

Statistische Untersuchungen an alpinen und skandinavischen Orchideen

Zusammenfassung: Mit populationsstatistischen Methoden werden die verwandtschaftlichen Zusammenhänge zwischen alpinen *Nigritella*-Sippen analysiert, ebenso zwischen verschiedenen skandinavischen und alpinen *Dactylorhiza*-Arten. *Nigritella nigra*, *rubra*, *corneliana* und *lithopolitana* erweisen sich als Kleinarten auf gleicher taxonomischer Stufe; *Nigritella nigra* ssp. *corneliana* wird daher in den Artrang erhoben. Im Zentrum der Untersuchungen an *Dactylorhiza* steht *D. lapponica*, die als selbständige Sippe im Artrang betrachtet wird. Eine Aufgliederung in zwei Komponenten (*D. lapponica* und *D. pseudocordigera*) ist unmöglich. *Dactylorhiza lapponica* wird auch für den Alpenraum nachgewiesen.

Summary: Statistical investigations with alpine and scandinavian orchids.

By means of population statistical methods the relationship between the different Alpine *Nigritella* taxa is tested, as well as between Scandinavian and Alpine *Dactylorhiza* species. *Nigritella nigra*, *rubra*, *corneliana* and *lithopolitana* turn out to have the same taxonomical rank; therefore *Nigritella nigra* ssp. *corneliana* is raised to the rank of a species. Within the genus *Dactylorhiza* the main question concerns *D. lapponica*, which is considered to be an own taxon in the rank of a species. A division in two components (*D. lapponica* and *D. pseudocordigera*) is not possible. *D. lapponica* is also proved to be found in the Alpine region.

I. Statistische Grundlagen

Da wir über die von uns seit vielen Jahren angewandten statistischen Methoden schon vielfach mündlich und schriftlich berichtet haben, können wir uns hier auf eine zusammenfassende Übersicht über die wichtigsten Verfahren, Kenngrößen und deren Interpretation beschränken (vgl. z. B. GÖLZ und REINHARD 1975).

Wo es um Kriterien für eine Sippendiskriminanz, d. h. eine Sippentrennung geht, spielt die Sippendifferenz eine zentrale Rolle. Diese Sippendifferenz ist eine Meßzahl, die sich aus denjenigen quantitativen Merkmalen ergibt, die beim Vergleich zweier Sippen hochsignifikant verschieden sind. Vereinfachend kann die ermittelte Sippendifferenz etwa folgendermaßen ausgelegt werden:

Je größer die Sippendifferenz zwischen zwei verglichenen Sippen ist, desto kleiner ist die Wahrscheinlichkeit ihrer nahen Verwandtschaft.

Unabhängig und gleichrangig machen wir ebenfalls Untersuchungen über die hochsignifikanten Merkmalsunterschiede bei den qualitativen Merkmalen, solchen Merkmalen also, die sich nicht (oder besser: nicht „feldtauglich“) quantifizieren lassen. Auch hierzu die vereinfachende Interpretation:

Je mehr hochsignifikant verschiedene qualitative Merkmale zwei Sippen aufweisen, desto kleiner ist die Wahrscheinlichkeit ihrer nahen Verwandtschaft.

Wenn es schließlich darum geht, eine Hypothese über die hybride Abstammung einer Sippe zu testen, so bekommt die Stellung der Merkmale dieser Sippe in bezug auf die Merkmale der vermuteten Parentsippen eine wichtige Bedeutung. Zusammenfassend und vereinfachend interpretiert:

Je mehr Merkmale einer Sippe intermediär zu denjenigen der präsumptiven Elternsippen liegen, desto höher ist die Wahrscheinlichkeit ihrer hybriden Abstammung.

II. Über die Gattung *Nigritella* im Alpengebiet

1. Einleitung

Wir haben im Lauf der letzten Jahre vier *Nigritella*-Sippen einer eingehenden Untersuchung unterzogen, miteinander verglichen und damit den taxonomischen Stellenwert aller vier Sippen zu klären versucht, nämlich *Nigritella nigra* (L.) Rchb. fil., *N. rubra* (Wettst.) K. Richter, *N. corneliana* (Beauverd) Gözl & Reinhard comb. nov. (= *N. nigra* ssp. *corneliana* Beauverd) und *N. lithopolitana* Ravnik (vgl. Farbtafel 1/Abb. 1 und 2).

Die vier Sippen unterscheiden sich am augenfälligsten in der Qualität der Blütenfarbe und in ihren Arealen. Ob darüber hinaus noch weitere signifikante Merkmalsunterschiede zu konstatieren sind und sich daraus eine eindeutige Sippendiskriminanz herauslesen läßt, war die von uns untersuchte Hauptfrage.

Die berühmte „bunte“ Seiser-Alm-Sippe wird am Schluß einer separaten Analyse unterworfen. Über die Herkunftsorte unserer repräsentativen Stichproben informiert die Übersichtskarte Abb. 1.

2. Ergebnisse

2.1. Die qualitativen Merkmalsunterschiede

Ausnahmsweise und entgegen unseren Gepflogenheiten kommen wir zuerst auf die qualitativen Merkmale zu sprechen, bevor wir uns dem Vergleich der Sippendifferenzen zuwenden. Dies deshalb, weil diese Merkmale zur Diagnose hinreichen und auch sehr augenfällig sind. Am einfachsten und zweckmäßigsten erfolgt dieser Vergleich mittels nachfolgender tabellarischer Gegenüberstellung:

Tabelle 1: Merkmale der *Nigritella*-Sippen

Merkmal	<i>nigra</i>	<i>rubra</i>	<i>corneliana</i>	<i>lithopolitana</i>
Areal	gesamtes Alpengebiet (und darüber hinaus)	östliches Alpengebiet (östl. Lukmanierpaß)	franz. und ital. Westalpen	Karawanken Steiner Alpen Lavanttaler Alpen
Biotopansprüche	meist auf Kalk oder Dolomit, etwas weniger häufig auf Urgestein	nur auf Kalk oder Dolomit	nur auf Kalk, höher als <i>nigra</i> steigend	nur auf Kalk; in Biotopen mit <i>lithopolitana</i> ist <i>nigra</i> selten
Blütezeit		2 Wochen vor <i>nigra</i>	deutlich vor <i>nigra</i>	deutlich vor <i>nigra</i>
Blütenfarbe	± dunkel schwarzpurpurn	leuchtend karminrot	rötlichweiß bis leuchtend tiefrot, gegen Zinnober tendierend	von unten nach oben aus Weiß in ein helles Rot mit deutlichem Blauanteil übergehend
Blütenstand	meist klein, kugelig	meist länglich, eiförmig bis walzlich	kugelig bis verlängert walzlich	kugelig (wie bei <i>nigra</i>)
Lippenform (Abb. 3)	± flach ausgebreitet	immer eingesattelt und tütenförmig eingerollt	meist eingesattelt und ± eingeschnürt und eingerollt	Ränder an der Basis oft bis zur Berührung zusammengezogen

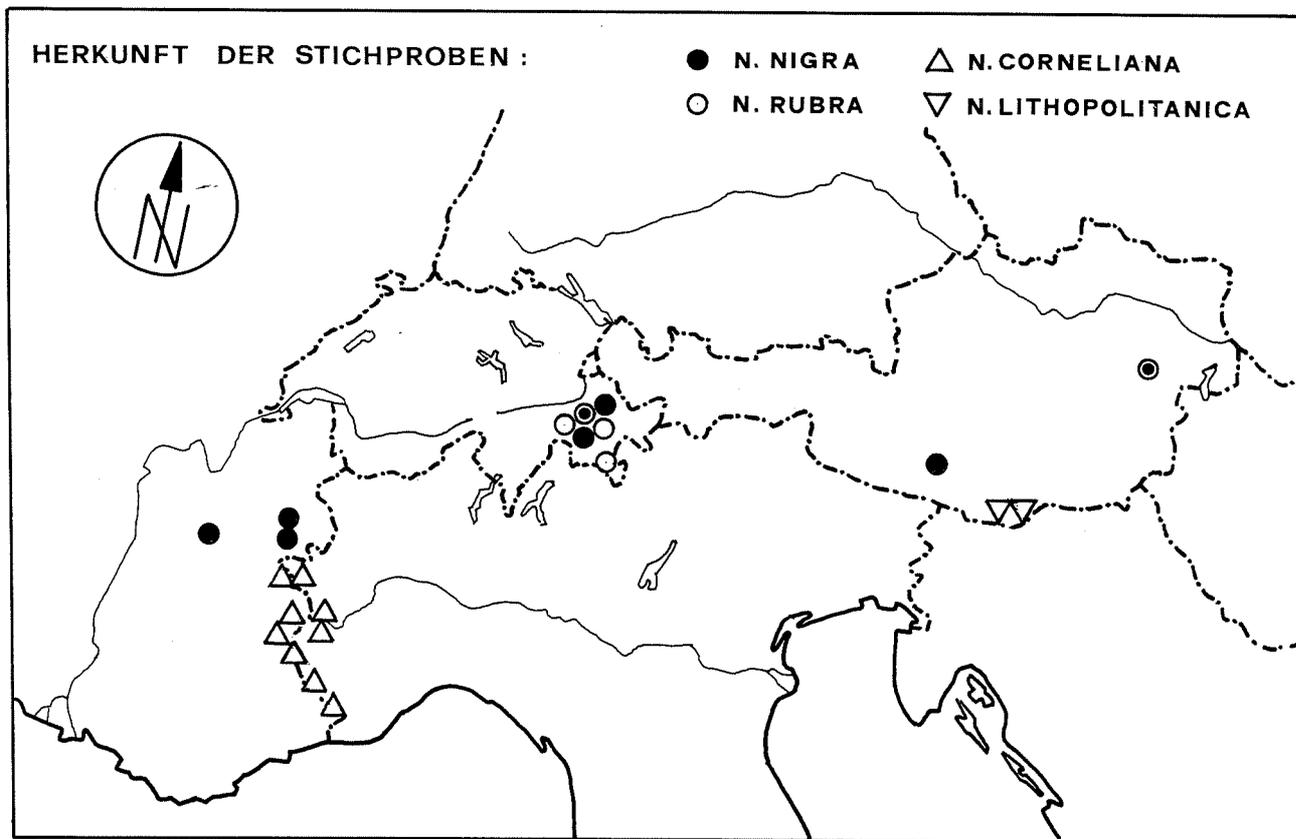


Abb. 1: Herkunft der *Nigritella*-Stichproben

Dieser Vergleich qualitativer Merkmale zeigt eindeutig, daß es sich bei diesen vier Sippen um sehr deutlich voneinander verschiedene Taxa handelt; die Hauptunterschiede liegen im qualitativen Bereich.

2.2. Die Sippendifferenzen (hierzu Tabelle 1 und Abb. 2)

Auf zwei Tatsachen sei zunächst hingewiesen: Die kleinste Sippendifferenz innerhalb der Gattung besteht zwischen *N. nigra* und *N. lithopolitana*; sie beträgt lediglich 12, was heißt, daß die quantitativen Unterschiede zwischen *N. nigra* und *N. lithopolitana* kaum wahrnehmbar sind.

Tabelle 2: Sippendifferenzen innerhalb der Gattung *Nigritella*

	<i>rubra</i>			<i>corneliana</i>			<i>lithopolitana</i>		
<i>nigra</i>	13	5	18	27	9	36	8	4	12
<i>rubra</i>				31	16	47	11	9	20
<i>corneliana</i>							24	7	31

(Die erste Zahl bedeutet jeweils die Maß-, die zweite die Verhältnis- und die dritte die Gesamtdifferenz).

Am deutlichsten aus der Vierergruppe hebt sich *N. corneliana* ab mit Sippendifferenzen zwischen 30 und fast 50; *N. corneliana* ist in allen vegetativen und fast allen generativen Teilen die größte Art. Allein schon durch diese Sippendifferenzen wird eine gelegentlich geäußerte Vermutung widerlegt, nämlich *N. corneliana* sei eigentlich lediglich eine westalpine *rubra*-Form.

In der die Sippendifferenzen veranschaulichenden Graphik (Abb. 2) wird im weiteren deutlich, daß sich die vier Sippen mit ihren Sippendifferenzen maßstabgerecht nicht in einer Ebene unterbringen lassen. Keine der Sippen spielt eine dominierende Rolle, eine verwandtschaftliche Hierarchie ist nicht ersichtlich, und es ergeben sich keinerlei statistisch begründbare Anhaltspunkte, daß eine von ihnen als evolutive Ausgangssippe für die anderen infrage käme. Wir halten deshalb dafür, alle vier als selbständige, gleichberechtigte Kleinarten zu taxieren. Die deshalb notwendige Umkombination wird am Schluß dieses Abschnitts vorgenommen werden.

In Abb. 3 sind die sich aus den Stichproben ergebenden mittleren Lippenformen konstruiert und dargestellt. Aus dieser Darstellung gehen nochmals deutlich bereits früher angesprochene qualitative Unterschiede hervor sowie die Tatsache, daß *N. corneliana* auch in bezug auf die Lippendimensionen die größte Vertreterin der Gattung ist; einzig der Sporn ist interessanterweise am kürzesten! Die absoluten Dimensionen der Lippen der drei übrigen Arten unterscheiden sich nur wenig; die Unterschiede, die sich in den Sippendifferenzen manifestieren, liegen mehr in den Proportionen.

Belläufig erwähnt seien noch die Chromosomenzahlen, nämlich $2n = 40$ für die alpine *N. nigra*, sowie *N. corneliana* und *N. lithopolitana*, und $2n = 80$ für *N. rubra* (TEPPNER & KLEIN 1985).

Es bleibt zum Schluß noch die Konsequenz nachzutragen, die sich aus den ermittelten Befunden und den gemachten Feststellungen ergibt. Da wir alle vier Sippen für gleichberechtigte Kleinarten halten, ist eine Umkombination vorzunehmen:

Nigritella corneliana (Beauverd) Gözl & Reinhard, **comb. nov.**

Basionym: *N. nigra* (L.) Rchb. fil. ssp. *corneliana* Beauverd, Bull. Soc. Bot. Genève 17: 336, 1926.

Synonyme: *N. rubra* (Wettst.) Richter var. *corneliana* (Beauverd) Soó, Repert. Spec. Nov. Regni veget., Sonderbeihft A2: 268 (1933).

N. lithopolitanica Ravnik ssp. *corneliana* (Beauverd) Teppner & Klein, Phytion (Austria) **25** (1): 158, (28. 2.) 1985.

Areal: Westalpen (Abb. 4).

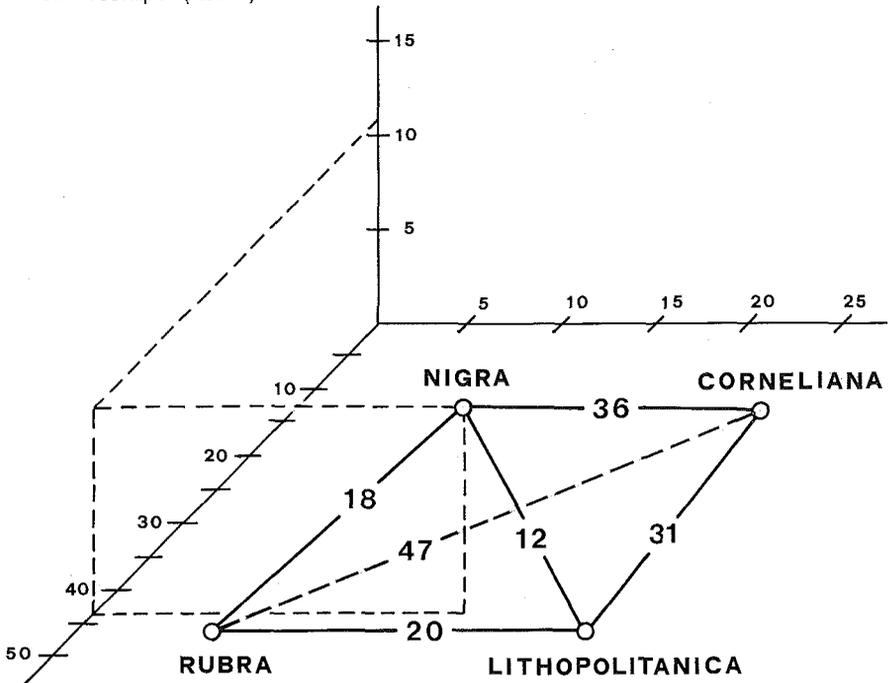


Abb. 2: Maßstabgerechte Darstellung der Sippendifferenzen (Gesamtdifferenzen) zwischen *N. nigra*, *N. rubra*, *N. corneliana* und *N. lithopolitanica*

2.3. Die *Nigritella*-Sippe vom Pufplatsch (Seiser Alm)

Diese weithin bekannte, ja geradezu berühmte Population fasziniert durch ihre unglaubliche und überwältigende Farbenvielfalt und -variabilität. Man fragt sich unwillkürlich, wie diese bunte Vielfalt zu interpretieren sei und zu welcher der vier Arten sie zu rechnen wäre. Die Genese dieser Population ist strittig. Es ist schon die Vermutung geäußert worden, daß es sich um eine Bastardsippe zwischen *N. nigra* und *N. rubra* handeln könnte.

Wir haben diese Hypothese getestet und kommen auf Grund unserer Untersuchungen zu einem anderen Befund. Allein schon die Sippendifferenzen (Abb. 5) zeigen, daß die Pufplatsch-Sippe nur minimale Unterschiede zu *N. nigra*, erheblich größere zu *N. rubra* (und zu den übrigen) aufweist, was kaum an eine hybride Abstammung denken läßt.

Das Leiterdiagramm (Abb. 6) zeigt dies noch deutlicher: Die meisten Merkmale liegen keineswegs intermediär (die linke Vertikale markiert die Mittelwerte von *N. nigra*, die rechte diejenigen von *N. rubra*, während die Punkte diejenigen der Pufplatsch-Sippe darstellen). Diese „Pufplatschpunkte“ liegen völlig auf der Seite von *N. nigra*, z. T. ein wenig links, z. T. ein wenig rechts davon, wie dies für andere *nigra*-Stichproben durchaus auch zu erwarten wäre.

Tabelle 3: Sippendifferenzen zur Pufflatsch-Sippe

	<i>N. nigra</i>			<i>N. rubra</i>			<i>N. corneliana</i>			<i>N. lithopolitana</i>		
Pufflatsch-Sippe	2	2	4	12	4	16	29	13	42	9	9	18

Fazit: Die farblich spektakuläre Pufflatsch-Sippe ist

- kein eigenes Taxon und
- kein Hybriderivat von *N. nigra* und *N. rubra*, sondern einfach eine besonders bunte *N. nigra*-Population, die hier aus irgend einem Grund einen aufsehenerregenden Exploit erfährt, während anderswo *N. nigra*-Farbvarianten (*rosea*, *fulva*, *flava* und wie sie alle heißen mögen) große Ausnahmereischeinungen sind.

III. Skandinavische und alpine *Dactylorhiza*-Arten

Im Mitteilungsblatt des AHO Baden-Württemberg 17 (1985) ist eine ausführliche Fassung unserer Arbeit über skandinavische und alpine *Dactylorhiza*-Arten erschienen. Wir können uns deshalb hier auf eine Zusammenfassung der wesentlichen Ergebnisse dieser Untersuchungen beschränken.

1. *D. cruenta* (O. F. Müller) Soó und *D. incarnata* (L.) Soó

D. incarnata und *D. cruenta* sind im Alpenraum einwandfrei zu unterscheiden. Sie besitzen ± getrennte Areale, die zwar eng ineinander verzahnt sind, sich aber nur gelegentlich überschnei-

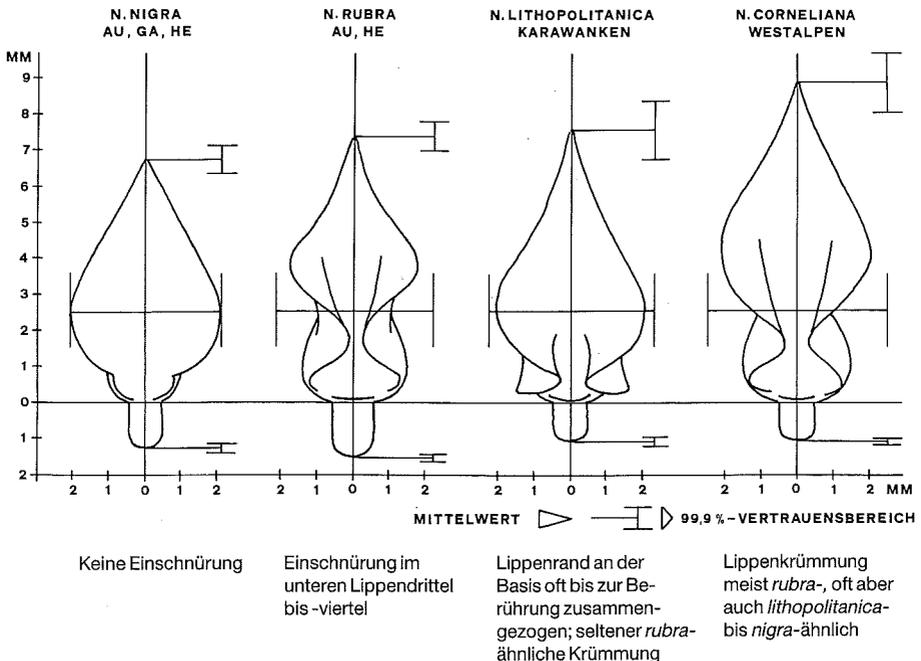


Abb. 3: Lippenformen, konstruiert aus den Stichproben-Mittelwerten

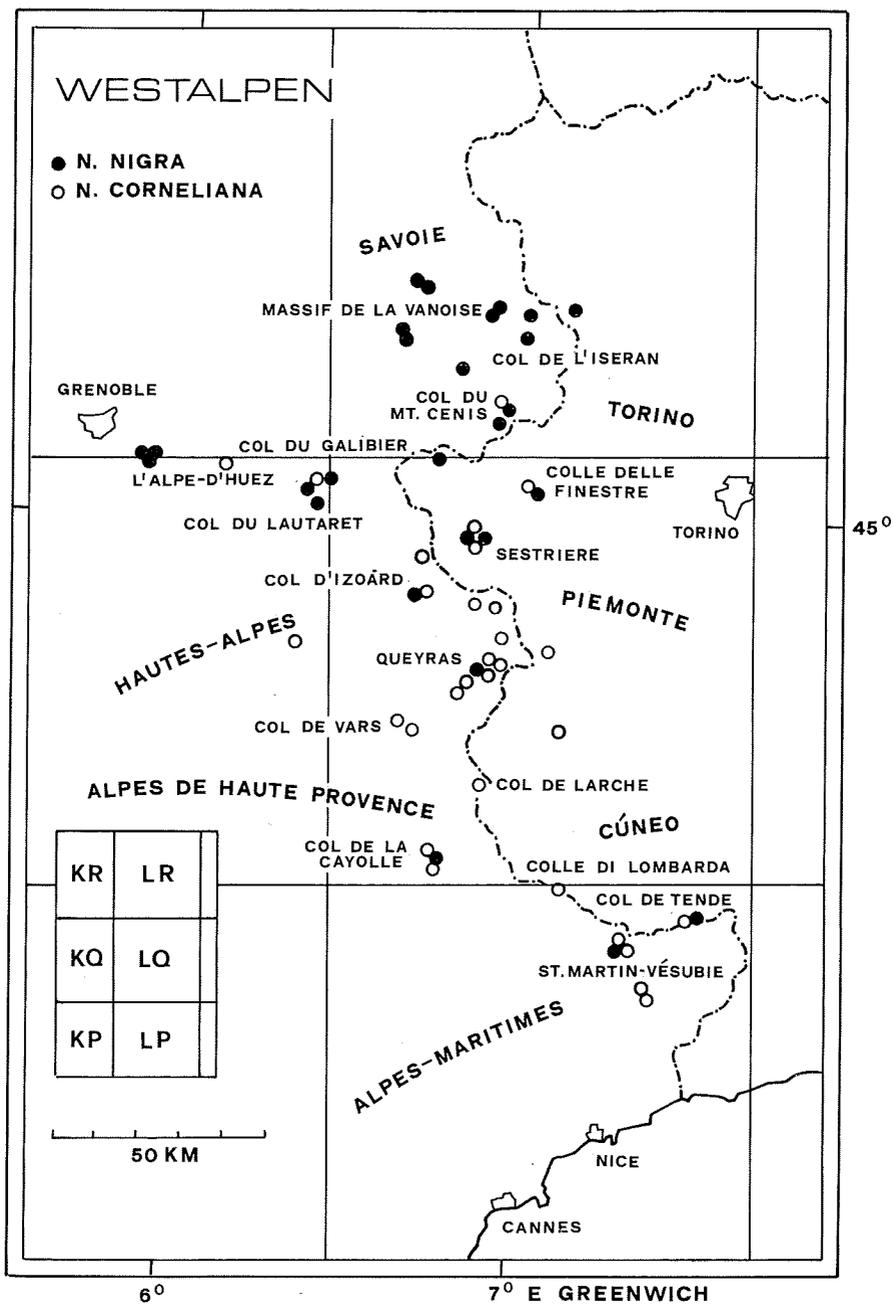


Abb. 4: Fundorte von *N. corneliana* und *N. nigra* in den Westalpen

den. Als ausgesprochene Gebirgspflanze tritt *D. cruenta* in der Regel erst oberhalb 1700 m Meereshöhe auf und ist an Kalk oder Dolomit gebunden.

In Schweden und Norwegen weist *D. cruenta* eine bedeutend größere Standortamplitude auf, sie besiedelt beweidete Grasmoore, Heide-, Torfmoos- und Waldmoore und steigt hinunter bis auf Meereshöhe. Sie ist oft mit *D. incarnata* vergesellschaftet; hybride Zwischenformen, die sich durch einen schlankeren Wuchs und etwas schmalere Blätter kennzeichnen, sind darum recht häufig. Das schlägt auch auf die Sippendifferenz durch: Die skandinavische *cruenta* steht der *incarnata* etwas näher als die alpine (Tabelle 4).

Tabelle 4: Sippendifferenzen bei *Dactylorhiza*

Verglichene Sippen	Maß-Differenz	Verhältnis-Differenz	Gesamt-Differenz
skandinavische <i>D. cruenta</i> – alpine <i>D. cruenta</i>	5	8	13
– <i>D. incarnata</i>	10	7	17
alpine <i>D. cruenta</i> – <i>D. incarnata</i>	14	10	24
<i>D. fuchsii</i> – <i>D. maculata</i>	23	22	45
<i>D. russowii</i> – <i>D. traunsteineri</i>	15	8	23
schwedische <i>D. lapponica</i> – norwegische <i>D. lapponica</i>	10	12	22
– alpine <i>D. lapponica</i>	19	6	25
– <i>D. maculata</i>	22	15	37
– <i>D. majalis</i>	43	16	59
– <i>D. russowii</i>	11	11	22
norwegische <i>D. lapponica</i> – alpine <i>D. lapponica</i>	17	8	25
– <i>D. cruenta</i>	25	12	37
– <i>D. maculata</i>	31	27	58
– <i>D. majalis</i>	51	14	65
– <i>D. russowii</i>	21	25	46

2. *D. fuchsii* (Druce) Soó und *D. maculata* (L.) Soó

Im Gegensatz zum Alpenraum ist in Skandinavien eine Unterscheidung der beiden Taxa sehr wohl möglich. Auf Kalk, auf trockenen bis mäßig feuchten Böden und in Wäldern finden wir typische *D. fuchsii* mit zungenförmigen unteren Laubblättern, tief gespaltener Lippe mit dem an der Basis breiten, ± vorgezogenen Mittellappen; im nassen, sauren Substrat, in Heide- und Torfmoosmooren aber einwandfreie *D. maculata* mit schmalen, linealischen unteren Laubblättern und schwach gelappter Lippe mit dem kleinen, kurzen, gegenüber den Seitenlappen oft zurückversetzten Mittellappen. In Zwischenbiotopen treten hybridogene Formen häufig auf.

Im Alpengebiet hingegen scheint *D. maculata* in charakteristischer Ausprägung und populationsbildend zu fehlen.

Die Sippendifferenz zwischen *D. fuchsii* und skandinavischer *D. maculata* ist so respektabel, daß für beide Taxa der Artrang gerechtfertigt ist (Tabelle 4), besonders auch im Hinblick auf die ebenfalls deutlichen qualitativen Unterschiede.

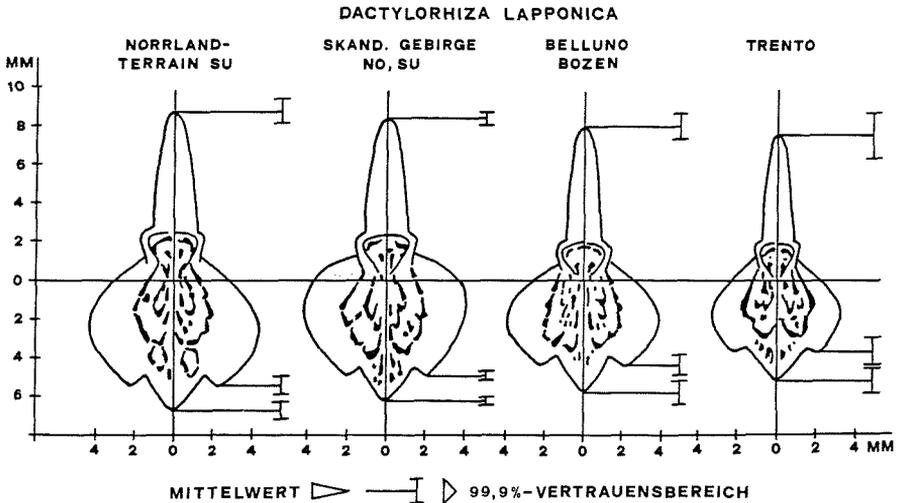


Abb. 7: Lippen- und Spornformen bei *D. laponica*, konstruiert aus den Stichproben-Mittelwerten; Lippenzeichnungen nach Blütenanalysen. (No: Norwegen, Su: Schweden)

3. *D. traunsteineri*-Aggregat: *D. russowii* (Klinge) J. Holub (incl. var. *curvifolia* [NYL.] Norrlin)

In den küstennahen Mooren zwischen Gävle und Sundsvall in Schweden gibt es individuenreiche *Dactylorhiza*-Populationen, die der *D. traunsteineri* vom locus classicus bei Kitzbühel in den österreichischen Alpen sehr nahe kommen. Die Unterschiede liegen vor allem im qualitativen Bereich: Die gefleckten oder ungefleckten Blätter stehen vom dickeren Stengel ab und sind oft sichelförmig abwärtsgebogen, der Blütenstand ist ausgesprochen kegelförmig und dichtblütig, und die Blütenfarbe spielt ins Rot: Alles Merkmale, die für *D. russowii* und deren Varietät *curvifolia* sprechen. Die geringfügige Sippendifferenz zwischen *D. russowii* und *D. traunsteineri* belegt die nahe Verwandtschaft (Tabelle 4).

4. *D. laponica* (Laest. ex Rchb. fil.) Soó*) und *D. pseudocordigera* (Neuman) Soó

D. laponica wird als grazile Pflanze mit schmalen Blättern, mit kleinen Blüten, breiter Lippe mit kurzem Mittellappen beschrieben; ihr Vorkommen soll sich auf Nordskandinavien beschränken. *D. pseudocordigera* gilt als robustere Pflanze mit breiten Blättern, größeren Blüten, schmaler Lippe mit langem, vorgezogenem Mittellappen; als Areal wird die Region des skandinavischen Gebirges in Mittelschweden und Norwegen bezeichnet (LID 1979, LANDWEHR 1977) (vgl. Farbtabelle 1/Abb. 3 und 4).

Umfangreiches Stichprobenmaterial, das sowohl aus dem genannten *D. laponica*- als auch dem *D. pseudocordigera*-Areal stammt, wurde im Hinblick auf eine Sippendiskriminanz analysiert. Ferner wurden Vergleiche mit weiteren, auch kritischen *Dactylorhiza*-Arten aus Skandinavien und den Alpen angestellt (Abb. 7).

*) Über die korrekte Bezeichnung „*D. laponica* (Laest. ex Rchb. fil.) Soó oder *D. laponica* (Laest. ex Hartman) Soó“ gehen die Meinungen auseinander.

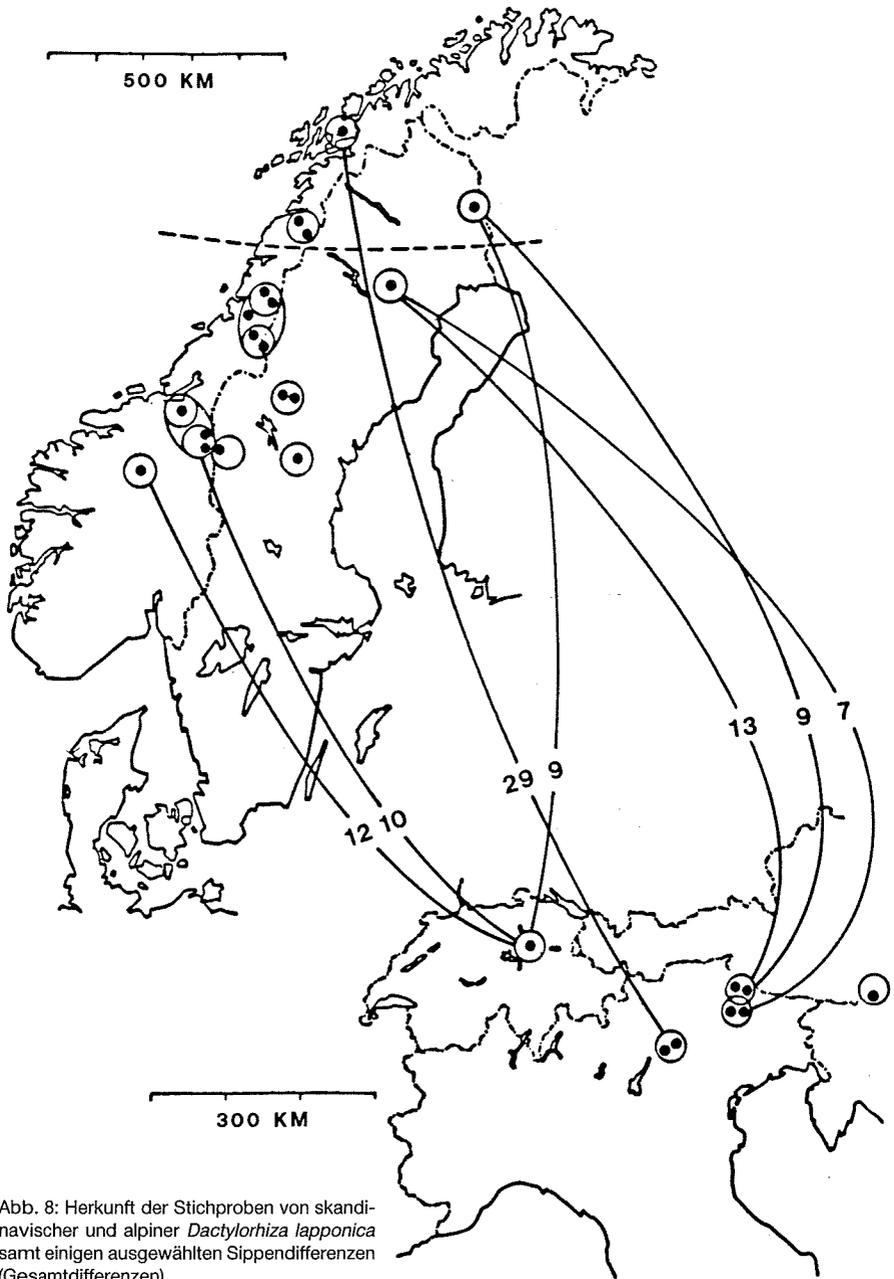


Abb. 8: Herkunft der Stichproben von skandinavischer und alpiner *Dactylospiza lapponica* samt einigen ausgewählten Sippendifferenzen (Gesamtdifferenzen)

Tabelle 5: Arttypischer Merkmalskomplex von *Dactylorhiza lapponica*

-
- Vorkommen vorzugsweise in nährstoffreichen Mooren mit einem pH-Wert von 6–7, in den Alpen auch auf konkurrenzarmen Kalk- oder Dolomit-Schotterhängen.
 - Laubblätter 2–5 (in der Regel 3), schmal-breitlanzettlich, stark gefleckt, vom Stengel abstehend.
 - Alle Internodien relativ lang.
 - Stengel verhältnismäßig dick, im oberen Bereich oft violett überlaufen.
 - Blütenstand zylindrisch, ± locker- und armlütig.
 - Blüten dunkelviolett, seltener heller rotviolett, mittelgroß bis klein.
 - Lippen dreilappig bis ganzrandig-herzförmig.
-

Die Ergebnisse:

1. Die als wesentliche Unterscheidungskriterien angeführten *D. lapponica*- und *D. pseudocordigera*-Merkmale sind annähernd normal verteilt. Weder können die beiden Taxa innerhalb lokaler Populationen auseinandergehalten werden, noch ist es möglich, einzelne Populationen dem einen oder anderen Taxon zuzuordnen. Alle untersuchten skandinavischen Pflanzen gehören demnach zu ein und derselben Art, für welche das Epitheton *lapponica* zu verwenden ist, da dieses auf jeder Rangstufe die Priorität besitzt.
2. Die schwedischen Populationen im Norrland-Terrain zwischen der bottnischen Küstenregion und dem skandinavischen Gebirge scheinen von *D. russowii* und z. T. von *D. maculata* beeinflusst zu sein.
3. Gewisse, bislang übersehene oder nicht richtig interpretierte *Dactylorhiza*-Populationen aus den Dolomiten, den Karawanken und den schweizerischen Voralpen sind eindeutig *D. lapponica* zuzuordnen. Die Sippendifferenzen zwischen skandinavischen und alpinen *D. lapponica*-Stichproben sind z. T. außerordentlich klein (Abb. 8); die qualitativen Unterschiede sind unbedeutend.
4. Trotz der enormen Variabilität weist *D. lapponica* einen charakteristischen Merkmalskomplex auf, wie er keiner anderen Art eigen ist (Tabelle 5). Darum und auch in Anbetracht der z. T. erheblichen Sippendifferenzen zu anderen *Dactylorhiza*-Arten (Tabelle 4) sind wir der Meinung, daß der Artrang gerechtfertigt ist.

Literaturverzeichnis:

- BEAUVERD, G.: Le polymorphisme du *Nigritella nigra* (L.) Rchb. – Bull. Soc. Bot. Genève **17**: 335–338 (1925), erschienen 1926.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertoloniiiformis* O. & E. DANESCH. – Ber. Schweiz. Bot. Ges. **85** (1): 31–56, 1975.
- LANDWEHR, J.: Wilde Orchideeën van Europa. – Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland. 's-Graveland; 1977.
- LID, J.: Norsk og Svensk Flora. – Det Norske Samlaget; Oslo; 1979.
- REINHARD, H. R.: Skandinavische und alpine *Dactylorhiza*-Arten (Orchidaceae). – Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **17** (3): 321–496, 1985.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E.: Karyologie und Fortpflanzungsmodus von *Nigritella* (Orchidaceae – Orchideae), inkl. *N. archiducis-joannis* spec. nov. und zweier Neukombinationen. – Phytion (Austria) **25** (1): 147–176, 1985.

Peter Gözl, Burgstraße 140, CH-8408 Winterthur
 Hans R. Reinhard, Probsteistraße 77, CH-8051 Zürich

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: [39](#)

Autor(en)/Author(s): Gölz Peter, Reinhard Hans R.

Artikel/Article: [Statistische Untersuchungen an alpinen und skandinavischen Orchideen 36-47](#)