ F und Typ G, die dort noch dazu auf derselben Wiese wachsen! Das könnte ein deutlicher Hinweis darauf sein, dass die Entstehung dieser hybridogenen Art(en) nicht ein einmaliger spontaner Vorgang gewesen sein muss, sondern dass sich die theoretisch gleichen, aber sicherlich genetisch variablen Elternarten mehrmals und im Laufe der Zeit immer wieder vermischt haben könnten. Die aus HEDRÉN & al. (2000: 255) übernommene und leicht aktualisierte Fig. 3 zeigt die hypothetischen Verwandtschaftsverhältnisse der polyploiden Sippen aus heutiger Sicht.

Anmerkung zu Fig. 3: Am linken Rand sind in aufsteigender Reihe die Ploidiestufen angegeben. Jeder der neun Multilocus-Genotypen A bis I ist in ein separates Kästchen eingeschlossen, das aber auch Material zweier Taxa enthalten kann. Die Anzahl der Pfeile zwischen den Kästchen gibt die Anzahl der vermutlich übertragenen haploiden Chromosomensätze an. Allele, die von (wahrscheinlich) ausgestorbenen Taxa stammen und die nur zu gewissen Polyploiden oder Gruppen von Polyploiden transferiert wurden, sind fett gedruckt (z. B. Tpi1^c). Zwei der strichliert gezeichneten Kästchen enthalten, vereinfacht und hypothetisch dargestellt, je einen ausgestorbenen triploiden Vorfahren, aus dem durch Beteiligung rezenter Sippen die Taxa der *N. widderi*-Gruppe bzw. die der *N. miniata*-Gruppe hervorgegangen sein könnten.

Westliche und östliche Polyploide

Anders als bei den diploiden Sippen kann man bei den polyploiden Kohlröschen nicht von zwei geographisch getrennten Gruppen sprechen, weil fast alle polyploiden Sippen nur im Osten vorkommen. Die einzige westliche Polyploide ist eine geographische Unterart von *Nigritella nigra*, nämlich *N. nigra* subsp. *iberica*; ihr östliches Gegenstück ist *N. nigra* subsp. *austriaca*. Während die Verschiedenheit dieser beiden Sippen auf molekularbiologischer Ebene unbestritten ist, sind die makroskopischen Unterschiede derart

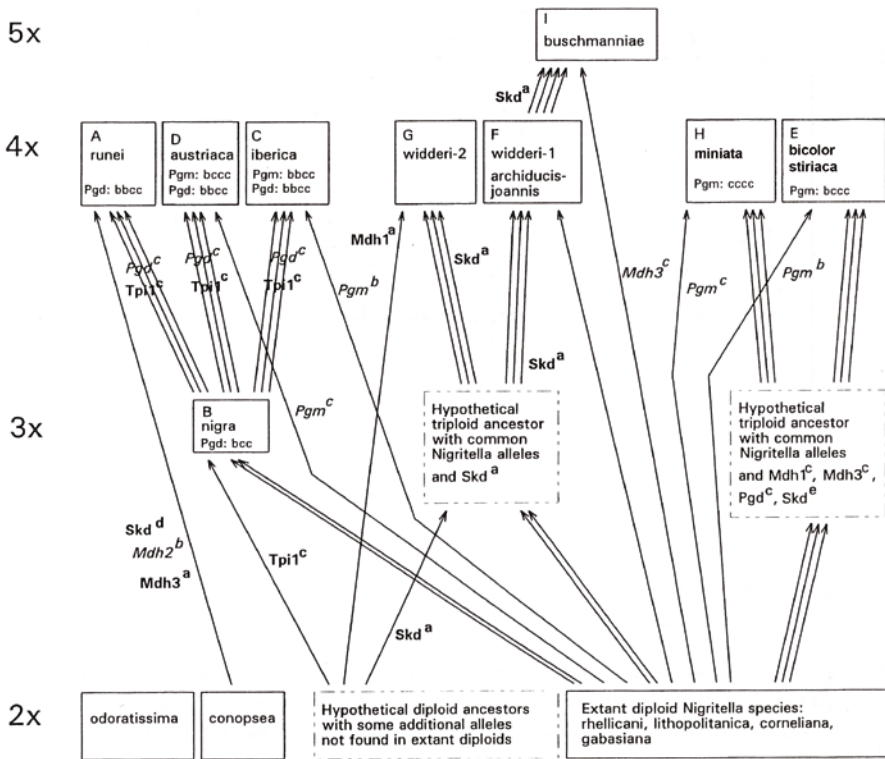


Fig. 3: Hypothetisches Schema der Entstehung polyploider *Nigritella*-Arten einschließlich *Gymnigritella runei*, nach Fig. 3 in HEDRÉN & al (2000: 255). Hinweis: Die ursprüngliche Bezeichnung *miniata-2* wurde hier ersetzt durch *miniata*, *miniata-1* wurde ersetzt durch *bicolor*.

gering, dass man von kryptischen Arten spricht. Es ist so gut wie sicher, dass beide Sippen aus der triploiden *N. nigra* hervorgegangen sind, und zwar durch Beteiligung einer jeweils anderen, rezenten diploiden Art. *N. nigra* subsp. *austriaca* enthält eine zusätzliche Kopie des Allels Pgm-c, ein gemeinsames Allel bei *N. lithopolitanica* und bei den östlichen Populationen von *N. rhellicani*; *N. nigra* subsp. *iberica* dagegen enthält eine zusätzliche Kopie des Allels Pgm-b, welches das gemeinsame dominante Pgm-Allel der westlichen Diploiden *N. gabasiana* und *N. corneliana*, aber auch der *N. cenisia* vom Col de l'Iseran ist. Es ist also naheliegend, dass *N. nigra* subsp. *iberica* in den Pyrenäen entstanden sein könnte, wo als zweite, sexuelle Sippe nur *N. gabasiana* vorkommt, doch es drängt sich der Verdacht auf, dass ebenso gut auch *N. cenisia* an dieser Artbildung beteiligt gewesen sein könnte – denn *beide* Taxa kämen als gleichwertige Pgm-b -Lieferanten in Frage! Ist diese westliche Unterart also sogar zweimal entstanden, in den Pyrenäen und auch in den Westalpen? Diese Möglichkeit wurde von uns übrigens schon in FOELSCH & FOELSCH (1999: 801) diskutiert:

„Sollte sich dieser von R. Breiner angenommene Einfluß einer „sexuellen *Nigritella rubra*“ auch bei der westalpischen *G. austriaca* durchgesetzt haben ... dann müßte sich ... *Gymnadenia nigra* subsp. *gallica* tatsächlich sowohl von der *G. austriaca* der Ostalpen als auch von der Sippe *iberica* in den Pyrenäen unterscheiden und wäre folglich als eigenständig zu betrachten! ...“ Und auf S. 802: „... bei Untersuchungen der DNA wird man deshalb sicherlich Mutationen entdecken, welche die Differenzierung von *G. austriaca* in drei Sippen oder geographische Rassen rechtfertigen würden...“. [Mit „sexueller *Nigritella rubra*“ war in BREINER (1999: 430) eine Pflanze vom Mont Cenis gemeint, die aber nichts mit *N. cenisia* zu tun habe (R. Breiner, persönliche Mitteilung am 25. September 1999 in Schwäbisch Gmünd)]. Unterstützen nun die Ergebnisse der Untersuchungen von HEDRÉN & al. (2000) die Forderung, eine vierte Unterart zu führen, nämlich *N. nigra* subsp. *gallica*? Nein, denn der Multilocus-Genotyp aller untersuchten Populationen der Pyrenäen, aber auch des Massif Central und der Westalpen ist der gleiche, nämlich Multilocus-Genotyp C. – Die östlichen Polyploiden wurden bzw. werden an anderen Stellen dieser Arbeit kommentiert.

Die Fundstellen von *min-1 4E* und *min-2 4H*

min-1 4E, 6 Ex., Hofpürgelhütte (Dachsteingruppe), 1640–1660 m, 4. Juli 1997, K. Redl
min-1 4E, 2 Ex., Teichalm (Grazer Bergland), 1450 m, 20. Juni 1997, E. Klein
min-1 4E, 10 Ex., Schöckl (Grazer Bergland), 1400 m, 21. Juni 1997, E. Klein
min-1 4E, 15 Ex., Trenchtling (Hochschwab), 1800 m, 25. Juni 1997, T. & H.-E. Schmid
min-1 4E, 26 Ex., Aflenzer Bürgeralm (Hochschwab), 1680–1710 m, 1. Juli 1997, E. Klein
min-1 4E, 9 Ex., Tauplitzalm (Totes Gebirge), 1680-1955 m, 9. Juli 1997, K. Redl
min-1 4E, 2 Ex., Hohe Veitsch (Schneeberggruppe), 1800 m, 26. Juni 1997, G. Deutsch
min-1 4E, 16 Ex., Bosruck Südseite, unweit Eder-Hütte, 1385 m, 28. Juni 1997, K. Redl
min-1 4E, 6 Ex., Tamischbachturm (Gesäuse), 1960 m, 13. Juli 1997, K. Redl
min-1 4E, 8 Ex., Schneeberg (Schneeberggruppe), 1900 m, 16. Juli 1997, E. Klein
min-2 4H, 20 Ex., Teichalm (Grazer Bergland), 1450 m, 20. Juni 1997, E. Klein
min-2 4H, 5 Ex., Ardniger Alm, Stubenschlag, 1130 m, 26. Juni 1997, K. Redl

Anmerkungen zu den Fundstellen

Hofpürgelhütte: Vom Gosaukamm ist außer *N. archiducis-joannis*, *N. rhellicani* und *N. stiriaca* auch *N. bicolor* bekannt, und zwar von einer Abbildung von Bernhard Ponemayr vom 2. Juli 2008 (siehe FOELSCH 2010b: 10, unter *Bischofsmütze*). Redl hatte also hier 1997 vermutlich sechs *N. bicolor* gesammelt, und nicht *N. miniata*.

Teichalm: 20 Jahre lang war ich davon überzeugt, dass auf dem Frießkogel neben *N. nigra* subsp. *austriaca*, *N. stiriaca* und *N. widderi* nur noch *N. miniata* vorkommt (FOELSCH 2010a: 52, als *N. rubra*), und zwar mit etwa 60 bis 80 Exemplaren die größte mir bekannte Population. Ich hatte diese Sippe bei meinen alljährlichen Besuchen nie sonderlich beachtet, doch am 3. März 2010 wurde ich eines Besseren belehrt, denn Franz Fohringer schickte mir zwei Abbildungen von zweifellos *N. bicolor*, die er hier am

18. und am 23. Juni 2001 aufgenommen hatte: Das eine Dia war mit „*Nig. rubra* spec.-Farbchimäre“ beschriftet, das andere mit „*Rubra 22*“ (siehe FOELSCH 2010b: 24); Erich Klein dürfte dieses Taxon also schon damals gesehen haben, als er hier am 20. Juni 1997 die 22 Proben entnahm, die – wie sich später herausstellen sollte – nicht artidentisch waren. Denn, wie schon erwähnt, wurden 2 Proben als *min-1 4E* (= *N. bicolor*) und 20 Proben als *min-2 4H* (= *N. miniata*) bestimmt. – Anlässlich der Probensammlung für David Ståhlberg 1998 hatte Klein hier nur zwei Pflanzen entnommen, beide wurden dem „multil. genotype H“ zugeordnet (STÅHLBERG 1999: Table 2), sie sind also meiner Meinung nach als *N. miniata* s. strictiss. anzusehen.

Schöckl: Nach genauen Angaben von Herbert Kerschbaumsteiner fand ich am 7. Juni 2010 auf dem Schöckl bei Graz zunächst 8 *N. bicolor* und 3 *N. widderi*, und in ca. 200 m Entfernung auch 2 *N. miniata*. Letztere hatte Klein 1997 vermutlich nicht entdeckt, denn alle von ihm als *N. miniata* bezeichneten 10 Proben wurden später von He drén als *min-1 4E* bestimmt, aus heutiger Sicht also als *N. bicolor*. – 1998 suchten Klein und Ståhlberg wohl dieselben Pflanzengruppen auf wie 1997, aber *N. miniata* wurde wieder nicht gefunden, sondern nur einige *N. bicolor* und eine *N. widderi*. Der Hinweis darauf, dass es sich tatsächlich um *N. bicolor* gehandelt hat, sind zwei ungewöhnliche Kommentare zur Probe „min 080 (...) Schöckl“, nämlich: „multil. Genotype E; ‘widericolour’“ und: „one sample of *N. miniata* (min 080) had the same flower colour as *N. widderi*“ (STÅHLBERG (1999: Tab. 2 bzw. S. 18). *Widderi*-Färbung kann nur bedeuten, dass es sich bei dieser Probe um eine Pflanze mit einem deutlich zweifarbigen Blütenstand gehandelt hatte, also an der Basis hell, gegen die Spitze zu dunkler werdend, und „Genotyp E“ weist natürlich ebenfalls auf das Zweifarbige Kohlröschen hin und nicht auf *N. miniata*. – Am 14. Juni 2014 entdeckte ich hier übrigens auch einige *N. nigra* subsp. *austriaca*, und damit verteilen sich die insgesamt höchstens zwanzig auf dieser Wiese vorkommenden Kohlröschen auf vier Sippen!

Trenchling: Hier kommen sowohl *N. miniata* als auch *N. bicolor* vor, doch eher an deutlich getrennten Standorten. Traudl und Hans-Erich Schmid dürften 1997 nur (die meist größeren Exemplare) der erst viel später beschriebenen *N. bicolor* beachtet haben, denn alle 15 Proben wurden *min-1 4E* zugeordnet.

Aflenzer Bürgeralm: 1997 hatte Klein hier Proben von 26 Pflanzen gesammelt, die alle dem Genotyp *min-1 4E* zugeordnet wurden. Das passt gut damit zusammen, dass von der Bürgeralm viele Abbildungen von *N. bicolor* bekannt sind, aber keine einzige von *N. miniata*. Zusätzlich wurden hier 20 Proben von *N. widderi* entnommen: 8 Proben wurden als Genotyp F bestimmt, und 12 als Genotyp G. – 1998 sammelten Klein und Ståhlberg ebenfalls Pflanzen vom Genotyp E, also *N. bicolor*, aber auch die beiden Genotypen F und G von *N. widderi* konnten wieder nachgewiesen werden.

Tauplitzalm: Redl hatte 1997 auf der Tauplitzalm, vermutlich auf der Traweng, in 1680–1955 m Höhe Blattproben von 9 Pflanzen gesammelt. Hier kommen sowohl *N. miniata* (selten) als auch *N. bicolor* (häufig) vor, aber vermutlich hatte Redl das meist attraktivere, damals noch nicht bekannte Zweifarbige Kohlröschen ausgewählt, denn alle Proben wurden Typ *min-1 4E* zugeordnet.

Hohe Veitsch: 1997 brachte Gerfried Deutsch von hier 2 Exemplare von *min-1 4E* mit. Die Abbildungen, die mir Herbert Podbressnik (Veitsch) im Herbst 2008 geschickt hatte, zeigen *N. bicolor* (FOELSCH 2010b: 19).

Bosruck: Redl sammelte 1997 auf der Südseite des Bosrucks, unweit der Ederhütte, Proben von 16 Exemplaren, die später als *min-1 4E* bestimmt wurden, also meiner Meinung nach als *N. bicolor*. In FOELSCH (2010b: 16) wird erwähnt, dass Günther Zelzer hier am 3. Juli 2005 Pflanzen mit besonders langem Blütenstand gefunden hatte; die jetzt leider nicht mehr abrufbare Internetseite zeigte *N. bicolor*.

Tamischbachturm: Auf der „Aussichtspyramide im Nationalpark Gesäuse“ hatte Redl 1994 und 1998 die vier Kohlröschen fotografiert, die in seinem Buch „Orchideen im Gesäuse“ als *N. miniata* abgebildet sind (REDL 1999: 145). Die 6 Proben, die er hier 1997 gesammelt hatte, wurden allerdings als *min-1 4E* bestimmt, also als *N. bicolor*, und die erwähnten Abbildungen im Gesäusebuch zeigen ebenfalls dieses Taxon.

Schneeberg: 1997 sammelte Klein hier in 1900 m Seehöhe als *Nigritella miniata* bezeichnete Proben. Der Schneeberg gehört zwar zur terra typica von *Gymnadenia rubra* (= *N. miniata*), aber diese 8 Proben wurden als *min-1 4E* bestimmt! Dass hier nämlich auch *N. bicolor* vorkommt, ist schon seit längerer Zeit bekannt und seit 2011 eindeutig bestätigt (FOELSCH & HEIDTKE 2011: 154). (Wenn man sich mit Pflanzen begnügt, die in der Nähe der Bergstation der Zahnradbahn bzw. der Elisabethkapelle wachsen, dann wird man vielleicht nur *N. bicolor* finden.)

Ardningalm: 1997 sammelte Redl hier in 1130 m Seehöhe 5 Proben, die später als *min-2 4H* bestimmt wurden, also nach dem bisher Gesagten als *N. miniata*, und damit wäre endlich eine zweite Population des Roten Kohlröschens genetisch nachgewiesen. Für Redls an einer etwas höher gelegenen Fundstelle („Ardninger Alm, Stubenschlag, 1240 m“) gesammelten Proben von 1998, die in STÄHLBERG (1999) als „min138“ bezeichnet sind, wird der Genotyp leider nicht angegeben, und es bleibt unklar, um welches Taxon es sich bei der zweiten Aufsammlung gehandelt hat. Eine gründliche Nachsuche am 21. Juni 2014 im Gebiet zwischen der Ardnigalm-Hütte und der Weide östlich der Bacheralm erbrachte als Ausbeute ein einziges blühendes Kohlröschen, und zwar in 1350 m Seehöhe. Diese Pflanze wurde eindeutig als *N. miniata* bestimmt, und damit dürfte auch ein zweites Vorkommen des Genotyps *min-2 4H* als bestätigt angesehen werden.

6. AFLP-Untersuchungen von David Ståhlberg (1999)

Was war eigentlich mit den Proben für die geplanten zusätzlichen DNA-Analysen geschehen, die wir 1998 gesammelt und nach Lund geschickt hatten? Viele Jahre lang war darüber nichts in Erfahrung zu bringen, bis ich kürzlich durch Zufall (anlässlich der Literaturrecherche für eine *Dactylorhiza*-Arbeit) die Masterarbeit von David Ståhlberg im Internet entdeckte. Der Titel lautet: „Polyploid evolution in the European Orchid genus

Nigritella: evidence from DNA fingerprinting” (STÅHLBERG 1999), und er passt fast nahtlos zum Titel der Arbeit HEDRÉN & al. (2000) „Evolution of Polyploids in the European Orchid genus *Nigritella*: Evidence from Allozyme Data“, was auf eine enge Zusammenarbeit der Autoren schließen lässt. Dass die Arbeit von Ståhlberg als Fortsetzung und Ergänzung der Publikation von HEDRÉN & al. gedacht war, geht daraus hervor, dass Ståhlberg mehrmals die ihm damals schon vorliegenden Ergebnisse von 1997 verwendet und unter „cf. Hedrén & al. in manuscript“ zitiert; umgekehrt wird seine Masterarbeit weder in HEDRÉN & al. (2000) erwähnt noch in zukünftigen Publikationen – die einzige Ausnahme ist meines Wissens CSERGÖ (2005). Ståhlberg merkt an, dass “the genetic variation provided by allozymes” begrenzt war und dass die Analyse nur geringe Auflösung ergab, er hoffe aber, dass die DNA-Untersuchungen (AFLP, Amplified Fragment Length Polymorphism), die zur Untersuchung der Evolution der Gattung *Dactylorhiza* erfolgreich eingesetzt worden war, bessere Ergebnisse bringen könnte. Doch: “In *Nigritella*, we found very little variation, so the random error variation was relatively high in comparison. We could see some major groupings that were discussed, but one cannot make any far-reaching conclusions from the position of individual samples”. Es sei also enttäuschend, dass die Sippen aufgrund dieser Analysen nicht immer eindeutig getrennt werden können. (Diese Aussage wird vielleicht verständlich, wenn man weiß, dass fünf vermutliche *Nigritella cenisia*-Proben auch von Ståhlberg als *N. rhellicani* geführt werden). Betrachtet man Fig. 4 in STÅHLBERG (1999: 17), dann sieht man die sogenannten Blätter der phylogenetischen Bäume des UPGM-Phänogramms, also die jeweils nummerierte und analysierte Pflanze, untereinander angeordnet wie Karten eines schlecht gemischten Kartenspiels: Einige „Farben“ liegen noch direkt nebeneinander, z. B. alle Unterarten von *Nigritella nigra*, andere wieder sind weit voneinander getrennt, als hätten sie nie zusammengehört. Einerseits sind die polyploiden Taxa in nahe verwandte Gruppen zusammengefasst, andererseits sind viele der Proben bunt durcheinander gewürfelt. Und irgendwo dazwischen liegen die Proben von *N. archiducis-joannis* und *N. lithopolitanica*. Aber vielleicht wird es bald möglich sein, einige der vielleicht nur scheinbaren Ungereimtheiten aufzuklären? So ganz unbefriedigend können die Untersuchungsergebnisse schließlich nicht gewesen sein, und es lohnt sich, dass man sich näher damit beschäftigt!

6.1 Die diploiden, sexuellen Taxa

David Ståhlberg hatte geplant, Proben von möglichst unterschiedlichen Populationen zu untersuchen, weil ihn besonders die Variabilität der diploiden Taxa interessierte, die schon in HEDRÉN & al. (2000) in Hinblick auf die westlichen Populationen angesprochen wurde. Ståhlberg fragt sich nun, ob es überhaupt berechtigt ist, diploide *Nigritella*-Taxa als selbständige Arten zu betrachten, denn ihre taxonomische Abgrenzung beruhe auf nur geringen morphologischen Unterschieden, die sich nur schwierig mit den genetischen Befunden korrelieren lassen. Außerdem können sich diploide Taxa kreuzen, was

experimentell bewiesen werden konnte. Doch was den Leser wahrscheinlich eher interessiert, sind vielleicht folgende Ergebnisse, die die Ergebnisse in HEDRÉN & al. (2000) ergänzen bzw. vorwegnehmen:

Auf Ståhlbergs Fig. 4 fällt auf, dass einerseits die vier Proben der ostalpischen *N. rhellicani*-Population vom locus classicus (Heiligenbachalm, rhe 015, 016, 017 und 144) und von der Gleinalpe in der Steiermark (rhe 106) nebeneinander liegen, während die Proben vom nicht besonders weit entfernten Dobratsch in Kärnten (rhe 089, 107) zwischen denen der westalpischen bzw. der Schweizer Populationen zu finden sind. Und trotz der „Unterschlagung“ von *N. cenisia* ist eine gewisse Übereinstimmung mit den Untersuchungsergebnissen der diploiden Taxa in HEDRÉN & al. (2000) gegeben, wo bei *N. rhellicani* sowohl West-Sippen als auch Ost-Sippen nachweisbar sind (siehe auch Kapitel 5.2). Die südöstlichsten untersuchten *N. rhellicani*-Sippen (rhe 092, 097 Altes Almhaus, [Stubalpe, Anm. d. Verf.] Steiermark; rhe 181 Durmitor, Montenegro) sind genetisch deutlich von den westlicher gelegenen Populationen separiert und dürften wesentlich älter sein.

Die vier Proben von *N. gabasiana* – zwei (vermutlich) vom locus classicus bei Formigal in Spanien und zwei aus den östlichen Pyrenäen – sind ganz deutlich von denen der anderen Diploiden getrennt, was darauf hinweist, dass diese Art sehr alt ist.

Die wenigen Proben von *N. corneliana* liegen relativ nahe beisammen, während zwei der theoretisch artidentischen drei *N. lithopolitanica*-Proben der Petzen-Population (Karawanken) weit voneinander getrennt sind, als hätten sie nichts miteinander zu tun! Sie liegen allerdings direkt neben *N. gabasiana*, und das erhärtet die in HEDRÉN & al. (2000) vertretene These, dass die Vorfahren des Steiner Alpen-Kohlröschens aus dem Westen stammen könnten (siehe auch Kapitel 5.1, Anmerkung zu Fig. 2).

Anmerkungen zu den *Nigritella cenisia*-Proben

Was sollen hier Kommentare zu Proben, die offiziell in den beiden schon so oft zitierten Arbeiten gar nicht aufscheinen bzw. dort als *Nigritella rhellicani* bezeichnet werden? Sie sind durchaus berechtigt, weil sie ein Rätsel lösen können, das bis jetzt unlösbar erschien. Meine 1997 und 1998 gesammelten Proben der damals noch nicht beschriebenen *N. cenisia* waren mit *Nigritella spec.* beschriftet, um darauf hinzuweisen, dass es sich nicht um *N. rhellicani* handelt. Und vermutlich hatte Olivier Gerbaud die Proben vom Mont Cenis (rhe 177 und 178) ebenfalls als *Nigritella spec.* bezeichnet. Laut HEDRÉN & al. (2000: 249) war damals die Beschreibung der neuen Art schon bekannt, da sie zitiert wird. Es ist aus heutiger Sicht nicht verständlich, dass damals die Chance nicht genutzt wurde, diese Proben separat zu behandeln. Die ursprüngliche Etikettierung könnte jetzt anhand unserer Aufzeichnungen von 1997 und 1998 leicht rekonstruiert werden. Eine Aufstellung der von Foelsche und Gerbaud 1998 gesammelten Proben von *N. rhellicani*, bzw. von *N. cenisia* (von uns mit „*Nigritella spec.*, 40 Chromosomen“ bezeichnet), wurden in chronologischer Reihenfolge nummeriert, und diese Reihenfolge wurde von Ståhlberg unverändert übernommen, wie den zitierten Sammelnummern in der schmalen Spalte der folgenden Tabelle zu entnehmen ist. Die gesammelten Pflanzen

wurden damals fotografiert, die Abbildungen der fünf untersuchten *N. cenisia*-Exemplare wurden gemeinsam in FOELSCHÉ & al. (1998: 493) publiziert. Übrigens stammen unsere Proben von 1997 bzw. von 1998 von jeweils unterschiedlichen Populationen. Die Angaben zu den Proben von 1998 lauteten damals wie folgt:

Proben Foelsche 1998:

Nigritella rhellicani

1. Oberalp pass (He), 23.7. „rhe 156“
2. Furkapass (He), 23.7. „rhe 157“
3. Grimselpass (He), 24.7. „rhe 158“
4. Petit St. Bernard (It), 28.7. „rhe 159“
5. Grd. St. Bernard (It), 29.7. „rhe 160“

Nigritella spec., 40 Chromosomen

1. Val Thorens I (Fr), 26.7. „rhe 161“
2. Val Thorens II (Fr), 26.7. –
3. Chanousia A (Fr), 28.7. „rhe 163“
4. Colle del Nivolet (It) 29.7. „rhe 164“

Proben Gerbaud 1998:

Nigritella rhellicani

1. Collet d'Allevard, 1.7. „rhe 171“
2. Croix de Fer, 5.7. „rhe 173“

Nigritella spec., 40 Chromosomen

1. Mont Cenis, 5.7. „rhe 177“
2. Mont Cenis, 5.7. „rhe 178“

Nachtrag 2014: Anmerkungen zu *Nigritella cenisia* und *N. gabasiana*

Warum findet man in den Westalpen, wo die drei sexuellen diploiden Taxa *N. cenisia*, *N. corneliana* und *N. rhellicani* oft direkt nebeneinander vorkommen, keine der zu erwartenden Mischpopulationen bzw. Hybridschwärme im Sinne von z. B. MUNZINGER & HENNECKE (2014: 12)? Die in Frage kommenden Kreuzungen sind ja bekannt und wurden als Hybridarten beschrieben, und bei der Hybride *N. cenisia* × *N. rhellicani* (= *Gymnadenia* bzw. *N. ×robatschiana*) wurde experimentell nachgewiesen (GERBAUD & FOELSCHÉ 2005: 569 und Abb. 1–4), dass es sich bei den morphologisch doch sehr unterschiedlichen Eltern nicht um artgleiche Taxa, etwa im Sinne von Spezies und Subspezies oder von Varietäten, gehandelt haben konnte, weil nämlich die Samen des Kreuzungsproduktes degeneriert und somit unfruchtbar waren und folglich die Hybride ihr vermisches genetisches Material gar nicht hätte weitergeben können. Doch weder Hedrén noch Stählerberg sind davon überzeugt, dass *N. cenisia* eine gute Art ist, erstens, weil sie anhand der wenigen Proben keine morphologischen Hinweise erkennen können, die mit den genetischen Befunden korrelieren, und zweitens, weil die diploiden Taxa der Gattung *Nigritella* genetisch so variabel sind, dass sie eigentlich gar keine eigenständigen, stabilen Arten darstellen könnten. Aus lauter Respekt vor den Untersuchungsergebnissen und Informationen auf Table 2 in HEDRÉN & al. (2000: 250–251) hatte ich die Werte der Population *N. rhellicani* 18 und vor allem die der Population *N. rhellicani* 19 erst im Oktober 2014 genauer studiert, und dabei war mir ein vermutlicher Fehler aufgefallen, oder besser gesagt, eine fehlende Interpretation einiger aus dem Rahmen fallender Resultate. Ein erster Hinweis darauf, dass die Daten von Population 19 nicht berücksichtigt

wurden, ist folgender: HEDRÉN & al. (2000: 248) erwähnen, dass einige Arten zusätzlich zu den in vielen Arten enthaltenen Allelen auch spezielle Allele („unique alleles“) in meist geringem Prozentsatz enthielten. Bei *N. rhellicani* waren das die Allele Idh-c, Pgm-d, Pgm-e und Tpi1-b, und wohl auch Tpi2-a. Doch anscheinend wurde übersehen, dass die Population *N. rhellicani* 19 zusätzlich zu Skd-c einen gleich hohen Anteil an Skd-b enthielt, ein sehr seltenes Allel, das sonst nur noch (in Spuren) bei der Population *N. rhellicani* 12 in Graubünden, ferner bei den *N. lithopolitana*-Proben und bei den *N. corneliana*-Proben nachgewiesen wurde¹¹. Dieses Allel Skd-b stellt eine Verbindung zu den zuletzt genannten Arten her, nicht aber zu *N. gabasiana*. Dafür fehlt diesen Proben das Allel Skd-e, das sonst bei allen untersuchten diploiden Kohlröschen und auch bei *Gymnadenia odoratissima* vorkommt – die einzige Ausnahme ist hier *N. rhellicani* 11 vom Schwarzkogel in den Rottenmanner Tauern, eine Population, die statt dessen das sonst sehr seltene Allel Skd-f besitzt! Aber noch weitere, *N. rhellicani*-typische Allele wurden bei *N. rhellicani* 19 nicht gefunden:

- Idh-c (bei den meisten östlichen *N. rhellicani*-Proben nachgewiesen)
- Mdh1-c (kommt sonst bei allen diploiden Taxa, außer *N. gabasiana*, vor)
- Mdh2-b (vor allem bei östlichen *N. rhellicani*-Populationen nachgewiesen)
- Mdh3-c (sonst nur bei den östlichen *N. rhellicani*-Populationen und bei *N. lithopolitana*)
- Pgm-c (nachgewiesen bei allen Diploiden, außer *N. gabasiana*)

Diese Population 19, die also sehr speziell und eigenständig zu sein scheint, weil bei ihr neun der bei *N. rhellicani* nachgewiesenen Allele nicht gefunden wurden, könnte also unvermischer und damit stabiler gar nicht sein. Sie wächst am Col de l'Iseran in den Westalpen, hat sicher nichts mit *N. rhellicani* zu tun und kann, quod erat demonstrandum, als reine *N. cenisia* angesehen werden, eine Sippe mit dunkelroten Blüten und stark eingerollten Lippen. Gemeinsam mit *N. gabasiana* enthält diese Population übrigens als einzige den vollen Anteil an Pgm-b, das sogenannte westliche Allel, das auch bei der Entstehung der westlichen tetraploiden Sippe *N. nigra* subsp. *iberica*, aber auch bei der Entstehung von *N. bicolor* und *N. stiriaca* beteiligt war (siehe Fig. 3). Durch das fast völlige Fehlen von Allelen erscheint *N. cenisia* jetzt genetisch noch reiner als *N. lithopolitana* und *N. gabasiana*, vergleichbar dem Muster eines apomiktischen Taxons. – Ähnlich unvermischt wirkt natürlich auch *N. gabasiana*, aber das ist nicht weiter verwunderlich, kommt doch in ihrem Verbreitungsgebiet keine weitere sexuelle Art vor. *N. gabasiana* wird vor allem durch das Allel Skd-e gekennzeichnet, das (mit Ausnahme von *N. rhellicani* 11) bei allen diploiden und polyploiden Populationen nachgewiesen wurde, aber ausgerechnet bei *N. cenisia* nicht.

11 Die „Mischpopulation“ 18 vom Mont Cenis, dem locus classicus von *N. cenisia*, scheint allerdings nicht so einzigartig zu sein, hier wurde z. B. Skd-b nicht nachgewiesen.

Es gibt noch einen weiteren Hinweis darauf, dass die Bedeutung der Population 19 vom Col de l'Iseran übersehen wurde: In HEDRÉN & al. (2000: 257) wird die Frage diskutiert, ob diploide Populationen in großen Höhen, wo Bestäuber rar sein können, imstande sind, Samen ohne vorangegangene Bestäubung zu produzieren, weil sie nämlich weniger Multilocus-Genotypen enthalten als Populationen in tieferen Lagen. Als Beispiele werden „St. Bernhard“ (ca. 2700 m) und „Brenta“ (2.500 m) gebracht, nicht aber die wesentlich überzeugenderen Untersuchungsergebnisse der Pflanzen in der Nähe des 2770 m hohen Col de l'Iseran.

Was könnten nun die Schlussfolgerungen aus dieser späten „Entdeckung“ sein? Das spezielle Allel Skd-b bei *N. cenisia*, das, wie schon erwähnt, sonst nur noch bei den westlichen Taxa *N. corneliana* und *N. lithopolitana* nachgewiesen wurde, könnte ein altes „palaeofranzösisches“ Enzym darstellen, das noch aus der Zeit vor der Aufspaltung des gemeinsamen *corneliana* / *lithopolitana*-Ahnen stammen dürfte. Das wäre dann ein deutlicher Hinweis darauf, dass *N. cenisia* hier in den Westalpen entstanden ist, und zwar schon sehr früh. Also noch bevor die *N. rhellicani* der Westalpen entstanden bzw. hierher eingewandert ist. Und das Fehlen von Skd-e scheint darauf hinzuweisen, dass keine nähere Verwandtschaft zwischen *N. cenisia* und *N. rhellicani* besteht. – Wie nahe verwandt sind nun *N. cenisia* und *N. gabasiana*, die ja beide zu den westlichen Arten gerechnet werden und wegen ihrer „miniata-Lippen“ einander morphologisch sehr ähnlich sind? Auch die geographische Nähe dürfte ja für eine gemeinsame Vergangenheit sprechen, bzw. für den Status von Unterarten. Doch sowohl das Fehlen von Skd-e bei *N. cenisia* als auch das Fehlen von Skd-b bei *N. gabasiana* spricht gegen eine besonders nahe Verwandtschaft bzw. gegen eine gemeinsame Geschichte dieser zwei Arten. (Doch beide könnten mit ihrem „westlichen“ Enzym Pgm-b zur Entstehung einer der tetraploiden Unterarten der damals hier noch nicht ausgestorbenen *N. nigra* s. str. beigetragen haben.)

Wenn nun in HEDRÉN & al. (2000: 249) betont wird, dass keine genetische Differenzierung innerhalb des vermischten Probenmaterials *N. rhellicani* / *N. spec.* festzustellen war, dann kann es sich nur um eine Interpretation der zehn Proben *N. rhellicani* 18 vom Mont Genis handeln, nicht aber der vier Proben *N. rhellicani* 19 vom Col de l'Iseran! Es ist kaum zu glauben, dass die Existenz des Allels Skd-b damals kein Thema war, denn die Ergebnisse beider Probenreihen sind so grundsätzlich voneinander unterschieden, dass sie größer und deutlicher gar nicht sein könnten. Allerdings weist die Position der Probe 19 in Hedréns Fig. 1 und Fig. 2 auf die Sonderstellung dieser Population hin, und somit kann auch nicht mehr bestritten werden, dass zumindest die ursprünglich mit „*Nigritella spec.*“ bezeichnete Sippe vom Col de l'Iseran ein eigenständiges Taxon darstellt, nämlich *Nigritella cenisia*, auch wenn sie mit den Proben vom Mont Genis genetisch nicht identisch ist. Es wäre nun absolut gerechtfertigt, als Reaktion auf diese völlig neue Situation die Probenreihe *N. rhellicani* 19 in Table 2 (HEDRÉN & al. 2000: 250–251) aus der *N. rhellicani*-Reihe zu entfernen und dort sechs Zeilen tiefer einzufügen (also oberhalb von *N. lithopolitana*), und zwar unter der neuen Bezeichnung *N. cenisia*.

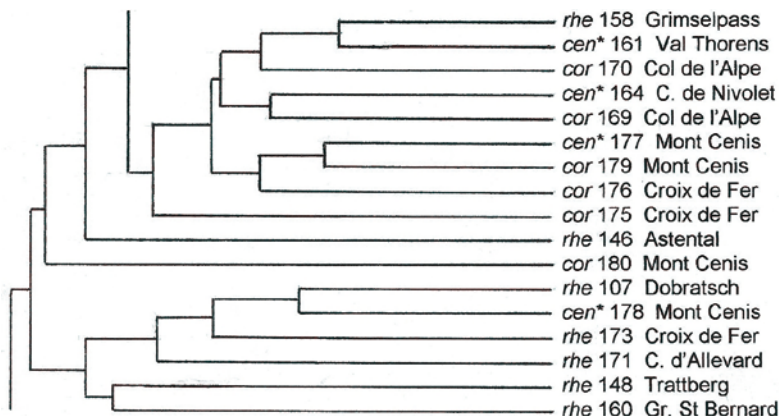


Fig. 4: Ausschnitt der Fig. 4 aus STÄHLBERG (1999): „UPGMA phenogramm based on the Jaccard coefficient of similarity, showing relationships within *Nigritella/Gymnadenia*.“ Hinweis: Die hier nachträglich eingefügten, rekonstruierten Angaben für *N. cenisia*-Proben sind mit cen* gekennzeichnet.

Anmerkung zu Fig. 4: Die hier zitierte Fig. 4 aus STÄHLBERG (1999: 17) zeigt einen adaptierten Ausschnitt des Phänogramms, das mittels Clusteranalyse nach der UPGMA-Methode erstellt wurde. Auffallend ist auch bei Ståhlberg eine mehr oder weniger deutliche Gruppierung der untersuchten diploiden *Nigritella*-Taxa in geografisch weit voneinander getrennte Gebirgsgruppen, von der Iberischen Halbinsel (*N. gabasiana*) über die West- und Ostalpen bis zur Balkanhalbinsel (mit einer einzigen *N. rhellicani*-Probe vom Durmitor, einem Herbarbeleg, gesammelt am 1. Juli 1988 von K. A. Olsson). Dieser Ausschnitt zeigt die diploiden Sippen der Westalpen inklusive West-Schweiz mit sechs *N. corneliana*-, sieben *N. rhellicani*- und – jetzt nachgetragen – auch vier *N. cenisia*-Proben. Die *N. rhellicani*-Proben erscheinen tatsächlich widersprüchlich, Nr. 107, 146, 148 kommen nämlich aus den Ostalpen. Doch *N. rhellicani* 171 vom Collet d'Allevard stammt aus der Population, die in Hedréns Fig. 2 als „westliche *rhellicani*“ bezeichnet wurde, hier decken sich also die Befunde beider Arbeiten. Einige der östlichen Populationen scheinen auf diesem Ausschnitt nicht auf, und die hier nicht gezeigte rhe 156 vom Oberalppass wäre an einer unvermuteten Position zu finden, nämlich ganz zuunterst und in Nachbarschaft der alten Sippen *N. gabasiana* und *N. rhellicani*.

Drei der fünf *cenisia*-Proben, die von unterschiedlichen Fundstellen stammen, liegen auf dem Phänogramm relativ nahe beisammen, was vermutlich auf eine nahe Verwandtschaft hinweist. Die zweite Probe vom Mont Cenis liegt etwas abseits zwischen zwei *N. rhellicani*, es könnte sich also um eine Hybride *N. cenisia* × *N. rhellicani* gehandelt haben. Die fünfte Probe („rhe 163“) vom Alpengarten La Chanousia ist kaum zu auffinden: Sie liegt in einer ganz unglaublichen Position im „*miniata-widderi*-Baum“, eine Diploide direkt neben Polyploiden!

6.2 Die polyploiden, apomiktischen Taxa

STÄHLBERG (1999: 19, fig. 5) gliedert die polyploiden Taxa in drei Gruppen: in die *N. widderi* / *N. archiducis-joannis*-Gruppe¹², in die *N. miniata* / *N. stiriaca*-Gruppe und in die *N. nigra* s. lat.-Gruppe; Untereinheiten innerhalb der ersten zwei Gruppen, die jeweils aus einer ausgestorbenen Triploiden entstanden sein dürften, seien nicht festzustellen. Die *N. nigra* s. lat.-Gruppe ist die jüngste dieser Gruppen. Der triploide Namensgeber *N. nigra* s. str., einst vermutlich von den Alpen bis zu den Pyrenäen verbreitet, könnte durch Hybridisierung einer ausgestorbenen Diploiden mit einem Vorläufer von *N. gabasiana* entstanden sein. Untereinheiten dieser Gruppe, als subsp. *austriaca* bzw. als subsp. *iberica* beschrieben, verdanken ihre Entstehung einer weiteren Polyploidisierung, wobei bei subsp. *austriaca* eine rezente östliche und bei subsp. *iberica* eine westliche Diploide (wahrscheinlich wiederum *N. gabasiana*) als Partner in Frage kommen. Die Schlussfolgerungen von HEDRÉN & al. (2000) und STÄHLBERG (1999) decken sich also weitgehend, wobei letzterer die Sonderstellung von *N. gabasiana* noch deutlicher hervorhebt.

Wie steht es bei Stählsberg um die Erwähnung unterschiedlicher Genotypen bei *N. miniata*? Auf dem Schöckl und auf der Aflenzer Bürgeralm wurde – so wie bei HEDRÉN & al. (2000) – Genotyp E bestätigt, das ist nach dem bisher Gesagten *N. bicolor*, auf der Teichalm dagegen wurde nur der Genotyp H nachgewiesen, also *N. miniata*. Beim weiter oben erwähnten Verhältnis von 10:1 ist auch nicht zu erwarten, dass sich unter den (nur) zwei Proben von der Teichalm auch *N. bicolor* befunden haben könnte.

7. Gedanken zur Entstehung von *Nigritella widderi*

Was bedeutet die Entdeckung von Hedrén und Stählsberg, dass *N. widderi* zwei, bzw. drei Genotypen beinhaltet? Hier könnte es sich tatsächlich um kryptische Arten handeln. Einige Autoren – z. B. BREINER (1999: 434) – vermuten ja schon seit langem, dass jeder Berg seine eigene *N. widderi* beherbergen könnte; auch ist es unwahrscheinlich, dass die Populationen der Ostalpen und die (nicht untersuchten) Populationen der Abruzzen genetisch identisch sind. Die beiden Multilocus-Genotypen in HEDRÉN & al. (2000: 254, Table 3) werden mit den Kürzeln *wid-1*⁴ F und *wid-2*⁴ G bezeichnet. Sie unterscheiden sich genetisch dadurch, dass der Typ G, der auf der Aflenzer Bürgeralm (Hochschwab, 12 Proben), auf der Teichalm (Grazer Bergland, 6 Proben) und auf dem Schöckl (Grazer Bergland, 1 Probe) nachgewiesen wurde, eine zusätzliche Kopie des seltenen Allels *mdh1-a* enthält, die sonst bei keiner der übrigen Polyploiden vorkommt. Der Typ F wurde in den nordöstlichen Kalkalpen nachgewiesen, und zwar auf dem Tamischbachturm (Ennstaler Alpen, 5 Proben), auf dem Kreuzkogel (Ennstaler Alpen, 12 Proben), auf dem Trenchtling (Hochschwab, 12 Proben), auf der Aflenzer Bürgeralm (Hochschwab,

12 *Nigritella buschmanniae* wurde von Stählsberg nicht untersucht.

8 Proben, hier gemeinsam mit Typ G) und auf der Hohen Veitsch (Mürzsteger Alpen, 8 Proben). – Auf dem Trenchtling, dem locus classicus von *N. widderi*, wurde also (nur) Typ F dokumentiert, der somit *N. widderi* repräsentiert, während Typ G eine eigenständige, nicht beschriebene Sippe darstellen könnte, die bis jetzt nur im „Korridor“ Hochschwab – Teichalm – Schöckl nachgewiesen wurde.

Die Ergebnisse von STÄHLBERG (1999: Fig. 4), basierend auf den Genotypen F und G, deuten auf sogar drei evolutionäre Ereignisse hin: (1) auf eine sehr frühe Verzweigung, die zur Entstehung der Pflanze „widd 133, Eastern Tyrol, Hinteregger-Alm, Matrei, 1220 m, 24 June 1998, K. Redl“ geführt hat, (2) auf die Entstehung des Genotyps G (Aflenzler Bürgeralm, Teichalm, Schöckl), und (3) auf die noch viel spätere Entstehung des Genotyps F (Aflenzler Bürgeralm). Der also relativ junge Genotyp F ist auch bei Stählerberg nahe verwandt mit *N. archiducis-joannis*, die diesmal mittels Proben von der Tauplitzalm nachgewiesen wird. Diese stammen aber nicht vom locus classicus (Traweng), sondern vom benachbarten Lawenstein. – Vorläufig besteht allerdings der Verdacht, dass einige der sechs Proben von *N. archiducis-joannis*, die Kurt Redl am 17. Juli 1997 am Traweng gesammelt hatte, eventuell auch *N. widderi* zugeordnet werden könnten, weil dort zumindest an einer Stelle beide Arten ganz eng nebeneinander wachsen. Das wäre eine (vielleicht zu einfache) Erklärung dafür, warum *N. archiducis-joannis* und *N. widderi* denselben Genotyp haben. Allerdings zeigen alle drei Abbildungen von *N. archiducis-joannis* in REDL (1996: 193), aufgenommen am 1. Juli 1994, eindeutig diese Art.

Anmerkung: Bei einem kritischen Vergleich der Funddaten Redls hat sich erst spät herausgestellt, dass Stählerberg einer Namensverwechslung zum Opfer gefallen war: Hinteregger in Osttirol ist nicht die Hinteregger-Alm in der Steiermark. Die Proben „widd 133, Eastern Tyrol, Hinteregger-Alm, Matrei, 1220 m“ und auch „min 136, Eastern Tyrol, Hinteregger-Alm, Matrei, 1520 m“ wurden nicht bei Hinteregger in Osttirol gefunden! Redls handschriftliche Angaben auf den glücklicherweise noch vorhandenen Säckchen lauten: „*N. widderi*, ST, Hinteregger-Alm, 1220 m, südexpon. Gelände am Fuße des Angerkogels, 24.6.98“ und „*N. miniata*, ST, Hinteregger-Alm 1250 m, 22.6.98, südexpon. Trockenrasen am Fuße des Angerkogels“ (Hedrén, Mitteilung vom 12. Oktober 2014).

8. Gedanken zur Entstehung von *Nigritella buschmanniae*

TEPPNER & STER (1996: 286) stellen fest, dass von der morphologischen Seite her *N. buschmanniae* der *N. widderi* am nächsten kommt, und in HEDRÉN & al. (2000: 264) wird dies mit dem Hinweis bekräftigt, dass die pentaploide Art hybridogen aus einer tetraploiden *N. widderi* 1 (= Multilocus-Genotyp F wie bei Populationen der nordöstlichen Kalkalpen) mit Beteiligung einer rezenten sexuellen Diploiden entstanden sein könnte – eine damals wohl ziemlich unwahrscheinliche Theorie! Denn um welche der wenigen in Frage kommenden sexuellen Sippen könnte es sich gehandelt haben? *N. buschmanniae* enthält ein zusätzliches Allel *Mdh3-c*, welches zwar auch bei *N. rhellicani* und *N. lithopolitana* vorkommt, bei beiden Arten allerdings nur in geringfügigen Mengen.

Damals war auch noch nicht bekannt, dass *N. widderi* tatsächlich auch in den Südalpen wächst, und zwar nicht nur in der relativ nahe gelegenen Civetta-Moiazza-Gruppe (PERAZZA 2005), sondern, wie erst kürzlich nachgewiesen wurde, auch in den Julischen Alpen (DAKSKOBLER & al. 2012: 25–43). Bei Durchsicht der Daten in Tab. 3 bezüglich des Allels Mdh3-c kann man feststellen, dass der Hinweis in HEDRÉN & al. (2000: 264) auf dessen Geringfügigkeit nicht immer den Tatsachen entspricht: Unter den *N. rhellicani*-Populationen der Ostalpen gibt es nämlich einen Ausreißer, bei dem man gewiss nicht von einer geringfügigen Menge dieses Allels sprechen kann. Es handelt sich um die Population „rhe (20)“, die auf *Le Crosette* (2500 m) in der Brenta-Gruppe wächst – und das ist haargenau der bekannte Standort von *N. buschmanniae*! (Die Sonderstellung der *N. rhellicani*-Population 20 unterstreicht auch der Nachweis des Allels pgi-d, das sonst nur noch bei beiden *Gymnadenia*-Arten vorkommt.)

Eine knappe Gardaseelänge weiter südöstlich hatte ich auf dem *Passo di Croce Domine* Stichproben der Population „rhe (21)“ gesammelt, die den zweitgrößten Mdh3-c-Wert aufweist. Das lässt darauf schließen, dass der hohe Mdh3-c-Wert der sieben untersuchten Pflanzen von *Le Crosette* kein Zufall war, sondern dass wir es hier mit einer Varietät zu tun haben könnten, die besonders in diesem Gebiet verbreitet ist. Es ist also sehr wahrscheinlich geworden, dass die Elternsippen von *N. buschmanniae* die Arten *N. widderi* und *N. rhellicani* waren. Auch der kräftige Stiftchensaum der Tragblätter würde für diese Annahme sprechen, denn beide potentiellen Eltern besitzen diesen Saum. Weiters wäre es durchaus denkbar, dass die neue Art *in situ* entstanden ist, irgendwann nach der letzten Eiszeit, und dass sie sich seither (noch) nicht weiter verbreitet hat. In diesem Fall würde es sich also nicht um ein Reliktvorkommen handeln wie z. B. bei *N. widderi*, sondern vielleicht sogar um die Gründungspopulation, die uns hier einen unmittelbaren Einblick in das Evolutionsgeschehen gestattet.

9. Die Kohlröschen des Frießkogels auf der Teichalm (Grazer Bergland)

„Für unsere auswärtigen Leser mag bemerkt werden, dass der Hochlantsch 5480' der nördlichen Kalkalpenkette angehört, und was landschaftliche Schönheit, Fernsicht und Flora betrifft, zu den interessantesten Punkten Steiermarks gerechnet werden muss“. Das schrieb Ferdinand Graf vor fast 140 Jahren in „Die Flora des Hochlantsch“, und unter „*Nigritella angustifolia* Rich. Kohlröschen“ merkte er an: „Allenthalben auf allen Alpenwiesen bis zum Hochplateau, namentlich aber in unzähligen Mengen auf den Triften unweit des Teichwirtes“ (GRAF 1875). In Metern gemessen mutet die Höhe des Hochlantsches eher bescheiden an, denn er ist ja nur 1722 m hoch, und die „unzähligen Mengen“ von Kohlröschen sind heute zu leicht überschaubaren Restpopulationen geschrumpft. Denn der Kunstdünger hat ganze Arbeit getan, und wenn sich die Jäger¹³

13 Warum die Jäger? Weil „ihre“ Birkhühner das für sie giftige Blaukorn mit Magensteinchen verwechseln könnten!

nicht gegen das Aufbringen des granulierten Düngers auf den höher gelegenen Weiden gewehrt hätten, wären all die interessanten Kohlröschen-Funde seit 1988 nicht mehr möglich gewesen.

Heute schreibt Wikipedia über dieses Gebiet: „Teichalm und Sommeralm bilden eines der größten zusammenhängenden Almgebiete der Alpen. Es liegt rund 30 km nördlich von Graz und gehört zur Gemeinde Fladnitz an der Teichalm. Die Teichalmregion ist Teil des Naturparks Almenland. Die Ost-West-Ausdehnung des Gebiets beträgt etwa 8 km, die Nord-Süd-Ausdehnung jedoch nur um die 2 km. Es handelt sich um eine Altlandschaft in Höhenlage, die durch den Mixnitzbach nach Westen entwässert wird. Dieser verläuft westlich der Teichalm zwischen dem Hochlantsch (1722 m) und der Roten Wand (1505 m). Den Höhenunterschied von der Teichalm (ca. 1200 m) zum Murtal (ca. 450 m) überwindet er in der Bärenschützklamm. Der Mixnitzbach entwässert Richtung Mur, sämtliche andere Bäche und Flüsse entwässern in die Raab, die am Osser entspringt. Das Gebiet ist somit auch eine Wasserscheide. Die Rodung des heutigen Almgebietes erfolgte im ausgehenden Mittelalter. Der reichlich vorkommende Quarz und Kalk bildeten die Grundlage für die Glasherstellung; das Holz wurde als Brennmaterial benötigt. Erst in der Folge wurden die entstandenen freien Flächen für die Viehweide genutzt. Das ganze Almgebiet Teichalm und Sommeralm ist in ca. 150 einzelne Almen aufgeteilt. Diese sind meist im Besitz von Agrargemeinschaften und anteilmäßig auf die teilhabenden Bauern aufgeteilt. Die Besitzstrukturen sind sehr persistent, sie haben sich in den letzten Jahrhunderten kaum geändert. Der Untergrund des ganzen Gebiets gehört zum Grazer Paläozoikum, einer Kalkdecke, die südlich von Graz von den tertiären Ablagerungen verdeckt ist, im Norden aber bis zum Hochlantsch ansteigt. Unmittelbar an dessen Gipfel bricht diese steil nach Norden hin ab.“

Hier liegt auch der unscheinbare, 1451 m hohe Frießkogel, auch Frießenkogel genannt, der als *Nigritella*-Hotspot bezeichnet werden kann. Auf seinem Südwesthang,

Abb. 1–9: *Nigritella* vom Frießkogel und vom Schöckl (von links oben nach rechts unten):

1: *Nigritella stiriaca*, Frießkogel, ca. 1450 m, 28. Juni 1988 (die erste Aufnahme eines Steirischen Kohlröschens auf der Teichalm).

2: *Nigritella miniata*, Frießkogel, 22. Juni 1990 (eine frühe Aufnahme eines Roten Kohlröschens).

3: *Nigritella bicolor*, Frießkogel, 28. Juni 1990 (die älteste Aufnahme eines Zweifarbigen Kohlröschens auf der Teichalm).

4: *Nigritella widderi*, Frießkogel, 7. Juli 1989 (die erste Aufnahme des damals von Gundel Foelsche entdeckten, abblühenden Widder-Kohlröschens auf dem Frießkogel; diese Pflanzengruppe wird seither alljährlich beobachtet und dokumentiert).

5: *Nigritella nigra* subsp. *austriaca*, Frießkogel 20. Juni 1990 (eine frühe Aufnahme des hier sehr seltenen Österreichischen Kohlröschens).

6: *Nigritella bicolor*, Frießkogel, 18. Juni 2001; Foto: Franz Fohringer.

7: *Nigritella miniata*, Frießkogel, 22. Juni 2006.

8: *Nigritella bicolor*, Frießkogel, 20. Juni 2012.

9: *Nigritella bicolor*, Schöckl, 1400 m, 8. Juni 2011 (eine „miniata-1 4E“ mit „widderi-colour“ mit einer Schaumzikade vom benachbarten Schöckl bei Graz).



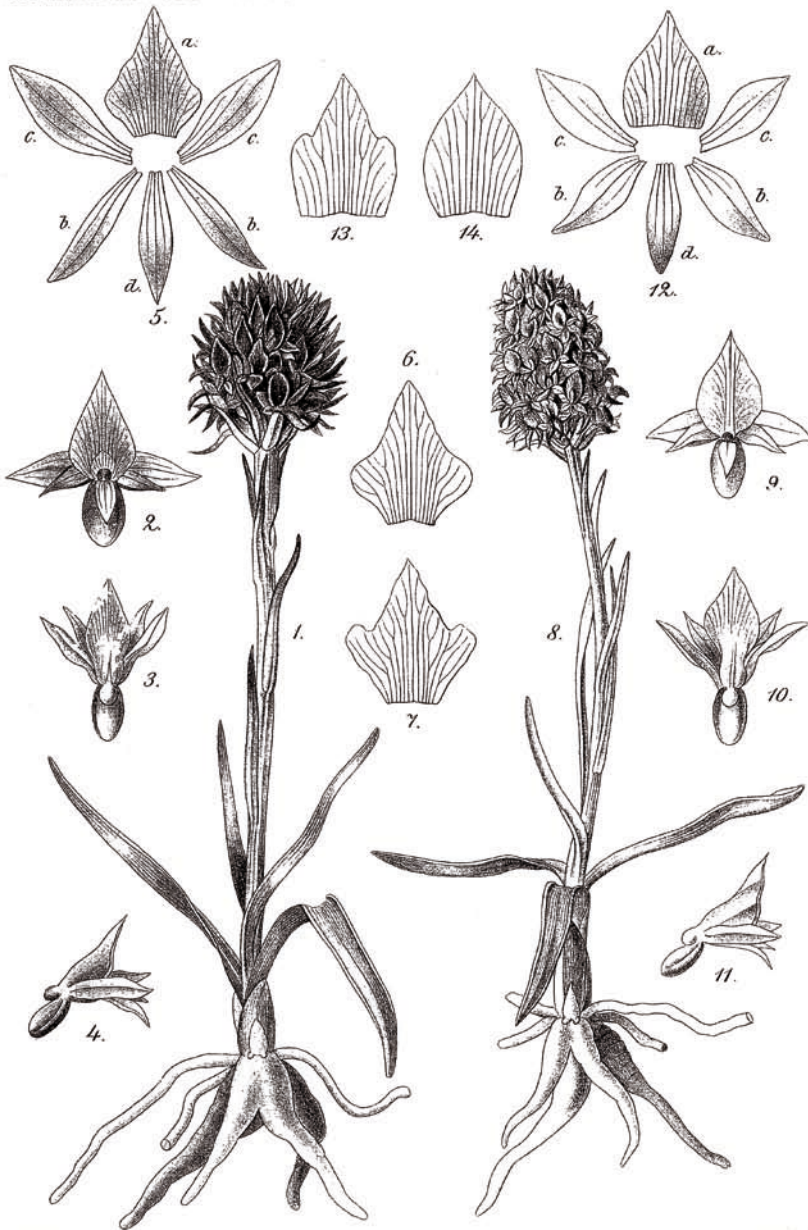
den man als Weltnaturerbe klassifizieren müsste, wurden vor 25 Jahren vier Kohlröschen-Taxa entdeckt, nämlich *Nigritella nigra* subsp. *austriaca*, *N. miniata*, *N. stiriaca* und *N. widderi* (ERNET & FOELSCH 1991). Hier blühen je nach den alljährlich deutlich veränderten Mengenverhältnissen zwar nur 100 bis maximal 300 Individuen, aber diese verteilen sich auf einige der seltensten Arten, und etwa ein Viertel des Weltbestandes von *Nigritella stiriaca* ist in einem guten Jahr hier zu finden. Obwohl nach 25-jähriger Beobachtungszeit noch keine auffälligen Änderungen der Vegetationszyklen feststellbar sind, ist doch das Ablaufdatum der Populationen absehbar – sie haben hier jetzt schon fast den Zenit ihres Lebensraumes erreicht und können bei einer weiteren Erwärmung nicht weiter nach oben ausweichen! Mit Ausnahme der Aktivitäten von Modellflugpiloten, Drachenfliegern und Paragleitern ist das Fundgebiet relativ wenig überlaufen. Dringliche Schutzmaßnahmen gegen Viehtritt, etwa durch wechselnde partielle Einfriedung der Wiese mit einem transportablen Weidezaun, wären nicht allzu aufwändig! (Aus gegebenem Anlass wird darauf aufmerksam gemacht, dass sich zwischen den stets präsenten, harmlos wirkenden Almo-Ochsen auch ein Stier befinden kann!)

Die Identifizierung von *miniata*-1 4E und *miniata*-2 4H Teichalm

1997 wurden anlässlich der europaweit durchgeführten Sammlung von Blattproben natürlich auch hier Proben entnommen. Als die Ergebnisse der Untersuchungen schließlich vorlagen, stand fest, dass auf der Teichalm hier nicht erwartungsgemäß vier, sondern sogar fünf Genotypen vorkommen, weil nämlich zwei genetisch unterschiedliche Formen des Roten Kohlröschens nachgewiesen werden konnten! Allerdings schien dieses unerwartete Ergebnis in HEDRÉN & al. (2000) damals kein besonderer Aufreger gewesen zu sein, denn in der *Nigritella*-Literatur des daraufhin folgenden Jahrzehnts hatte die Existenz zweier unterschiedlicher rot blühender Sippen keinen Widerhall gefunden.

Noch 2010 hatte ich anlässlich der Beschreibung von *Nigritella bicolor* betont, dass diese sonst weit verbreitete neue Art ausgerechnet auf der Teichalm nicht vorkomme (FOELSCH 2010a: 52). Doch sofort nach dem Erscheinen meiner Arbeit schickte mir Franz Fohringer zwei Dias, die er 2001 auf dem Frießkogel aufgenommen hatte, und es konnte sich bei beiden Pflanzen eigentlich nur um *N. bicolor* handeln! Diese Bilder wurden daraufhin auf der Webseite „Die Fundstellen von *Nigritella bicolor*“ (FOELSCH 2010b: 24, Fig. 35 und 36; Abb. 6 in dieser Arbeit) mit der Anmerkung präsentiert, dass *N. bicolor* also auch auf dem Frießkogel zu finden sein dürfte. Aber auch bei der Pflanze auf Abb. 11 in GRIEBL (2009: 96), dort als vermutliche Hybride zwischen *N. rubra* und *N. stiriaca* vorgestellt, dürfte es sich um *N. bicolor* gehandelt haben. Ich selbst hatte schon 1990 eine helle Pflanze fotografiert (Abb. 3), die aus heutiger Sicht ein Zweifarbiges Kohlröschen ist.

Der Fundliste in HEDRÉN & al. (2000: 244) ist zu entnehmen, dass Erich Klein hier am 20. Juni 1997 unter anderem auch 22 Proben von roten Kohlröschen gesammelt und diese unter der Bezeichnung *Nigritella miniata* nach Schweden geschickt hatte. Klein



R. Wettstein del.

C. Laue lith.

Abb. 10: Reproduktion der Tafel XIII in WETTSTEIN (1889) mit den Blütenanalysen von *Gymnadenia nigra* (links oben) und *G. rubra* (rechts oben).

war damals der Meinung, dass farblich unterschiedliche Exemplare einer Sippe, also z. B. solche mit aufgehellter Basis des Blütenstandes, auf einen katabolen Abbau von Blütenfarbstoffen während der Anthese zurückzuführen seien (KLEIN 1996: 54), für ihn handelte es sich folgerichtig bei Pflanzen mit sowohl einfarbigem als auch mit zweifarbigem Blütenstand um ein- und dasselbe Taxon! Mikael Hedrén, der ja nur Fragmente von schmalen Blättern zu Gesicht bekommen hatte, fand allerdings heraus, dass er es bei diesen 22 Pflanzen vom Fundort Teichalm mit zwei unterschiedlichen Genotypen zu tun hatte: 20 Proben wurden von ihm nach der Untersuchung als *min-2* 4H Teichalm bezeichnet, und die beiden restlichen als *min-1* 4E Teichalm. Was hat dieses überraschende Ergebnis nun in der Praxis zu bedeuten? Können diese beiden Genotypen auch morphologisch so gut voneinander unterschieden werden wie *N. miniata* und *N. stiriaca*, oder gleichen sie sich etwa wie ein Ei dem anderen, so wie z. B. *Nigritella nigra* subsp. *austriaca* und *N. nigra* subsp. *iberica*? Oder aber – und das scheint, nach den Abbildungen von Fohringer und Griebel zu schließen durchaus realistisch zu sein – könnte es sich bei einem dieser Genotypen um *N. bicolor* handeln? Aus heutiger Sicht ergibt die Auswertung der zur Verfügung stehenden Funddaten, dass die 20 Proben, die *min-2* 4H genannt wurden, *N. miniata* zuzuordnen sind, während die zwei restlichen, als *min-1* 4E bezeichnet, nur *N. bicolor* sein können – und nicht umgekehrt!

Soweit die Theorie, die noch der Bestätigung durch Nachsuche im Gelände bedurfte. Nach einem für die Vegetation klimatisch sehr ungünstigen Winterhalbjahr 2011/2012 suchte ich die Teichalm zunächst am 16. Juni 2012 auf und fand tatsächlich auf der von Erich Klein besuchten Fundstelle inmitten von etwa 20 Exemplaren ziemlich kleiner *N. miniata* zwei Exemplare von *N. bicolor*, weiters ca. 30 *N. stiriaca* und 3 *N. widderi*; die meisten Pflanzen blühten damals erst auf. Diese beiden Exemplare von erstmals hier nachgewiesener *N. bicolor* waren ziemlich dunkelfarbig, sie waren nur zu identifizieren, wenn man bewusst danach suchte. Vier Tage später beging ich weitere Areale des in Frage kommenden Gebietes und konnte noch einige, in diesem Jahr ebenfalls ungewöhnlich kleine *N. miniata* und zahlreiche *N. stiriaca* finden, aber auch noch vier weitere, wesentlich hellere *N. bicolor*, darunter auch ein kleineres Exemplar mit *widderi*-ähnlichem Blütenstand. Diese Pflanzengruppe wächst am selten aufgesuchten nördlichen Rand der Wiese, sie wurde bisher vermutlich oft übersehen. 2013 war das Mengenverhältnis der Arten auf dem Frießkogel ähnlich, und es konnten 8 Exemplare *N. miniata* und 2 Exemplare *N. bicolor* untersucht und vermessen werden.

Mit dem Nachweis des Zweifarbigen Kohlröschens auf der Teichalm konnten die Proben *min-1* 4E mit großer Wahrscheinlichkeit als *N. bicolor* und die Proben *min-2* 4H als *N. miniata* identifiziert werden. Das Rätsel der zwei rot blühenden Genotypen auf der Teichalm dürfte somit gelöst sein. Besonders erfreulich und bemerkenswert ist, dass damit auf dieser eher unscheinbaren Almwiese schon fünf seltene Kohlröschens-Arten nachgewiesen und genetisch analysiert sind: *Nigritella nigra* subsp. *austriaca*, *N. bicolor*, *N. miniata*, *N. stiriaca* und *N. widderi*. – *N. rhellicani*, eine sonst sehr verbreitete und häufige Art, wurde hier allerdings noch nicht gefunden!

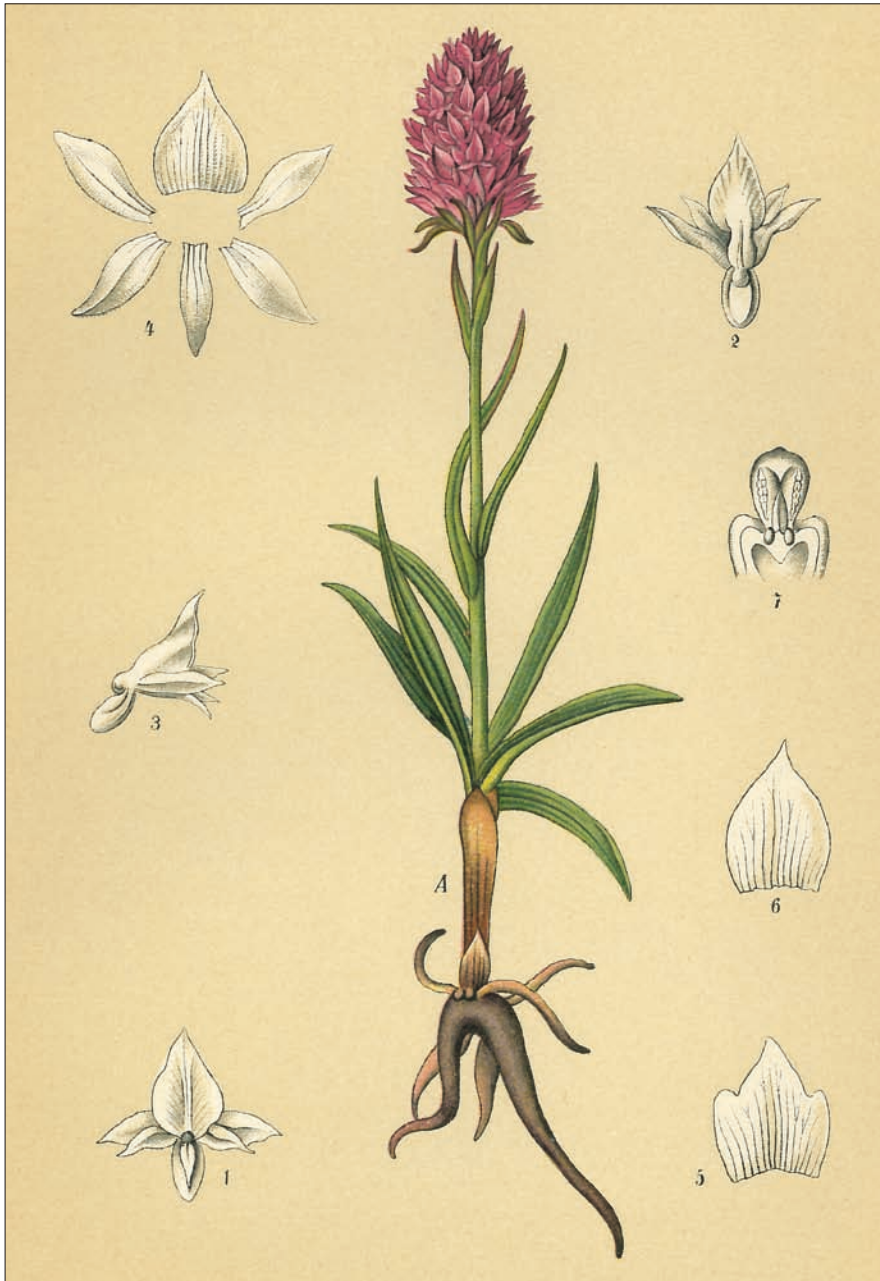


Abb. 11: „*Gymnadenia rubra* WETTST. Rote Höswurz“ in SCHULZE (1894: Tafel 44); Herkunft der Pflanze und Bildautor sind nicht angegeben; Blütenzeichnungen nach WETTSTEIN (1889).

10. Zeitgemäße Beschreibung von *Nigritella miniata* s. strictiss.

Das Rax-Schneeberg-Gebiet wird wohl zu Recht als terra typica von *N. miniata* und von *N. rubra* angesehen. Folglich liegen dieser Beschreibung genau untersuchte und vermessene Pflanzen von beiden Bergen zugrunde, und zwar 15 Exemplare (21 Einzelblüten) vom Wiener Schneeberg (Quadrant 8268/2, 4. Juli 2011, 4. Juli 2014) und 12 Exemplare (14 Einzelblüten) von der Raxalpe (Quadrant 8260/4, 1. Juli 2013). Die untersuchten Populationen liegen in Sichtweite zueinander und sind nur 7 km Luftlinie voneinander entfernt. Ob sie deshalb aber auch als genetisch ident betrachtet werden können? Gravierende morphologische Unterschiede sind jedenfalls nicht festzustellen: Die für die Identifizierung als wesentlich angesehenen Durchschnittswerte der Sepalbreiten sind bei den Schneeberg-Proben um etwa 0,2–0,4 mm größer als bei den Proben von der Rax, die Durchschnittswerte der Petalenbreite sind auf beiden Fundstellen genau gleich groß. (Die Sporne sind bei einigen Proben vom Schneeberg allerdings deutlich größer!) Die in dieser Beschreibung angegebenen qualitativen und quantitativen Merkmale stimmen weitestgehend mit den Merkmalen der Populationen von der Teichalm und vom Schöckl (Grazer Bergland), vom Trenchtling (Hochschwab), von der Tauplitzalm (Totes Gebirge), aber auch von der Koralpe (Lavanttaler Alpen) und von der Grebenzen (steirisch-kärntnerische Zentralalpen) überein. Bei den 12 untersuchten Pflanzen von der Raxalpe sind die Petalen tatsächlich gleich breit wie die Sepalen, allerdings betragen die Durchschnittswerte nur 1,5 mm und nicht „ca 2 mm“, wie Wettstein angibt. Zwei dieser Pflanzen von der Rax wurden vorerst als sogenannter Topotypus¹⁴ deklariert, deren Herbarbelege im Herbar GJO hinterlegt sind.

In dieser Arbeit wird explizit nur jene Sippe als *Nigritella miniata* s. strictiss. bezeichnet, die der eingangs geschilderten traditionellen Auffassung des Roten Kohlröschens entspricht; sie kommt nachweislich vor allem im Osten Österreichs vor, und zwar so gut wie immer gemeinsam mit *N. bicolor* und oft auch mit *N. widderi*.

Habitus: Pflanze relativ klein und zart bis kräftig, 10–20 cm groß.

Laubblätter grasartig, schmal-linealisch, rinnig, schräg abstehend bis anliegend; am Grunde ca. 6 rosettenartige, darüber ca. 5 Blätter am Stängel verteilt und 3–4 tragblattartige rötlich geränderte Blätter.

Stängel relativ dünn, Durchmesser an der Basis des Blütenstandes 1,7–2,0(2,2) mm.

Blütenstand relativ klein, dichtblütig, kegelförmig, oder kurz bis verlängert eiförmig, 18–26 mm lang, 15–18(19) mm breit, alle offenen Blüten durchgehend gleichfarbig.

Tragblätter 10–12 mm lang, 1,5–2,0 mm breit, rötlich gerändert bis dunkelrot, die Ränder glatt, kurz gesägt oder partiell mit kurzen Stiftchen besetzt.

Blüten mittelgroß, die oberen nur wenig geöffnet, leuchtend karmin- oder rubinrot, Knospen dunkelrot bis schwärzlich; Blütenduft vanilleähnlich.

14 Ein Topotypus ist ein Exemplar vom Typenfundort, das nicht in der Originalbeschreibung angegeben wurde, er kann auch zu einem späteren Zeitpunkt gesammelt worden sein.

Seitliche Sepalen ± rinnig gefaltet, gekielt, zugespitzt, schräg vorwärts gestreckt oder ein wenig ausgebreitet, relativ schmal, (5,0)6,0–7,0 mm lang, (1,3)1,6–1,9(2,1) mm breit; durchschnittliche Breite: Raxalpe 1,5 mm (n=28); Schneeberg 1,9 mm (n=42).

Mittleres Sepalum meist vorgestreckt, nicht (oder selten) herabgebogen, 5,4–6,8(7,2) mm lang, (1,4)1,5–1,9 mm breit; durchschnittliche Breite: Raxalpe 1,5 mm (n=14); Schneeberg 1,7 mm (n=20).

Petalen kürzer und nur wenig schmaler als (bis selten gleich breit wie) die seitlichen Sepalen, wenig bis stark rinnig gefaltet, ± schräg vorgestreckt, 4,8–5,8(6,1) mm lang, (1,2)1,5–1,8 mm breit; durchschnittliche Breite: Raxalpe 1,5 mm (n=28); Schneeberg 1,5 mm (n=42).

Lippe aufwärts gerichtet, schmal, 6,4–8,1(8,6) mm lang, in natürlichem Zustand (1,9) 2,0–2,8(3,5) mm, ausgebreitet 3,8–4,6(5,4) mm breit, stark tailliert und dadurch in zwei Teile gegliedert, in den konkav-muschelförmigen, ± geschlossenen, ca. 2 mm langen und 2,0–2,3 mm breiten *Basisbereich* und in den schmalen oder schmal erscheinenden, ± stark eingerollten oder zusammengefalteten, im spitzenwärtigen Bereich oft rückwärts gebogenen *Vorderabschnitt* („Fahne“); sehr selten sind die Ränder auswärts geschlagen. Von außen gesehen ist die Lippe sattelförmig oder sanduhrförmig verengt, die schmalste Stelle, die *Taille*, liegt etwa im unteren Drittel der Lippe (2,0–2,5 mm über dem Lippengrund) und ist an der schmalsten Stelle 1,0–1,4 mm breit.

Sporn tropfenförmig, hell und durchsichtig, nektarhaltig, 0,8–1,2 mm lang und 0,7–1,0 mm breit (Rax), bzw. 0,8–1,4 mm lang und 1,0–1,2(1,35) mm breit (Schneeberg).

Fruchtknoten (3,0)3,4–4,0 mm lang, 1,2–1,9 mm breit.

Chromosomenzahl: $2n = 4 \times = 80$.

Embryologie: *Nigritella miniata* ist apomiktisch und pflanzt sich über Nuzellarembryonen fort.

Blütezeit: (Mitte) Ende Juni bis Mitte (Ende) Juli, also relativ früh, gleichzeitig mit *Nigritella bicolor*, einige Tage nach *N. widderi*, 1–2 Wochen vor *N. rhellicani*.

Standortbedingungen: flach- bis tiefgründige alpine Rasen über Kalk und Dolomit, ca. 1200–2000 m.

Diese Beschreibung zeigt eine bemerkenswerte Übereinstimmung mit einigen Angaben Wettsteins und scheint die Synonymisierung von *N. miniata* und *Gymadenia rubra* zu rechtfertigen. Es sind dies a) die an erster Stelle genannte Abbildung in „Jacquin, Florae Austr. Icon. IV, tab. 368“ (WETTSTEIN 1889: 312), und b) Wettsteins Blütenanalyse 12 auf Tafel XIII. Die zitierte Abbildung ist ein handkolorierter Kupferstich des Franz Anton von Scheidel (1731–1801), der eine Pflanze zeigt, die mit *Satyrrium nigrum* bezeichnet ist und ein dunkelrotes Kohlröschen mit einfarbigem Blütenstand darstellt, und die gezeichnete Blütenanalyse demonstriert deutlich die in der obigen Beschreibung angeführte gleiche Breite der Petalen und Sepalen: „Laciniae duae interiores exterioribus aequilatae“. – Diese Angabe, die ungefähre, also nicht ganz wörtlich zu nehmende gleiche Breite der Tepalen, trifft nur auf *N. miniata* s. str. zu, nicht aber auf *N. bicolor* und auch auf keine der übrigen *Nigritella*-Arten. Allerdings kann die von Wettstein angege-

bene, vermutlich aufgerundete Sepalen- bzw. Petalenbreite von 2 mm nur in seltensten Fällen nachgewiesen werden.

10.1 Die blütenmorphologischen Unterschiede zwischen *Nigritella bicolor* und *N. miniata* s. *strictiss.*

Der Nachweis der ersten *Nigritella bicolor* für die Teichalm war schwieriger als erwartet, und es schien verständlich, dass man in einer solchen Lage kapitulierte: Abgesehen von deutlich unterschiedlich großen Blütenständen waren Lippenform und Blütenfarbe dieser ca. 20 rot blühenden Kohlröschen nahezu gleich! Die einige Tage später aufgefundenen vier Exemplare von *N. bicolor* waren allerdings leichter zu erkennen, weil sie heller waren und wesentlich typischer aussahen, vgl. Abb. 8.

2012 und 2013 wurden auf der Teichalm insgesamt 6 Exemplaren (9 Blüten) von *N. bicolor* und 10 Exemplaren (13 Blüten) von *N. miniata* vermessen. Die dabei festgestellten Unterschiede sind folgende:

1. die Lippenbreite, und zwar sowohl die natürliche, dreidimensionale (auch optische Breite genannt), als auch die in ausgebreitetem Zustand gemessene Breite; beide Formen sind eher breit bei *N. bicolor*, deutlich schmaler bei *N. miniata*. (Zumindest die natürliche Breite kann leicht beurteilt werden.)
2. die Breite der *seitlichen* Sepalen: bei *N. bicolor* mit (1,5)1,8–2,4 mm (Durchschnitt 2,0) ziemlich *breit*, bei *N. miniata* dagegen mit 1,5–2,0 mm (Durchschnitt 1,7) *schmal*, aber nicht immer so schmal wie bei den Proben von der Raxalpe (Durchschnitt Rax: 1,5 mm, Schneeberg: 1,9 mm).
3. die Petalenbreite: bei *N. bicolor* mit 1,1–1,6(1,7) mm (Durchschnitt 1,3) relativ *schmal*, bei *N. miniata* mit (1,2)1,4–1,8 mm (Durchschnitt 1,5) deutlich *breiter* (Durchschnitt Rax: 1,5 mm, Schneeberg: 1,5 mm).
4. die Spornlänge, die bei *N. bicolor* 1,0–1,9 mm, bei *N. miniata* nur 0,7–1,4 mm beträgt. Bei *N. bicolor* ist der Sporn sehr variabel, länglich und im Vergleich zur Lippe meist groß, bei *N. miniata* sind die Sporne eher kugelig und fast immer klein.

Mögen die Unterschiede auch nur wenige Zehntelmillimeter betragen – sie sind konstant und aussagekräftig. Eines ist klar: Je größer die Anzahl der vermessenen Blüten ist, desto mehr Ausreißer werden entdeckt werden, also extreme Werte jenseits der unteren oder der oberen Grenze der in den Beschreibungen angegebenen Maße. Aber auf die jeweiligen Durchschnittswerte sollte das keinen wesentlichen Einfluss haben! Ein gutes Merkmal zur Identifizierung beider Sippen ist auch die Form und Farbgebung des

Blütenstandes: Bei *N. bicolor* ist dieser mit 20–40 mm Länge als groß zu bezeichnen, und die Färbung ist variabel – von fast einfarbig dunkel bis extrem zweifarbig; der Blütenstand von *N. miniata* ist meist kleiner und zarter (bis höchstens 28 mm lang) und gleichmäßig dunkel gefärbt. Dazu kommt noch als wichtiges Merkmal von *N. bicolor*, dass ihre seitlichen Sepalen mehr oder weniger ausgebreitet sind und dass das breite (oder breit wirkende) und meist aufgehellte mittlere Sepalum (bei zumindest einer der untersten Blüten) herabgebogen ist, während die schmalere Sepalen von *N. miniata* weniger auffällig meist büschelig angeordnet und schräg vorgestreckt sind.

10.2 Zur Entstehung von *Nigritella miniata*, *N. stiriaca* und *N. bicolor*

Als der Artikel HEDRÉN & al. (2000) erschien, wusste man noch nicht damit umzugehen, dass es unter den 125 untersuchten Proben aus Österreich, die ursprünglich mit *Nigritella miniata* bzw. mit *N. rubra* beschriftet waren, zwei (mit Typ E und Typ H bezeichnete) Multilocus-Genotypen gibt, die als *miniata* 1 bzw. *miniata* 2 bezeichnet wurden. Dazu kam noch, dass *N. stiriaca* ebenfalls dem Genotypus E zugeordnet wurde! Es sollten noch zehn Jahre vergehen, bis eine weitere rot blühende Art beschrieben wurde, nämlich *N. bicolor*, die jetzt die Stelle von Typ H einnehmen kann. Doch wie, und wie nahe sind diese Sippen miteinander verwandt, und welche Auswirkungen hat diese Verwandtschaft auf den taxonomischen Status dieser drei Taxa?

Schon damals besagte die heute noch gültige Theorie HEDRÉNS (2000: 265), dass es spätestens vor Beginn der letzten Eiszeit eine sehr hypothetische, heute ausgestorbene triploide Sippe gegeben haben muss, die u. a. folgende, eher „östliche“ Allele enthielt, die bis heute weitervererbt werden:

- Mdh1-c (nur bei den Polyploiden *miniata* 1, *miniata* 2 und *N. stiriaca* nachgewiesen, und bei allen Diploiden mit Ausnahme von *N. cenisia*, *N. gabasiana* und *Gymnadenia*);
- Mdh3-c (nur bei *miniata* 1, *miniata* 2, *N. stiriaca* und *N. buschmanniae*, und von den Diploiden nicht bei *N. cenisia*, *N. corneliana* und *N. gabasiana*, und auch nicht bei *Gymnadenia*);
- Pgd-c (bei allen apomiktischen Taxa mit Ausnahme *N. widderi*-Gruppe, und bei den Diploiden in Spuren nur bei *N. lithopolitana*, *N. gabasiana* und *G. conopsea*);
- Skd-e, bei allen Apomikten und Diploiden vorkommend, aber nicht bei *N. cenisia* und bei *N. rhellicani* 11 in den Rottenmanner Tauern – und auch nicht bei *G. conopsea*.

Nachdem unreduzierter Pollen dieser triploiden, apomiktischen Sippe auf die Narbe eines diploiden, sexuellen Kohlröschens gelangt sein musste – dieser Prozess kann durchaus mehrere Male stattgefunden haben, nicht nur in den Ostalpen, sondern vielleicht auch in den Südalpen und in den Karpaten –, entstand ein neuer Multilocus-Genotyp, der Genotyp E, der zusätzlich zum Allel Pgm-c – das sonst nur bei westlichen Sippen

N. cenisia und *N. gabasiana* fehlt! – auch das Allel Pgm-b enthält, das auch alle übrigen Polyploiden und alle Diploiden enthalten. Nun ist aber auch die morphologisch sehr ähnliche *N. stiriaca* mit dem gleichen Allelkomplex ausgestattet und ist somit ebenfalls vom Genotyp E. Das taxonomische Problem Nr. 1, also die theoretische Identität zweier morphologisch unterschiedlicher Taxa, wurde zunächst dadurch aufgeschoben, dass *miniata* 1 und *N. stiriaca* auf Hedréns Fig. 3 gemeinsam in das Kästchen E gestellt wurden. Beide Sippen dürften sich als Folge einer *Mutation* voneinander abgespalten haben, wobei *miniata* 1, also die spätere *N. bicolor*, nach ihrer weiten Verbreitung zu schließen, wohl die *ursprüngliche* Sippe ist, während die nur sehr lokal vorkommende *N. stiriaca* das Ergebnis dieser *Mutation* sein dürfte. Der sichtbare Unterschied zwischen beiden Sippen bzw. ihre Gemeinsamkeit besteht vor allem darin, dass sich eine gewisse Zweifarbigkeit bei *N. bicolor* in einer abgestuften Färbung des Blütenstandes zeigt, bei *N. stiriaca* dagegen in der bekannten Helligkeitsabstufung der Einzelblüten. (Mit erweiterten Untersuchungsmethoden würde man aber vielleicht auch Enzyme lokalisieren, die die Entstehung der unterschiedlichen Farbstoffe bewirken!). – Doch wie ist dann die Entstehung des Genotyps H zu erklären, also von *miniata* 2? Nach Hedrén ebenfalls durch eine Mutation von Typ E, anlässlich welcher die Funktion eines Allels verloren gegangen sein dürfte, und zwar die des „westlichen“ Pgm-b. Denn dieses konnte bei *miniata* 2 nicht nachgewiesen werden. Damit wäre die morphologisch unterschiedliche, wesentlich seltenere *N. miniata* s. str., das jüngste dieser drei Taxa. – Sollte aber dieses Allel nicht zur „Grundaustattung“ gehört haben, dann kann es auch nicht verloren gegangen sein, und Genotyp H, der einzige Genotyp ohne Pgm-b, wäre dann älter als der Genotyp E. – *N. miniata* dürfte also in den Ostalpen entstanden sein, und neueste genetische Untersuchungen (Hedrén, Mitteilung vom 12. Oktober 2014) scheinen diese Ansicht zu bestätigen.

10.3 Versuch einer Interpretation der Untersuchungsergebnisse von *Nigritella miniata* s. lat. von Lorenz und Perazza (2012)

Die genetischen Untersuchungen von Hedrén und Ståhlberg liegen schon lange zurück, deshalb wäre es interessant zu erfahren, ob aktuellere morphologische bzw. biometrische Untersuchungen von wohl nicht zufällig ausgewählten Populationen (Teichalm, Trenchtling, Tauplitzalm, Aflenzer Bürgeralm) zu ähnlichen Resultaten führen würden. Ein Vergleich der eigenen Untersuchungen mit den Ergebnissen in LORENZ & PERAZZA (2012) fällt, besonders die Pflanzen der Teichalm betreffend, enttäuschend aus, weil – entgegen der Ankündigung in ihrem Kapitel 3.3, die Allozymuntersuchungen von Hedrén zu berücksichtigen – der Nachweis zweier genetisch unterschiedlicher rotblühender Kohlröschen von vornherein nicht in Betracht gezogen wurde. Aber vielleicht ist es möglich, die Ergebnisse von Lorenz und Perazza derart zu interpretieren, dass sich doch zwei genetisch unterschiedliche Taxa erkennen lassen? Als Vergleichsgröße zu eigenen Messungen bietet sich das Merkmal 62 an, also die Petalenbreite, die in „Abb. 8:

N. bicolor Steiermark“ (l.c.: 106) für jede der vier Populationen recht unterschiedlich dargestellt wird und jeweils unterschiedliche Interpretationen zulässt – aber nicht die, die im Untertitel steht: „Die Petalenbreite der einzelnen steirischen Populationen von *N. bicolor* ergibt eine vergleichbare und deutlich erkennbare Annäherung an eine Normalverteilung und bestätigt Homogenität der Stichprobe.“ Gerade die Petalenbreite ist bei jeder dieser vier Populationen sehr weit gefächert, und im Ausschließungsverfahren lässt sich zeigen, dass jedes Petalum, das schmäler als 1,4 mm ist – und das trifft auf etwa 40 Prozent der Proben zu – keinesfalls von *N. miniata* stammen kann, sondern morphologisch *N. bicolor* zuzuordnen ist; die übrigen Pflanzen, also die mit breiteren Petalen, können zwar dem einen oder dem anderen Taxon zugeordnet werden, aber anhand der schmalen bzw. breiten Sepalen, wie in LORENZ & PERAZZA (2012: Abb. 4 und Abb. 5) dargestellt, lassen sie sich doch mit einiger Sicherheit trennen. Demnach sind die *miniata*-Proben im linken oberen Viertel der erwähnten Diagramme gruppiert, und nur da! Damit kann von Homogenität bzw. von artlicher Identität der Proben keine Rede sein. Nachstehend wird die vermutete Heterogenität für jede der erwähnten Populationen ausführlich diskutiert:

1. Die Fundstelle Teichalm ist so klein und überschaubar, dass man davon ausgehen kann, dass die Pflanzen auf Abb. 3 von 1990 und Abb. 11 in GRIEBL (2009: 96, fot. 26. Juni 2004) identisch sind, und dass sowohl Erich Klein (1987) und Richard Lorenz (2004) ein und dasselbe Individuum in ihre Untersuchungen einbezogen haben könnten. Sechs Jahre nach der zweiten Probensammlung von Klein und ein Jahr nach dem extrem heißen Sommer 2003 zählte Norbert Griebel am 26. Juni 2004 auf der Teichalm eine beachtliche Anzahl von 40 *N. stiriaca* und ca. 60 *N. miniata*, und tags darauf kommt Richard Lorenz zu ähnlichen Ergebnissen: ca. 50 *N. stiriaca* und mehr als 50 *N. bicolor* (sic!). Mit dieser nicht zu erwartenden Nennung des damals noch nicht beschriebenen Zweifarbigen Kohlröschens ausgerechnet für die Teichalm wird eine der Eigenheiten in LORENZ & PERAZZA (2012: 106) aufgezeigt: Die auf S. 72 noch mit der Sammelnummer „Nrubr10 (n=8)“ bezeichneten Stichproben rotblühender Kohlröschen des Frießkogels werden auf Abb. 8 mit der Überschrift „*N. bicolor* Steiermark ...“ als „bic Teichalm“ geführt, obwohl von dieser Fundstelle bis 2010 nur *N. miniata* (= *N. rubra*) gemeldet wurde, und obwohl auch in HEDRÉN & al. (2000) die hier gesammelten Proben als *N. miniata* bezeichnet wurden. (Warum es nun zu dieser Benennung gekommen ist, bzw. ob damit eine bestimmte Strategie verbunden ist, ist nicht leicht nachzuvollziehen.) Bei dem anscheinend alljährlich konstanten Verhältnis von ca. 10:1 kann angenommen werden, dass sich unter den acht untersuchten Pflanzen, die aus heutiger Sicht zum größten Teil als *N. miniata* zu bezeichnen sind, auch eine bis zwei (aber niemals acht!) *N. bicolor* befunden haben dürften, denn so viele Exemplare wurden hier noch nie gleichzeitig gefunden. Die große, leicht zweifarbige Pflanze, die Griebel tags zuvor fotografiert hatte (GRIEBL 2009: 96), wird also auch Lorenz aufgefallen sein. Die Untersuchungsergebnisse von „bic Teichalm“ zeigen trotz ihrer Ambivalenz, dass sich die Stichproben von Pflanzen des Frießkogels bezüglich Petalenbreite deutlich von den Stichproben der übrigen von Lorenz untersuchten „*N. bicolor* Steiermark“-

Populationen unterscheiden. Obwohl sich diese Messergebnisse auf nur ein spezielles Merkmal stützen, zeigt der mit Abstand längste Balken (= 50 %) des Histogramms auf Abb. 8/S. 106 – er entspricht einer Petalenbreite von ca. 1,4 mm bei frischem Pflanzenmaterial –, dass es sich bei „bic Teichalm (1-8)“ zum Großteil um die Sippe handeln dürfte, die die breiteren Petalen besitzt, also um *N. miniata*! Dass ausgerechnet diese steirische Vorzeige-Population des Roten Kohlröschens in LORENZ & PERAZZA (2012) als *N. bicolor* präsentiert wird, ist in hohem Maße verwunderlich.

2. Wesentlich komplexer sind die Verhältnisse auf dem Trenchtling, dem locus classicus von vier Kohlröschentaxa. Hier kommen – gemeinsam mit *N. nigra* subsp. *austriaca* (häufig), *N. rhellicani* (sehr selten) und *N. widderi* (zerstreut) – drei, vielleicht sogar vier rotblühende Sippen vor, und sogar *N. archiducis-joannis* wurde hier sporadisch nachgewiesen. Die Möglichkeiten für Verwechslungen sind auf dem Trenchtling also besonders groß. Lorenz hatte sicherlich beabsichtigt, hier Material von allen vier Typuspopulationen zu sammeln, doch leider ist eine Aufsammlung von eindeutiger *N. bicolor* nicht gelungen: In LORENZ & PERAZZA (2012: 72) werden 16 untersuchte Proben mit „bic ST typ“ bzw. „Nrubr21, Nrubr21a (n = 16)“ bezeichnet, aber das gut bekannte Vorkommen von *N. miniata* s. strictiss. wird weder erwähnt noch ausgeschlossen. Man kann zwar in einem guten Jahr vielleicht 20 Exemplare der hier sehr seltenen *N. bicolor* finden, aber diese unter mehr als 150 Pflanzen („> 150 Ex.“) auszuwählen, ist vollkommen unmöglich. Und 2012 war kein besonders gutes Jahr: Am 26. Juni konnten mit Mühe drei typische *N. bicolor* gefunden werden (Hermanns, Mitteilung vom 21.02.2014), und am 4. Juli fand ich selbst kaum ein halbes Dutzend Exemplare. Das Zustandekommen von 16 „bic ST typ“-Stichproben am 29. Juni kann also nur einer Aufsammlung unterschiedlicher Taxa zu verdanken sein, und wahrscheinlich ist sogar *N. minor* beteiligt. Den Verdacht einer Heterogenität dieser Proben erhärtet Abb. 63 in LORENZ & PERAZZA (l. c.: 144): Nicht alle diese Pflanzen sind als *N. minor* zu bestätigen, denn die Pflanze von fig. c ist (vielleicht) *N. miniata*, und Pflanze von fig. d dürfte *N. bicolor* sein. – Bezeichnenderweise sind die von Lorenz für genetische Analysen eingesandten Proben von (vermeintlich) *N. bicolor* „similar to or identical to the *minor* plants collected by Wolfram ... The *bicolor* plants collected by Wolfram have a distinctly different nuclear genotype ...“ (Hedrés, Mitteilung vom 13.02.2014).

3. Die 12 Pflanzen vom Traweng fallen in LORENZ & PERAZZA (2012) dadurch auf, dass sie die mit Abstand schmalsten Petalen aller Stichproben besitzen: Bei 60 Prozent der Proben sind die Petalen nur 0,9–1,2 mm breit, und das kann nur bedeuten, dass sie (und damit wohl auch die betreffenden sieben Pflanzen) nur *N. bicolor* zugeordnet werden können, während 16 Prozent der Proben, mit einer Petalenbreite von 1,7 mm, zwei Exemplare von *N. miniata* repräsentieren dürften. Das deutet wieder auf eine heterogene Aufsammlung hin und scheint die Erfahrung zu bestätigen, dass auf dem Traweng *N. bicolor* doch etwas häufiger als *N. miniata* ist.

4. Auf der Aflenzer Bürgeralm hatte Klein 26 Proben von *min*-1 4E gesammelt, also von *N. bicolor*. Folglich wurde *N. miniata* 1997 hier nicht nachgewiesen, auch nicht ein Jahr später von Klein und Ståhlberg. Die meisten der insgesamt ebenfalls 26 Proben, die

Lorenz hier (als Fundort wird *Höchstein* angegeben) 2004 und 2012 gesammelt hatte, besitzen eine Petalenbreite von 1,0-1,5 mm, was ebenfalls auf *N. bicolor* hinweist; zumindest auf die Pflanzen mit 1,0-1,3 mm breiten Petalen wird das zutreffen, und die Bilder fig. d und fig. e auf Abb. 55 (LORENZ & PERAZZA 2012: 136) scheinen das zu bestätigen.

5. Besonders interessant sind aus heutiger Sicht die Untersuchungsergebnisse der sogenannten Typuspopulation von „*Nigritella miniata* subsp. *miniata* var. *miniata*“ vom Schneeberg und deren Vergleich mit den übrigen als *N. miniata* s.str. angesehenen Populationen in Italien und in der Schweiz (LORENZ & PERAZZA 2012: 106, Abb. 7): 38 Prozent der 36 vom Wiener Schneeberg stammenden Pflanzen besitzen Petalen, die nur 1,0–1,3 mm breit sind, und das kann nur bedeuten, dass mindestens ein Drittel dieser mit „mta-typ“ bezeichneten Proben, also 12 Exemplare, auf keinen Fall als *N. miniata* anzusehen sind, sondern als *N. bicolor*. Die übrigen 24 Pflanzen könnten, nur von der Petalenbreite her gesehen, dem einen oder dem anderen Taxon zugeordnet werden, allerdings stellen die auf S. 135 gezeigten Abbildungen 54 fig. b, d, e und f ziemlich sicher *N. bicolor* dar; die noch knospige Pflanze von fig. c, fotografiert am 28.6.2004, könnte allerdings *N. miniata* gewesen sein. – Bei den mit „mta IT CH“ bezeichneten 86 Proben aus Italien und aus der Schweiz besitzen sogar 42 Prozent der Pflanzen schmale Petalen, die nur 0,9-1,3 mm breit sind. Daher können ca. 36 Exemplare theoretisch keinesfalls *N. miniata* s. str. sein, und vielleicht sind sogar alle 86 Pflanzen *N. bicolor* zuzuordnen? Keine der Nahaufnahmen der Abb. 56, 57 und 58 scheint diese Ansicht zu widerlegen.

11. Anmerkungen zu *Nigritella hygrophila*

Nigritella hygrophila, erst 2011 vom Pordoijoch beschrieben und daher noch wenig bekannt, blüht mit jährlich schwankender Populationsstärke und ist hier wegen des oft gleichzeitigen Vorkommens von *N. bicolor* nicht immer leicht zu erkennen. Es ist deshalb verständlich, dass dieses Taxon noch nicht allgemein anerkannt wird. Die speziellen Merkmale sind: Blütenstand *kurz* (etwas kürzer bis ein wenig länger als breit), Blütenfarbe *kräftig mittelrot*, Sepalen relativ breit, Petalen deutlich schmaler; Lippen eingerollt und eng tailliert, Basisbereich schmal, Vorderabschnitt relativ weit geöffnet. Als Grundlage der Beschreibung diente der Holotypus, der einer relativ kleinen Teilpopulation entnommen wurde. „Die Typuspopulation wächst innerhalb einer weiträumigen Population von *Nigritella bicolor* auf einem nach Nordwesten abfallenden Hang, der in eine Mulde übergeht, die das Bett eines kleinen Baches bildet. Auf diesem lange schattigen Hang und zu beiden Seiten des Bächleins, also in dem Gelände, das hier im Frühjahr am längsten von Schnee bedeckt ist und nicht so bald austrocknen wird, stehen die Pflanzen, völlig isoliert von den hier meist auffallend großen Zweifarbigem Kohlröschen, die das trockenere und viel stärker der Sonne ausgesetzte Umfeld besiedeln. Die feuchtigkeitsliebenden Pflanzen ... bilden mit ihren eher zarten Blütenköpfchen einen großen Kontrast zu den sehr typischen *N. bicolor*, die hier z. T. als riesig zu

bezeichnende Blütenstände mit einer Länge von 38, 41, ja sogar 45 mm Länge besitzen ...“ (FOELSCH & HEIDTKE 2011: 136).

Seit 2004 besucht und untersucht das Ehepaar Dagmar Herr-Heidtke und Ulrich H. J. Heidtke ein- bis zweimal jährlich die Kohlröschen des Pordoijschs. Im Rahmen der Recherchen für die Arbeit „Zur Variabilität von *Nigritella rubra* am Pordoijsch ...“ (HERR-HEIDTKE & HEIDTKE 2010) wurden Proben von fünf morphologisch unterschiedlichen rot blühenden Sippen gesammelt und an Mikael Hedrén gesandt. Im Mai 2013 schickte Hedrén ein vorläufiges Ergebnis von molekularbiologischen Mikrosatelliten-Analysen mit der Anmerkung: „Apart from *dolomitensis* you have also indicated „*late dark ruby*“ and „*rubra-like widderi*“ from Passo Pordoi. These seem to be different from each other, but there is possibly also variation within each of these forms from the area“ (Heidtke, persönliche Mitteilung vom 14.05.2013). „The late dark ruby“ bezeichnete die spätere *N. hygrophila*, die sich also von den anderen hier vorkommenden Formen, sehr vorsichtig ausgedrückt, genetisch zu unterscheiden scheint. Damit gehört dieses Taxon jedenfalls nicht mehr zu den genetisch nicht-untersuchten Sippen!

In LORENZ & PERAZZA (2012) wird die Eigenständigkeit von *Nigritella hygrophila* bestritten, die Autoren stellen dieses Taxon zu *N. miniata* subsp. *miniata* var. *dolomitensis*. Die leicht widerlegbaren Beweggründe und Argumente für diesen Schritt (Verwendung von Messdaten heterogenen Probenmaterials, unterschiedliche Darstellung der Populationsstärken, Infragestellung des Biotoptyps und seiner Exposition, Erklärung der kurzen Blütenstandsform durch „Wuchsstockungen, ... die möglicherweise durch Infektionen ausgelöst wurden“, ferner unrichtige Neuberechnung der Blütenstandsform des Holotypus und unrichtige Darstellung der Typuspopulation) sind so realitätsfern, dass sie wohl nur auf eine Missinterpretation der Angaben des Protologs zurückgeführt werden können, oder aber darauf, dass 2012 kein gutes *N. hygrophila*-Jahr war und diese Art von den Autoren vielleicht gar nicht gefunden wurde. Die Ungereimtheiten werden nachstehend ausführlich diskutiert:

1. Es ist unwahrscheinlich, dass ausgerechnet im Gebiet des Pordoijschs nur eine Sippe rot blühender Nigritellen ohne „ökologische Differenzierung der verschiedenen Blütenstandsformen“ vorkommen sollte (LORENZ & PERAZZA 2012: 94)¹⁵, und dass es sich dabei ausschließlich (wenn überhaupt) um eine Varietät handelt, nämlich um *N. miniata* var. *dolomitensis*. Doch darf eine apomiktische Population, die doch aus genetisch identischen Individuen bestehen müsste, überhaupt variabel sein? Noch dazu, wenn es am Pordoijsch angeblich keine unterschiedlichen Biotoptypen gibt?

15 Vollständiges Zitat: „Entgegen Heidtke (in FOELSCH & HEIDTKE 2011: 135) konnten wir bei mehreren Begehungen zur Blütezeit (erste Julihälfte 2008, 2009, 2011, 2012) keine ökologische Differenzierung der verschiedenen Blütenstandsformen beobachten.“

2. Wenn laut LORENZ & PERAZZA (2012: 93) am Pordoijoch „das gesamte Spektrum der Variabilität der *Nigritella miniata* s. l.“ vorkommt und weder *N. bicolor* noch *N. hygrophila* anerkannt werden, aber von anderen Autoren die Diversität anders dargestellt wird, dann ist es schwer möglich, eine gemeinsame Basis zu finden. Es können aber auch Pflanzen oder ganze Pflanzengruppen innerhalb kurzer Zeit verschwinden, sodass spätere Vergleiche schwierig oder sogar unmöglich sind. Zwei Beispiele:

a) Am 14. Juli 2011 hatten Richard Lorenz und Giorgio Perazza „neben und an der Böschung einer wechsel-feuchten Rinne ob Parkplatz Kriegerdenkmal“ mehr als 100 Exemplare von „*Nigritella hygrophila*“ bzw. Ndolo52 beobachtet (LORENZ & PERAZZA 2012: 73), doch „... zwei Tage später waren wir vor Ort, alle Pflanzen waren gepflückt und das Gelände war übermäßig zertreten“ (Heidtke, persönliche Mitteilung vom 3. Februar 2013). Ein Jahr darauf wird von einer ähnlichen Enttäuschung berichtet: „Auch im Juli 2012 war ich zu einem Kurzbesuch auf dem Pordoi-Joch, allerdings zwangen mich heftige Gewitter alsbald zur Aufgabe. Die Standorte beim Mausoleum und westlich der Seilbahnstation konnte ich kurz unter einem Regenschirm begutachten und konnte feststellen, dass überall bereits reger Besuch stattgefunden haben muss, denn das Gras war sehr niedergetreten. Stativ-Fotografen hinterlassen solche Spuren. Von *N. hygrophila* sah ich in der Kürze nur drei Pflanzen ...“ (Franz Fohringer, Mitteilung vom 18.02.2014).

b) LORENZ & PERAZZA (2012: 72) geben vom vermeintlichen locus classicus von *N. hygrophila* für den 5. Juli 2012 ca. 40 Exemplare von „Ndolo49“ an. Drei Tage danach, am 8. Juli 2012, fand ich am tatsächlichen, relativ kleinen locus classicus, und zwar nur auf der Schattenseite der Mulde, eine kaum halb so große Gruppe rot blühender Nigritellen, zusammengesetzt aus 12 *N. hygrophila* und 4 *N. bicolor*. – Auch das Jahr 2011 war kein gutes *N. hygrophila*-Jahr gewesen: Martine und Olivier Gerbaud hatten am 2. Juli am locus classicus etwa ein Dutzend aufblühende Pflanzen gefunden. Michel Nicole zählte am 14. Juli 12 Exemplare in Vollblüte, außerdem 3 verblühende und 1 blühende *N. bicolor* in der Nähe des Baches, und „sur les pelouses au-dessus du ruisseau se trouvaient quelques *rhellicani*, avec *Pseudorchis alpina* et *Gymnadenia odoratissima* (1 pied)“ (Nachricht vom 06.08.2011). – Die Abb. 61 fig. a in LORENZ & PERAZZA (2012:142), aufgenommen am 10. Juli 2011, kann aber kaum den locus classicus von *N. hygrophila* zeigen, denn man erkennt auf dem Bild mehr als 30 *N. bicolor* (vielleicht sind auch einige *N. hygrophila* darunter), 5 *N. nigra* subsp. *austriaca* und zahlreiche *Gymnadenia conopsea*. Drei Tage zuvor wurden an dieser Stelle zahlreiche *N. bicolor*, aber keine einzige *N. hygrophila* gefunden (Franz Fohringer, Mitteilung vom 18.02.2014 mit Abbildungen).

3. Die Lage des Habitats wird in LORENZ & PERAZZA (2012: 93) u. a. folgendermaßen geschildert: „Das Gebiet in der Terra typica von *N. hygrophila* umfasst im Wesentlichen die südorientierten sonnigen Wiesenhänge am Fuße der Sella oberhalb des Pordoijochs (FOELSCH & HEIDTKE 2011: 136 geben irrtümlich eine lange beschattete NW-Lage an)

...“: Warum irrtümlich? Womöglich hat der Bildautor 2011 die eigentliche kleine Typuspopulation von *N. hygrophila* auf dem Gegenhang gar nicht gefunden, denn die Nahaufnahmen auf Abb. 61 (l.c.: 142) mit dem Titel „*Nigritella miniata* var *dolomitensis* vs. var. *miniata* (Loc. classicus von Syn.: *N. hygrophila*), Trentino, Pordoijoch ...“ zeigen keine einzige Pflanze, die der Beschreibung von *N. hygrophila* entspricht.

4. Sicherlich kommen gelegentlich Wachstumsstörungen vor, wie z. B. bei Fig. c und Fig. d der schon erwähnten Abb. 61, aber man kann voraussetzen, dass die Autoren von *N. hygrophila* solche erkannt und erwähnt hätten.

5. In FOELSCH & HEIDTKE (2011: 148, Tab. 1) wird das Verhältnis von Länge zu Breite diverser Blütenstände einiger Fundstellen von *N. hygrophila* dargestellt, um damit ihre Kürze zu demonstrieren; zwei dieser Pflanzen sind auf der Farbtabelle (FOELSCH & HEIDTKE (2011: 159) als Abb. 8 und Abb. 10 wiedergegeben. Der Quotient dieser beiden Blütenstände kann leicht überprüft werden: Er beträgt ca. 0,98 bei Abb. 8 (= Nr. 6 in Tab. 1), bzw. ca. 1,02 bei Abb. 10 (= Nr. 9 in Tab. 1); Abb. 10 zeigt den Blütenstand des genau vermessenen Typusbelegs, dessen Infloreszenz in frischem Zustand 19,5 mm lang und ca. 19 mm breit war. LORENZ & PERAZZA (2012: 94) berechnen nun die Quotienten dieser beiden Infloreszenzen abermals (warum eigentlich?) und kommen zu folgendem Ergebnis: „Die von Foelsche & Heidtke im Protolog abgebildeten Blütenstände (2011: 159, Abb. 8, 10) haben ein Verhältnis Länge : Breite von 1,14 (halb aufgeblüht, Abb. 8) und 1,27 (Hochblüte Abb. 10) und liegen damit voll in der von uns beobachteten Bandbreite von $1,37 \pm 0,24$ (BL) oder $1,25 \pm 0,19$ (TN), s.a. Tab. 5. Pflanzen mit kurzem (»gedrungenem«) Blütenstand sind auch am Col Bechei zu beobachten (Abb. 59 a, e; s. a. DELFORGE 2006: 169, Abb. oben)“ Aber auch die Vermessung des Holotypus im Herbar GJO bringt keine Erklärung dieses Rechenrätsels: Der jetzt logischerweise geschrumpfte Blütenstand – ein wenig in der Länge und etwas mehr in der Breite – ist im getrockneten Zustand ca. 18,7 mm lang und 17,1 mm breit; der Quotient beträgt jetzt 1,09, aber bei weitem nicht 1,27! Folgende Schlussfolgerung in LORENZ & PERAZZA (2012: 94) lässt sich also nicht nachvollziehen: „Ohne eine erkennbare Lücke (Hiatus) (Abb. 20–22) halten wir die Ausgliederung von Pflanzen mit kürzeren Blütenständen für wissenschaftlich unzulässig. Damit scheidet das nach FOELSCH & HEIDTKE (2011: 139) „wichtigste, weil fast immer eindeutige Merkmal ... gedrungen Form des Blütenstandes ... Infloreszenzen annähernd so lang wie breit ...“ als Differentialmerkmal aus.“ – Übrigens gibt es auch am erwähnten Col Bechei (locus classicus von *N. dolomitensis*) zumindest zwei Formen genetisch unterschiedlicher rot blühender Kohlröschen, und zwar – neben *N. dolomitensis* – zumindest auch *N. bicolor*. Hedrén (persönliche Mitteilung vom 14.05.2013) scheint das zu bestätigen: „There is at least two different forms of *dolomitensis* at Col Bechei“.

6. Unerklärliche Interpretation der Typuspopulation: Laut LORENZ & PERAZZA (2012: 113, Abb. 21) war am 5. Juli 2012 der Blütenstand bei zwei der 12 vermessenen Proben vom locus classicus („hyg typ“, dunkelgrünes Symbol) ca. 17 mm und bei drei weiteren Proben 20 mm lang, was in etwa der Blütenstandslänge des Typusbelegs von 19,5 mm entspricht; der Quotient beträgt 1,12. Bei den übrigen sieben Proben waren die Blütenstände zwischen 24 und 30 mm lang, hier beträgt der Quotient 1,38. Es wurde auf dieser

Tabelle also sehr wohl ein Hiatus dargestellt, und zwar ein deutliche Lücke von immerhin 4 mm. Das deutet darauf hin, dass diese zwölf, auf Seite 72 „Ndolo49“ genannten Proben heterogen sind und sich einerseits aus 5 Exemplaren eines Taxons mit kurzem Blütenstand und andererseits aus 7 Exemplaren eines Taxons mit verlängertem Blütenstand zusammengesetzt haben dürften. Die im Punkt 5 zitierte Schlussfolgerung wäre damit, zumindest für den locus classicus, von den Autoren selbst ganz klar widerlegt. – Es ist naheliegend, dass die Pflanzen mit verlängertem Blütenstand als *N. bicolor* angesehen werden können, aber niemals als *N. hygrophila*, und das bestätigen schließlich auch die Abbildungen d, e und f auf Abb. 61. Nicht ganz so einfach zuzuordnen sind die fünf kleinen Pflanzen: Die beiden Exemplare mit einem annähernd kugeligem Blütenstand (17×17, 17×15,5) sind für *N. hygrophila* zu klein, und die drei übrigen besitzen einen deutlich verlängerten, für *N. hygrophila* zu schmalen Blütenstand. – Ein ähnliches Verhältnis von *N. hygrophila* zu *N. bicolor* ist allerdings auch für die Gesamtpopulation der terra typica von *N. hygrophila* anzunehmen.

Wie schon erwähnt, besuchte ich das Pordojoch am 8. Juli 2012, drei Tage nach Richard Lorenz. Am locus classicus von *N. hygrophila* fand ich die Typuspopulation in ähnlicher Ausprägung vor wie am 10. Juli 2010 (FOELSCH & HEIDTKE 2011: 143), in der Gruppe von 16 rot blühender Kohlröschen stand diesmal allerdings auch *N. bicolor*, und zwar 4 Exemplare. Die Infloreszenzen der 12 *N. hygrophila* wurden vermessen. Einige waren etwa gleich lang wie breit, die voll erblühten waren etwas länger als breit. Die Maße (Länge × Breite) betragen 18,8×19,4, 19×19, 20,5×20, 21×17,5, 21×18, 21×18, 21×18,4, 21×18,5, 21×19, 21×20,2, 21×21 und 21,5×18,5 mm, der durchschnittliche Quotient betrug 1,08. Keines dieser Maße deckt sich mit den Größenangaben von Lorenz, aber es wäre möglich, dass z. B. ein Blütenstand von (damals) 20×17 mm nach drei Tagen 21×18 mm groß ist.

Am 24. Juli 2013 waren keine blühenden Pflanzen der Typuspopulation von *N. hygrophila* zu sehen, ich konnte also keine Proben sammeln. Dafür entdeckte ich in der Nähe erstmals einige Exemplare von (ziemlich sicher) *N. miniata* s. strictiss.! Die Maße der Blütenstände: 23×21,2, 24×18,6, 24×20, 24×20,5, 24,2×20,5 mm; Quotient: 1,18. Die Sepalen sind ebenso schmal wie bei den Pflanzen der Typuspopulation auf der Rax, und die Sporne sind genauso kurz. Die Ergebnisse genetischer Untersuchungen stehen noch aus. Mit dieser Neuentdeckung nähern wir uns der in HERR-HEIDTKE & HEIDTKE (2010) angegebenen Zahl von fünf deutlich zu differenzierenden Kohlröschen-Sippen am Pordojoch immer mehr.

Schlussfolgerung: Alle Angaben in LORENZ & PERAZZA (2012) laufen darauf hinaus, dass die rosa blühenden Kohlröschen des Pordojochs als eine einzige, zwar variable, aber systematisch einheitliche Sippe aufgefasst werden, die zu *Nigritella miniata* subsp. *miniata* var. *dolomitensis* zu stellen sei. Nun ist es aber so gut wie sicher, dass sich unter den 73 untersuchten Stichproben vom Pordojoch, in Kap. 2.3 (LORENZ & PERAZZA 2012: 71) als *N. hygrophila* bezeichnet, nur ein geringer Prozentsatz von eindeutig nach den Kriterien des Protocols (FOELSCH & HEIDTKE 2011) identifizierten Pflanzen befanden – die

Pflanzen mit verlängertem Blütenstand (mit Blütenstandslängen von 24–34 mm) gehören sicher nicht dazu! *N. hygrophila* wird also nicht separiert dargestellt, und keine der Nahaufnahmen von Abb. 61 auf Seite 142), die laut Bildtext vom locus classicus dieses Taxons stammen, ist als *N. hygrophila* s. str. anzusprechen, aber auch nicht als typische *N. dolomitensis*. Eine Synonymisierung unter solch leicht widerlegbaren Voraussetzungen muss demnach als unbegründet bezeichnet werden.

12. Zusammenfassung und Ausblick

Schon lange vor der Aufspaltung des Schwarzen Kohlröschens in mehrere Taxa (TEPPNER & KLEIN 1990) war man darauf aufmerksam geworden, dass es auch eine große Anzahl unterschiedlicher Populationen von rot blühenden Kohlröschen gibt, die trotz der sehr weit gefassten Beschreibung von WETTSTEIN (1989) nicht eindeutig seinem Roten Kohlröschen zugeordnet werden können. Schon die Einstufung des Dolomiten-Kohlröschens als Art (TEPPNER & KLEIN 1998) wurde nicht allgemein anerkannt, und zwar deshalb, weil die nicht besonders prägnanten Bestimmungsmerkmale oft nicht verstanden wurden. Das Hauptproblem bei allen morphologischen Untersuchungen ist die Unsicherheit, wie *N. miniata* s. strictiss., nach der Beschreibung weiterer von *N. miniata* abgetrennten Sippen, heute zu umschreiben ist. Eine weitere Unsicherheit besteht darin, dass die erst vor wenigen Jahren beschriebene *Nigritella bicolor* (und vielleicht noch weitere ähnliche Sippen) oft unerkannt an fast allen bekannten und oft besuchten Fundstellen zu finden ist, vor allem in Italien und in der Schweiz, während sich *N. miniata* s. strictiss. hier sehr rar zu machen scheint.

Für die statistischen Untersuchungen von GÖLZ & REINHARD (1986) bezüglich der Klärung der Zuordnung von *N. miniata* hatte Hans Reinhard in den frühen 1970er-Jahren zwar einige Pflanzen vom Wiener Schneeberg herangezogen, hauptsächlich wurden aber hellblütigere Pflanzen aus der Schweiz verwendet (REINHARD & al. 1991: 164, 165); alle diese Pflanzen wurden damals unter *N. rubra* subsumiert, ohne dass eine Abgrenzung zu den Pflanzen mit „intensiv rubinrot“ gefärbten Blüten vom Schneeberg stattgefunden hätte. Und für die statistischen Untersuchungen in BOILLAT (2011) war überhaupt kein einziges Exemplar vom Wiener Schneeberg als Bezugspunkt verwendet worden. Es wurde zwar festgestellt, dass alle innerhalb der Schweiz untersuchten Pflanzen demselben Taxon zugeordnet werden können, man hatte also sozusagen Äpfel mit Äpfeln verglichen, doch dass es sich bei dieser Sippe um *N. miniata* s. strictiss. handelt, konnte damit nicht bewiesen werden. Auch die Ergebnisse in LORENZ & PERAZZA (2012) bringen uns bezüglich *N. miniata* nicht weiter, weil die Autoren dieses Taxon in einem sehr weiten Sinn auffassen.

Als erschwerend für eine richtige Bestimmung kommt hinzu, dass in den Artbeschreibungen der neueren Orchideenliteratur immer mehr auf die eher dürftigen Merkmalsangaben von Wettstein verzichtet wird, sodass die Darstellung von *N. miniata* bzw.

N. rubra schon bald auf jede rot blühende Sippe zutrifft. Außerdem ist in diesen Werken keine einzige Abbildung einer dunkelblütigen *N. rubra* sensu Wettstein zu finden, mit Ausnahme der Bilder b, c, d in PRESSER (2000: 171), und mit (vermutlich) Ausnahme der Fotos „Italie, Belluno, 7.VII.1989“, zwei Fotos, die in DELFORGE (1994: 129) bis DELFORGE (2012: 97) immer wieder zu sehen sind, nur dass sie von Mal zu Mal schärfer und besser werden. Im Internet findet man ein Foto¹⁶ eines einfarbig roten Kohlröschens von der terra lectotypica Monte Baldo, ins Netz gestellt von Stefania Loia am 15. November 2005; diese Abbildung könnte eine *N. miniata* s. str., aber auch eine dunkelrote *N. rhelliani* darstellen. Fotos von rot blühenden Kohlröschchen der Rax-Schneeberg-Gruppe, dem Arbeitsgebiet sowohl von Crantz als auch von Wettstein, und weitere aktuelle Aufnahmen von dunkelblütiger „*Nigritella rubra* s. str.“ finden sich in FOELSCH (2010a: 79, Abb. 29), in FOELSCH (2010b: 21, Fig. 23, 24, 25), und in FOELSCH (2012). In LORENZ & PERAZZA (2012) basieren Untersuchungsergebnisse und deren Interpretation zwar auch auf Pflanzen des Schneebergs, aber es besteht der Verdacht, dass es sich bei diesen Proben um heterogenes Material handelt, denn zumindest die Pflanzen e und f auf Abb. 54 sind als typische *N. bicolor* zu bezeichnen.

Schon vor dem Sommer 2012 war ich davon überzeugt, dass die Multilocus-Genotypen *miniata*-1 4E und *miniata*-2 4H Teichalm den Arten *Nigritella bicolor* bzw. *N. miniata* zuzuordnen sind. Nun galt es herauszufinden, welcher Genotypus für die eine und welcher für die andere Sippe in Frage kommt, und ob *N. bicolor* überhaupt auf der Teichalm vorkommt. Nachdem ich dann mit viel Glück zwei Exemplare des Zweifarbigen Kohlröschens finden konnte, war es ziemlich klar, dass es kein Zufall gewesen war, dass 1997 auf der Teichalm zehnmal so viele Proben von *N. miniata* gesammelt wurden wie von *N. bicolor*, denn das Verhältnis von ca. 10:1 entspricht auch den heutigen Verhältnissen. Bisher wurden ja alle rot blühenden Pflanzen des Frießkogels als *N. miniata* gemeldet, während die wenigen hier vorkommenden Exemplare mit einem an der Basis aufgehellten Blütenstand entweder als Hybriden oder als Farbvarietät angesehen wurden; erst seit der Beschreibung von *N. bicolor* wird auch hier nach dieser Art Ausschau gehalten. Weshalb aber auf anderen Fundorten, wo beide Taxa ebenfalls gemeinsam vorkommen, 1997 nur Proben von *N. bicolor* gesammelt bzw. nachgewiesen wurden, lässt sich ebenfalls einigermaßen plausibel erklären: Sowohl auf der Tauplitzalm (9 Proben) als auch auf dem Trenchtling (15 Proben) kommen die reinen *N. miniata*-Populationen nur in tieferer Lage vor, wo man sie leicht übersieht, und wo sie – zumindest auf dem Trenchtling – sehr bald verblühen. In höherer Lage wird man auf dem Traweng eher *N. bicolor* finden, und auf dem Trenchtling, dem locus classicus dieser Art, wird man bei den gemischten Populationen wohl unbewusst Proben des attraktiveren Zweifarbigen Kohlröschens sammeln. Und das mag auch für die acht Proben vom Schneeberg gelten, wo ebenfalls beide Arten nebeneinander vorkommen. Wenn man dagegen auf dem Schöckl nach rot blühenden Kohlröschchen Ausschau hält, findet man zunächst nur *N. bicolor*, und

16 http://www.naturamediterraneo.com/forum/topic.asp?TOPIC_ID=7711

erst nach längerem Suchen kann man in größerer Entfernung zwei oder drei *N. miniata* entdecken; es überrascht deshalb nicht, dass die von Erich Klein auf dem Schöckl gesammelten 10 Proben ebenfalls als *min-1 4E* bestimmt wurden und daher *N. bicolor* zuzuordnen sind.

Obwohl *N. miniata* und *N. bicolor* auch auf anderen *Nigritella*-Standorten gemeinsam vorkommen oder vorkommen könnten, wurde der Genotyp *min-2 4H* sonst nur mehr an 4 Stichproben von der Arding-Alm nachgewiesen. Es soll allerdings nicht verschwiegen werden, dass sich Kurt Redl (telefonische Mitteilung am 6. Dezember 2012) zu erinnern glaubt, 1997 auf der Arding-Alm nur Pflanzen mit einem an der Basis aufgehellten Blütenstand gefunden zu haben. Am 21. Juni 2014 entdeckte ich hier nach intensiver Suche nur zwei (gerade erst aufblühende) Kohlröschen, die ich mit einiger Sicherheit als *N. miniata* bestimmen konnte. Von zehn weiteren Fundstellen wurden nur Pflanzen vom Typ *min-1 4E* eingesandt. Auf dem Gosaukamm, auf der Aflenzer Bürgeralm, auf dem Tamischbachturm und auf der Hohen Veitsch war der Nachweis von Pflanzen nur dieses Typs aufgrund der bisherigen Fundmeldungen von *N. bicolor* allerdings zu erwarten.

Durch den Nachweis in HEDRÉN & al. (2000), dass den Arten *Nigritella archiducis-joannis*, *N. buschmanniae*, *N. nigra*, *N. miniata*, *N. stiriaca*, *N. widderi* und zwei weiteren, damals noch nicht beschriebenen Sippen jeweils ein eigener Genotyp zugeordnet werden kann, ist die Wahrscheinlichkeit sehr groß, dass die mit fast 100 Stichproben am häufigsten untersuchte Polyploide, nämlich *N. bicolor*, aber auch die damals leider nicht mit-untersuchte *N. dolomitensis* keine infraspezifischen Taxa von *Nigritella miniata* sind. Und auch die Hypothese, dass *N. bicolor*, *N. minor* und *N. hygrophila* lediglich Formen bzw. Ökotypen („écomorphes“) von *Gymnadenia rubra* (also von *N. miniata*) sind (DEL-FORGE 2011b: 87, 105; 2012: 98), verliert jede Glaubwürdigkeit, wenn man beobachten kann, wie alle diese vier Sippen neben *N. widderi* und *N. nigra* subsp. *austriaca* unter denselben ökologischen Gegebenheiten auf ein und derselben Wiese, gut unterscheidbar, nebeneinander wachsen und gleichzeitig blühen, sozusagen ein überdimensionaler Stadtplan so genannter „genetischer Sackgassen“ und „Einbahnstraßen“. Aus phylogenetischer Sicht sind diese sicherlich allopolyploiden Taxa, die alle keine reinerbigen Genome aufweisen, als gleichwertig zu betrachten, und das kann nur bedeuten, dass ihnen derselbe Status zusteht wie den ebenfalls hybridogen entstandenen, von allen Autoren selbstverständlich als Art anerkannten Taxa *N. nigra* und *N. miniata*.

Leider ist es nicht gelungen, ein vollständiges Bild von *Nigritella miniata* zu zeichnen, aber es ist zu erwarten, dass in absehbarer Zeit die Ergebnisse weiterer genetischer Untersuchungen publiziert werden. Denn Mikael Hedrén, dem es vor allem um die Abstammungsgeschichte der Kohlröschen geht, hat seine Untersuchungen auf Pflanzen Sloweniens, Italiens und die Schweiz ausgeweitet und analysiert die in jüngerer Zeit gesammelten Proben u. a. mittels so genannter Mikrosatelliten, die für Abstammungsuntersuchungen besonders gut geeignet sind. Ein vorläufiges Ergebnis kann schon jetzt mitgeteilt werden, und zwar, dass z. B. die sehr eigenständigen Sippen der nordöstlichen

Kalkalpen näher miteinander verwandt sind als mit den ähnlichen Sippen Italiens und der Schweiz. Und übrigens scheint das mit den genetischen Sackgassen nicht so ganz zu stimmen, denn laut Hedrén (persönliche Mitteilung vom 12. Oktober 2014) scheint es aufgrund der neuen genetischen Untersuchungen sicher zu sein, dass zur Diversität der Kohlröschen auch Mutationen beigetragen haben, weil z. B. *N. minor* aus *N. miniata* (s. lat.) in loco entstanden ist!

Buchstäblich in letzter Minute vor Abgabe des Manuskripts erhielt ich von Karel Kreutz eine Serie von in Rumänien aufgenommenen Bildern mit der Frage: „Kannst du mir bitte sagen, ob es *N. rhellicani* oder *N. austriaca* betrifft? Und *N. rubra* oder/und *N. bicolor*?“ Überraschenderweise dürfte es sich bei den abgebildeten Pflanzen um *N. nigra* (s. lat.) und um *N. bicolor* handeln – Bilder von *N. rhellicani* und *N. miniata* waren nicht darunter! Dieses Ergebnis ist deshalb überraschend, weil man eher mit *N. rhellicani* und mit *N. miniata* gerechnet hätte. Damit ergeben sich weitere interessante Fragen: Wie und wie nahe verwandt sind die Nigritellen der Karpaten mit den Nigritellen der Alpen oder sogar Skandinaviens?

Dank

Mein Dank gilt den Herrn Peter Gözl, Dr. Erich Klein und Kurt Redl für die klare Beantwortung von Fragen, die sich auf uralte Begebnisse bezogen. Für Beratung und Diskussionsbeiträge in taxonomischen Fragen danke ich den Herrn Dr. Olivier Gerbaud, Ulrich H. J. Heidtke, Karel Kreutz, Dr. Richard Lorenz und Mag. Kurt Zernig. Volker Keuer teilte mir die Fundstelle von *Nigritella miniata* auf der Rax mit, und Hans Piwonka hat mich zu seiner Fundstelle von *Nigritella miniata* und *N. bicolor* in den Seetaler Alpen geführt! Dank gebührt Dr. Mikael Hedrén für die kritische Durchsicht der Erstfassung dieses Manuskriptes und für seine interessanten und klärenden Kommentare. Bei Herrn Mag. Karl Peitler bedanke ich mich herzlich für die Korrektur der Übersetzung von Crantz' Originalbeschreibung, und nicht zuletzt danke ich Herrn Franz Fohringer, der mir Bildmaterial zur Verfügung gestellt hat.

Literatur

- ABEL Othenio, 1897: Zwei für Niederösterreich neue hybride Orchideen. – Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien **47**: 609–615.
- ALLIONI Carlo, 1785: Flora pedemontana sive enumeratio methodica stirpium indigenarum Pedemontii. – Turin.
- ANONYMUS, 1832: III. Botanische Notizen 1. – Flora (Regensburg) **15**: 509–510.
- ANONYMUS, 1861: Die Freiherren von Cranz in Kärnten. – Carinthia **51** (20): 153–156.
- APPLEQUIST Wendy L., 2012: Report of the Nomenclature Commission for Vascular Plants: 64. – Taxon **61**: 1115.
- BATEMAN, Richard M., PRIDGEON Alec M. & CHASE Mark 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**: 113–141.
- BATEMAN Richard M., HOLLINGSWORTH PETER M., PRESTON Jillian, Yi-Bo LUO, PRIDGEON Alec M. & CHASE Mark W., 2003: Molecular phylogenetics and evolution of Orchidinae and selected Habenarinae (*Orchidaceae*). – Botanical Journal of the Linnean Society **142**: 1–40.

- BAUHIN Caspar (Gaspard), 1623: Pinax theatri botanici ed. 1. – Basel.
- BAUMANN Helmut & KÜNKELE Siegfried, 1988: Die Orchideen Europas. – Stuttgart: Franckh; 192 pp.
- BAUMANN Helmut, KÜNKELE Siegfried & LORENZ Richard, 2002: Taxonomische Liste der Orchideen Deutschlands. – Journal Europäischer Orchideen **34**: 129–206.
- BAUMANN Helmut, KÜNKELE Siegfried & LORENZ Richard, 2006: Die Orchideen Europas mit angrenzenden Gebieten. – Stuttgart: Ulmer Verlag; 333 pp.
- BAUMANN Helmut & LORENZ Richard, 2005: Beiträge zur Taxonomie europäischer und mediterraner Orchideen. – Journal Europäischer Orchideen **37**: 705–743.
- BAUMANN Helmut & LORENZ Richard, 2011: (2037) Proposal to conserve the name *Gymnadenia rubra* (*Nigritella rubra*) against *Orchis miniata* (*Orchidaceae*). – Taxon **60**: 1775–1776.
- BEAUVERD Gustave 1925: Le polymorphisme du *Nigritella nigra* (L.) RCHB. – Bulletin de la Société botanique de Genève **17**: 336.
- BISCHOFF Gottlieb Wilhelm, 1839: Wörterbuch der beschreibenden Botanik oder die Kunstausrücke, welche zum Verstehen der phytographischen Schriften nothwendig sind. – Stuttgart: Schweizerbart.
- BOILLAT Christophe & BOILLAT Vincent, 2010: Une forme *rosea* pour *Nigritella rubra* (WETTSTEIN) K. RICHTER. – Journal Europäischer Orchideen **42**: 487–496.
- BOILLAT Vincent, 2011: *Nigritella rubra*: Eine andere Deutung des Wettstein-Artikels „Untersuchungen über *Nigritella angustifolia*“ von 1889. – Journal Europäischer Orchideen **43**: 847–862.
- BOURNÉRIAS Marcel & PRAT Daniel, 2005: Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg. 2. éd. – Mèze (Hérault): Biotope (Collection Parthénope); 504 pp.
- BREINER Robert, 1999: Farbstoff und Farbe – ihre taxonomische Relevanz bei den *Orchidaceae*. Am Beispiel von *Orchis stevenii* Rchb. fil., ×*Gymnadenia intermedia* Peterm. und der Gattung *Nigritella* L.C.M. Rich. – Journal Europäischer Orchideen **31**: 263–276.
- BREINER Eva & BREINER Robert, 1993: Beiträge zur Gattung *Nigritella* in den Westalpen. – Mitteilungsblatt Arbeitskreis Heimische Orchideen Baden-Württemberg **25**: 467–487.
- BROWN Robert, 1813: *Orchidaceae*. – In: AITON William T.: Hortus Kewensis or a Catalogue of the plants cultivated in the Royal Botanic Garden at Kew Vol. 5, p. 188–220. – London.
- BRUCK Marc, 1990: *Selinum carvifolia* versus *Peucedanum carvifolia*. – Bulletin de la Société des Naturalistes Luxembourgeois **90**: 153–161.
- BRUNNER Walter, 1975: Geschichte von Pöls. – Pöls ob Judenburg: Eigenverlag der Gemeinde; 431 pp.
- BRUNNER Walter, 2002: St. Oswald-Möderbrugg. Eine Gemeinde und ihre Geschichte. Mit einem Beitrag von Wolfgang Sulzer, Bd. 1. – St. Oswald-Möderbrugg: Eigenverlag der Gemeinde; 742 pp.
- BUTTLER Karl Peter, 1986: Orchideen. – München: Mosaik Verlag; 287 pp.
- CRANTZ Heinrich Johann Nepomuk von, 1767: Classis Umbellifarum emendata. – Leipzig.
- CRANTZ Heinrich Johann Nepomuk von, 1769: Stirpium Austriacarum; De Orchidum ordine, generibus discursus, Pars II. – Wien.
- CRANTZ Heinrich Johann Nepomuk von, 1777: Gesundbrunnen der Oesterreichischen Monarchie. – Wien.
- CSERGŐ Anna-Mária, 2005: A gyimesiek Szent Péter – virága *Nigritella rubra* (WETTST.) K. RICHTER. – <http://erdelyinimrod.ro/html/archivum/86>.
- DAKSÖBLER Igor, DOLINAR Branko, ZUPAN Branko, ISKRA Roman, STRGAR Peter & TRNKOCZY Amadej, 2012: *Nigritella widderi* TEPPNER & E. KLEIN, a new species in the flora of Slovenia. – Folia Biologica et Geologica **53**(1–2). Ljubljana.
- DELFORGE Pierre, 1992: La Nigritelle des Picos de Europa (Espagne). – Les Naturalistes belges **73/3** (Orchid. 5): 137–142.

- DELFORGE Pierre, 1994: Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient. – Delachaux et Niestlé Lausanne et Paris; 480 pp.
- DELFORGE Pierre, 1998: Contribution taxonomique et nomenclaturale au genre *Gymnadenia* (Orchidaceae). – Les Naturalistes belges **79** (Orchid. 11): 251–256.
- DELFORGE Pierre, 2003: La Nigritelle robuste du Mont Cenis (Savoie, France). – Les Naturalistes belges **84** (Orchid. 16): 117–132.
- DELFORGE Pierre, 2006: Nouvelles contributions taxonomiques et nomenclaturales aux Orchidées d'Europe. – Les Naturalistes belges **87** (Orchid. 19): 258–261.
- DELFORGE Pierre, 2011a: Remarque sur la nomenclature de la Nigritelle robuste du Mont Cenis. – Les Naturalistes belges **92** (Orchid. 24): 25–29.
- DELFORGE Pierre, 2011b: *Gymnadenia rubra* WETTSTEIN et la taxonomie des nigritelles apomictiques. – Les Naturalistes belges **92** (Orchid. 24): 87–116.
- DELFORGE Pierre, 2012: Guide des orchidées de France, de Suisse et du Benelux. Nouv. ed. rev. et augment. – Lausanne: Delachaux et Niestlé; 304 pp.
- DELFORGE Pierre, DEVILLERS-TERSCHUREN Jean & DEVILLERS Pierre, 1991: Contributions taxonomiques et nomenclaturales aux Orchidées d'Europe (Orchidaceae). – Les Naturalistes belges **72**: 99–101.
- DELFORGE Pierre & GERBAUD Olivier, 1997: Nouvelles données sur la répartition de *Nigritella austriaca* (TEPPNER & KLEIN) P. DELFORGE en France, dans les Alpes et le Jura. – Les Naturalistes belges **78** (Orchid. 10): 81–102.
- ERICSSON Stefan, 1997: Om brudkulla, *Gymnadenia runei*, och dess ursprung. – Svensk botanisk Tidskrift **91**: 139–142.
- ERNET Detlef & FOELSCHÉ Wolfram, 1991: Widders Kohlröschen, *Nigritella widderi* TEPPNER & KLEIN, auch im Grazer Bergland. – Notizen zur Flora der Steiermark **12**: 9–33.
- FISCHER Manfred A., OSWALD Karl & ADLER Wolfgang, 2008: Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol. 3. Aufl. – Linz: Biologiezentrum der Oberösterreichischen Landesmuseen; 1392 pp.
- FOELSCHÉ Wolfram, 2010a: *Nigritella bicolor*, ein neues apomiktisches Kohlröschen der Alpen, des Dinarischen Gebirges und der Karpaten. – Journal Europäischer Orchideen **42**: 31–82.
- FOELSCHÉ Wolfram, 2010b: Die Fundstellen von *Nigritella bicolor*. – <http://www.naturamediterraneo.com/segnalazioni/Segnalazione%20Nigritella.pdf>.
- FOELSCHÉ Wolfram, 2012: Bestimmungsschlüssel für die Kohlröschen der Ostalpen. – <http://www.museum-joanneum.at/studienzentrum-naturkunde/botanik/nachrichten-aktuell/die-kohlroeschen-der-ostalpen>.
- FOELSCHÉ Wolfram, 2014: Bestimmungsschlüssel für die Arten und Unterarten der Gattung *Nigritella* – <http://www.museum-joanneum.at/studienzentrum-naturkunde/botanik/nachrichten-aktuell/bestimmungsschluesel-fuer-die-gattung-nigritella>.
- FOELSCHÉ Gundel, FOELSCHÉ Wolfram, GERBAUD Martine & GERBAUD Olivier, 1998: *Nigritella cenisia* FOELSCHÉ & GERBAUD, species nova, nouvelle espèce de France et d'Italie. – L'Orchidophile **29**(134): 248.
- FOELSCHÉ Gundel & FOELSCHÉ Wolfram, 1999: „Une fleur pour la Chanousia“ – Die intragenerischen Hybriden der Gattung *Gymnadenia* R. Br. – Journal Europäischer Orchideen **31**: 795–836.
- FOELSCHÉ Gundel, FOELSCHÉ Wolfram, GERBAUD Martine & GERBAUD Olivier, 1999b: *Gymnadenia cenisia* (FOELSCHÉ & GERBAUD) FOELSCHÉ & GERBAUD: une Nigritelle de France et d'Italie. – L'Orchidophile **30**(139): 235–240.
- FOELSCHÉ Wolfram & HEIDTKE Ulrich H. J., 2011: *Nigritella hygrophila* spec. nov. und die roten Kohlröschen am Pordojoch in den östlichen Dolomiten (Italien). – Journal Europäischer Orchideen **43**: 131–160.

- FOELSCHÉ Wolfram & ZERNIG Kurt, 2007: *Nigritella minor* spec. nova (Orchidaceae), ein neues Kohlröschen aus der Steiermark. – *Joannea Botanik* **6**: 5–22.
- GERBAUD Olivier & FOELSCHÉ Wolfram, 2005: Die Kohlröschen Frankreichs – Verbreitung, Morphologie, Genetik und Wechselwirkungen. – *Journal Europäischer Orchideen* **37**: 553–584.
- GÖLZ Peter & REINHARD Hans, 1986: Statistische Untersuchungen an alpinen und skandinavischen Orchideen. – *Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal* **39**: 36–47.
- GRAF Ferdinand, 1875: Die Flora des Hochlantsch. – *Jahrbuch des Steirischen Gebirgsvereins für 1873, II* (1875): 17–40.
- GRIEBL Norbert, 2009: Die Gattung *Nigritella* in Österreich. – *Berichte des Arbeitskreises Heimische Orchideen* **26**: 76–105.
- GRILL Karl, 1925: *Judenburg einst und jetzt*. 3. Aufl. – *Judenburg: Eigenverlag der Gemeinde*; 280 pp.
- HALLER Albrecht von, 1768: *Historia stirpium Helvetiae inchoata, tomus secundus*. – Bern.
- HAYEK August von, 1956 (posthum): *Flora von Steiermark*. Band 2/2. – Graz: Akademische Druck- und Verlagsanstalt; 147 pp.
- HEDRÉN Mikael, KLEIN Erich & TEPPNER Herwig, 2000: Evolution of Polyploids in the European Orchid Genus *Nigritella*: Evidence from Allozyme Data. – *Phyton (Horn, Austria)* **40**: 239–275.
- HERR-HEIDTKE Dagmar & HEIDTKE Ulrich H. J., 2010: Zur Variabilität von *Nigritella rubra* am Pordoijoch (Dolomiten, Italien). – *Journal Europäischer Orchideen* **42**: 21–30.
- HOST Nicolaus Thomas, 1831: *Flora Austriaca*, Vol. 2. – Wien.
- JACQUIN Nikolaus Joseph von, 1762: *Enumeratio Stirpium Plerarumque, quae sponte crescunt in Agro Vindobonensi, montibusque confinibus*. – Wien.
- JACQUIN Nikolaus Joseph von, 1776: *Florae Austriacae, sive, Plantarum selectarum in Austriae archiducatu sponte crescentium Icones*, Vol. 4. – Wien.
- JANCHEN Erwin, 1960 (publ. 1959): *Catalogus Florae Austriae* **1**(4). – Wien: Springer Verlag.
- KERNER Anton, 1881–1913: *Schedae ad Floram exsiccata Austro-Hungaricum*, 10 Bände. – Wien.
- KLEIN Erich, 1996: Die Blütenfärbung in der Gattung *Nigritella* (Orchidaceae-Orchideae) und ihre taxonomische Relevanz, inkl. einer Neukombination. – *Phyton (Horn, Austria)* **36**: 53–62.
- KLEIN Erich & DRESCHER Anton, 1996: *Nigritella nigra* (Orchidaceae – Orchideae) im Massif Central (Frankreich). – *Phyton (Horn, Austria)* **36**: 231–250.
- KLEMUN Marianne, 1999: „Wissenschaftsklima, Berufslaufbahn und Aussenseitertum“ am Beispiel von H. J. N. CRANTZ (1722–1797). – *Bulletin de la Société des Sciences Médicales de Luxembourg* **1/99**: 22–38.
- KLEMUN Marianne & FISCHER Manfred A., 2001: Von der „Seltenheit“ zur gefährdeten Biodiversität (Aspekte zur Geschichte der Erforschung der Flora Österreichs). – *Neilreichia* **1**: 85–131.
- KRETZSCHMAR Horst, 2008: *Die Orchideen Deutschlands und angrenzender Länder, finden und bestimmen*. – Wiebelsheim: Quelle & Meyer Verlag; 285 pp.
- KREUTZ Karel A. J., 2004: *Kompendium der Europäischen Orchideen / Catalogue of European Orchids*. – Landgraaf: Kreutz Publishers; 239 pp.
- LACK H. Walter, 1999: Eine unbekannt Wiener Bilderhandschrift: Die ‚Phythanthologia Eikonike‘ des Johann Jakob Well. – *Annalen des Naturhistorischen Museums* **101 B**: 531–564.
- LEITHNER Alois Friedrich, 1840: *Versuch einer Monographie über die k.k. Kreisstadt Judenburg*. – Selbstverlag.
- LINNÉ Carl von, 1753: *Species plantarum*, Tomus II. – Stockholm.

- LORENZ Richard & PERAZZA Giorgio, 2004: Studio sulla sistematica delle Nigritelle rosse nelle Dolomiti. – *GIROS Notizie* **27**: 1–9.
- LORENZ Richard & Perazza Giorgio, 2012: Beiträge zur Kenntnis der Blütenmorphologie der Artengruppe *Nigritella miniata* s. l. (Orchidaceae) in den Ostalpen. – *Gredleriana* **12**: 67–146.
- MUNZINGER Stefan & HENNECKE Manfred, 2014: Differentialdiagnostische Erwägungen zur Anwendung von Artkonzepten für die Gattung *Ophrys*. – *Berichte des Arbeitskreises Heimische Orchideen* **31**: 6–35.
- NEILREICH August, 1855: Geschichte der Botanik in Nieder-Oesterreich. – *Verhandlungen des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien* **5**: 23–76.
- NEILREICH August, 1859: Flora von Nieder-Oesterreich. – Wien: Verlag Carl Gerold's Söhne.
- PERAZZA Giorgio, 2005: *Nigritella widderi* TEPPNER & E. KLEIN 1985 nelle Dolomiti Bellunesi, prima segnalazione per il versante italiano delle Alpi (Italia Settentrionale). – *GIROS Notizie* **30**: 25–27.
- PRESSER Helmut, 2000: Die Orchideen Mitteleuropas und der Alpen, Variabilität, Biotope, Gefährdung. 2., völlig überarb. u. erw. Aufl. – Landsberg/Lech: ecomed; 374 pp.
- PRIDGEON Alec M., BATEMAN Richard M., COX A. V., HAPEMAN J. R. & CHASE Mark W., 1997: Phylogenetics of subtribe *Orchidinae* (*Orchidoideae*, *Orchidaceae*) based on nuclear ITS sequences. 1. Intergeneric relationships and polyphyly of *Orchis* sensu lato. – *Lindleyana* **12**: 89–109.
- RAVNIK Vlado, 1978: Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Nigritella* RICH. IV. *Nigritella lithopolitana* V. RAVNIK, spec. nov. – *Acta Botanica Croatica* **37**: 225–228.
- RECHINGER Karl & RECHINGER Lily, 1906: Beiträge zur Flora von Ober- und Mittelsteiermark. – *Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereines für Steiermark* **42**: 142–169.
- REDL Kurt, 1996: Wildwachsende Orchideen in Österreich. – *Altenmarkt in der Steiermark*: Eigenverlag; 281 pp.
- REDL Kurt, 1999: Orchideen im Gesäuse. – *Gstatterboden: Nationalpark Gesäuse*; 192 pp.
- REICHENBACH Heinrich Gustav (fil.), 1851: Die Orchideen der deutschen Flora nebst denen des übrigen Europa, des ganzen russischen Reichs und Algiers : also ein Versuch einer Orchideographie Europas. – Leipzig; 240 pp. und 170 Tafeln.
- REINHARD Hans R., GÖLZ Peter, PETER Ruidi & WILDERMUT Hansruedi, 1991: Die Orchideen der Schweiz und der angrenzenden Gebiete. – *Egg: Fotorotar*; x + 348 pp.
- RICHARD Louis Claude Marie, 1817: *De Orchideis Europaeis Annotationes*. – Paris; 39+7 pp.
- RICHTER Karl, 1890: *Plantae Europaeae, I*. – Leipzig: Wilhelm Engelmann Verlag.
- ROLLET-VLČEK Karin, 2009: Österreichisches Orchideenschutz Netzwerk. Tätigkeitsbericht 2009. – *Höflein an der Donau*: Eigenverlag ÖÖN.
- SCHULTES Joseph August, 1794: *Oestreichs Flora. Ein Taschenbuch auf botanischen Excursionen*, 2 Bände. – Wien.
- SCHULTES Joseph August, 1804: – *Reise auf den Glockner, I. Theil*, in: *Reise durch Salzburg und Bertesgaden*. – Wien.
- SCHULZE Max, 1894: *Die Orchidaceen Deutschlands, Deutsch-Oesterreichs und der Schweiz*. – *Gera-Untermhaus*: Verlag Eugen Koehler.
- SCOPOLI Ioannes Antonius, 1772: *Flora Carniolica*, 2. Aufl. – Wien.
- SÉGUIER Jean-François, 1745: *Plantae Veronenses 2*. – Verona.
- SEIDL Johann Gabriel, 1840: *Wanderungen durch Tyrol und Steiermark*, 2. Band. – Leipzig.
- SPEETA Franz, 1999: Ein Beitrag zur Biographie von Jakob Adalbert Joseph Winterl (1739–1809). – *Phyton (Horn, Austria)* **39**: 185–336.

- STÄHLBERG Daniel, 1999: Polyploid evolution in the European orchid genus *Nigritella*: evidence from DNA fingerprinting. – Masters thesis, Lund University. <http://lup.lub.lu.se/luur/download?func=downloadFile&recordId=2026859&fileId=2026860>.
- TEPPNER Herwig & KLEIN Erich, 1985a: Karyologie und Fortpflanzungsmodus von *Nigritella* (*Orchidaceae-Orchideae*), inkl. *N. archiducis-joannis* spec. nov. und zweier Neukombinationen. – *Phyton* (Austria) **25**: 147–176.
- TEPPNER Herwig & KLEIN Erich, 1985b: *Nigritella widderi* spec. nov. (*Orchidaceae-Orchideae*). – *Phyton* (Austria) **25**: 317–326.
- TEPPNER Herwig & KLEIN Erich, 1989: *Gymnigritella runei* spec. nova (*Orchidaceae-Orchideae*) aus Schweden. – *Phyton* (Horn, Austria) **29**: 161–173.
- TEPPNER Herwig & KLEIN Erich, 1990: *Nigritella rhellicani* spec. nova und *N. nigra* (L.) RCHB. f. s. str. (*Orchidaceae-Orchideae*). – *Phyton* (Horn, Austria) **31**: 5–26.
- TEPPNER Herwig & KLEIN Erich, 1993: *Nigritella gabasiana* spec. nova, *N. nigra* subsp. *iberica* subsp. nova (*Orchidaceae-Orchideae*) und deren Embryologie. – *Phyton* (Horn, Austria) **33**: 179–209.
- TEPPNER Herwig & KLEIN Erich, 1998: Etiam atque etiam – *Nigritella* versus *Gymnadenia*: Neukombinationen und *Gymnadenia dolomitensis* spec. nova (*Orchidaceae-Orchideae*). – *Phyton* (Horn, Austria) **38**: 220–224.
- TEPPNER Herwig, KLEIN Erich, Drescher Anton & ZAGULSKIJ Michail, 1994: *Nigritella carpatica* (*Orchidaceae-Orchideae*) – ein Reliktendemit der Ost-Karpaten. – *Phyton* (Horn, Austria) **34**: 169–187.
- TEPPNER Herwig & STER Thomas, 1996: *Nigritella buschmanniae* spec. nova (*Orchidaceae-Orchideae*) und eine Biographie für Frau Adolfine Buschmann. – *Phyton* (Horn, Austria) **36**: 277–294.
- VÖTH Walter, 1999: Lebensgeschichte und Bestäuber der Orchideen am Beispiel von Niederösterreich. – *Stapfia* **65**: 1–257.
- VÖTH Walter, 2004: Verbreitungskarten von in Österreich anzutreffenden *Gymnadenia*-, *Nigritella*-, *×Gymnigritella*-, *×Pseudadenia*- und *×Pseuditella*-Arten (*Orchidaceae*). – *Linzer biologische Beiträge* **36**: 493–519.
- WENKER Dieter, 2007: Die Gattung *Nigritella*, Rückkehr zu taxonomischer Stabilität. – *Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal* **60**: 177–215.
- WEITSTEIN Richard von, 1889: Untersuchungen über „*Nigritella angustifolia* Rich.“ – *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* **7**: 306–317.
- WILLIAMS John G., WILLIAMS Andrew E., ARLOTT Norman, 1979: *Orchideen Europas mit Nordafrika und Kleinasien*. – München: BLV Verlagsgesellschaft; 176 pp.
- WUCHERPFENNIG Wolfgang, 2002: *Nigritella*: Gattung oder Untergattung? – *Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal* **55**: 46–61.
- WURZBACH Constantin von, 1858: *Biographisches Lexikon des Oesterreichischen Kaiserthums*, Band **3**: 25–26. – Wien.
- ZAPALOWICZ Hugo, 1906: *Conspectus florae Galiciae criticus*, 1. – Krakau.

Anschrift des Verfassers:

Wolfram Foelsche
Grüne Gasse 53
8020 Graz

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Joannea Botanik](#)

Jahr/Year: 2014

Band/Volume: [11](#)

Autor(en)/Author(s): Foelsche Wolfram

Artikel/Article: [Die Gattung Nigritella im Lichte neuerer genetischer Untersuchungen mit besonderer Berücksichtigung von Nigritella miniata 89-160](#)