

---

## Nigritella: Gattung oder Untergattung?

Gewidmet dem Andenken an Dr. Robert Breiner 1932 - 2002

Wolfgang Wucherpfennig

### Zusammenfassung:

Die Gattungen *Nigritella* und *Gymnadenia* sind von BATEMAN et al. (1997) unter Berufung auf eine aus DNA-Sequenzen abgeleitete Phylogenie vereinigt worden, wobei die morphologischen Unterschiede weitgehend ignoriert wurden. In der vorliegenden Arbeit wird nach einem kurzen historischen Rückblick die taxonomische Tragweite einer DNA-Phylogenie kritisch betrachtet und 10 morphologische Unterschiede zwischen *Nigritella* und *Gymnadenia conopsea* herausgearbeitet. Bei Berücksichtigung aller 3 europäischen und 4 ostasiatischen *Gymnadenia*-Arten erweisen sich diese Unterschiede auf Gattungsniveau als konsistent. Bei Einbeziehung anderer Gattungen der europäischen *Orchidinae* zeigt sich überraschenderweise, dass bei allen 10 Merkmalen die *Gymnadenia*-Ausprägung die ursprüngliche und die *Nigritella*-Ausprägung eine abgeleitete Merkmalsform darstellt. Nach einer Diskussion des taxonomischen Gewichts der einzelnen Merkmale ist klar, dass die Morphologie eindeutig für getrennte Gattungen spricht. Zum gleichen Ergebnis führt die Auswertung der DNA-Sequenzdaten des trnL-Gens.

### Abstract:

In 1997 BATEMAN et al. sunk *Nigritella* in *Gymnadenia* on the basis of the ITS phylogeny, largely ignoring morphological facts. In this paper the taxonomic significance of DNA topologies is critically discussed, 10 morphological autapomorphies of *Nigritella* are established and their taxonomical meaning is estimated. It is shown that in *Nigritella* all 10 morphological features are in the derived character state. These facts demonstrate, equally as the molecular data of the trnL gene, that *Nigritella* should be retained as a genus of its own.

Diese Arbeit ist eine kritische Auseinandersetzung mit den Argumenten, mit denen PRIDGEON, BATEMAN und ihre Mitarbeiter (PRIDGEON et al. 1997; BATEMAN et al. 1997) die Vereinigung der Gattungen *Nigritella* und *Gymnadenia* begründet haben. Hier soll dagegen gezeigt werden, dass es viele Gründe für den Erhalt einer eigenen Gattung *Nigritella* gibt.

Seit langem bekannt und bis heute unbestritten ist dass die Gattungen *Gymnadenia* R. BROWN (1813) und *Nigritella* L. C. M. RICHARD (1817) eng verwandt sind. Der Feinbau der Säule ist bei beiden Gattungen recht ähnlich und vor allem die zahlreich auftretenden Hybriden sprechen für eine nahe Verwandtschaft. Die Diskussion entzündet sich an der Frage: wie eng ist diese Verwandtschaft, handelt es sich tatsächlich um zwei getrennte Gattungen oder vielleicht doch nur um zwei Untergattungen einer Gattung *Gymnadenia*?

Nach ersten Vorschlägen von REICHENBACH F. und BENTHAM & HOOKER zur Vereinigung beider machte 1889 RICHARD VON WETTSTEIN zum ersten Mal Nägel mit Köpfen und legte beide Gattungen zusammen mit der Begründung:

„Umsoweniger kann in diesem Falle eine Gattungsumgrenzung dadurch erfolgen, da auch an den Blüten von Arten, an deren Zugehörigkeit zu *Gymnadenia* man nie gezweifelt hat, wie z.B. *G. odoratissima* und *albida* die Blüten alle Zwischenstellungen zwischen der mit der Lippe nach abwärts und mit der Lippe nach aufwärts gerichteten Lage zeigen und da die Leichtigkeit einer Bastardirung zwischen *Nigritella* und *Gymnadenia* gleichfalls für ihre sehr grosse Verwandtschaft spricht.“

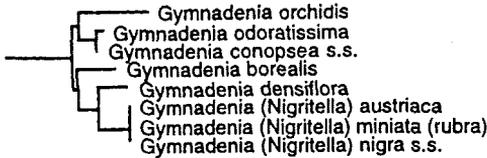
Worauf sich WETTSTEINS Argument mit der variablen Blütenstellung bei *Gymnadenia* und *Pseudorchis* bezieht, ist heute nicht mehr nachvollziehbar; möglicherweise hat er einmal eine teratologische Form mit nicht oder nicht vollständig resupinierten Blüten oder unerkannte *Nigritella*-Hybriden beobachtet und diese Beobachtung verallgemeinert. WETTSTEINS Argumente konnten sich nur kurze Zeit durchsetzen. SCHULZE (1894) folgte ihm noch, aber seit ASCHERSON & GRAEBNER (1905-07) hielten alle späteren Autoren beide Gattungen wieder getrennt. Rund hundert Jahre später wurde das Thema plötzlich wieder aktuell, als nach den Ergebnissen einer breit angelegten molekularbiologischen Studie (PRIDGEON et al. 1997) durch BATEMAN et al. (1997) *Nigritella* wieder mit *Gymnadenia* vereinigt wurde. In den folgenden Jahren bis heute sind die meisten Autoren diesem Vorgehen gefolgt, nur sehr vereinzelt erhoben sich Stimmen für den Erhalt einer eigenen Gattung *Nigritella* (WUCHERPFENNIG 1999; HEDRÉN et al. 2000).

Im folgenden sollen als erstes die in PRIDGEON et al. (1997) und BATEMAN et al. (1997) angeführten Argumente für eine Vereinigung beider Gattungen kritisch beleuchtet werden und als zweites Fakten präsentiert werden, die für den Erhalt einer eigenen Gattung *Nigritella* sprechen.

Nichts hat die traditionell auf morphologisch-anatomischer Grundlage aufgebaute biologische Systematik in den letzten 100 Jahren so revolutioniert wie die Molekularbiologie, vor allem in Form der Auswertung von DNA-Sequenzen. Das hat dazu geführt, dass auf dieser Methode basierende Argumente ein übergroßes Gewicht besitzen und daraus resultierende Entscheidungen kaum hinterfragt werden. Ausgangspunkt der Debatte ist die von PRIDGEON et al. (1997) publizierte und später von BATEMAN (2001) erweiterte „Phylogenie“ der Subtribus *Orchidinae* bzw. Tribus *Orchideae*. Untersucht wurde für jede Art ein bestimmtes Stück des Genoms, der ITS (internal transcribed spacer) der im Zellkern befindlichen ribosomalen DNA, der auch in vielen anderen Pflanzengruppen für derartige Zwecke benutzt wird. Die Ähnlichkeit der artspezifischen DNA-Sequenzen wird vom Computer in Baumform

dargestellt, wobei die Bezeichnung „Phylogenie“ für diese Darstellung zum Ausdruck bringt, dass die Topologie (die Anordnung der Verzweigungen und Verknüpfungen) die gleiche sein sollte wie im echten Stammbaum. Korrekter weil interpretationsfrei ist die ebenfalls benutzte Bezeichnung „ITS-Topologie“.

In Abb. 1 ist ein Ausschnitt aus der von BATEMAN (2001) veröffentlichten ITS-Topologie abgebildet. Man erkennt, dass die 3 *Nigritella*-Arten ein Seitenzweig des aus



5 Arten bestehenden *Gymnadenia*-Astes sind; eine Abtrennung von *Nigritella* würde *Gymnadenia* paraphyletisch machen oder, anders gesagt, dem *Gymnadenia*-Ast würde dann ein Seitenzweig fehlen. Und paraphyletische Sippen sind verboten, punktum.

Abb. 1: Ausschnitt aus der ITS-Topologie der Orchideae (aus BATEMAN 2001).

An dieser Stelle sind einige Bemerkungen und Zitate angebracht.

1. Das „Verbot“ paraphyletischer Sippen bezieht sich auf echte Stammbäume, also eine grafische Darstellung der Evolution der Sippen mit allen vorangehenden und ausgestorbenen Taxa. Eine DNA-Topologie ist dagegen das einfachste und plausibelste („most parsimonious“) von sehr vielen verschiedenen vom Computer erzeugten Modellen für die Evolution des entsprechenden DNA-Abschnitts, von dem die Erzeuger hoffen bzw. überzeugt sind, dass es dem echten Stammbaum nahe kommt. Dabei muss man erstens bedenken, dass verschiedene DNA-Abschnitte verschiedene Topologien („Phylogenien“) ergeben werden (daher die korrekte Bezeichnung ITS-Topologie) und zweitens, dass die ermittelte Topologie offenbar von der Größe des Datensatzes abhängt: Während bei PRIDGEON et al. (1997, S. 95) *Pseudorchis* noch am Grund des *Platanthera*-Astes steht, führt eine Verdoppelung der Zahl der untersuchten Arten bei BATEMAN (2001, S. 118) dazu, dass *Pseudorchis* an den Grund des *Dactylorhiza/Gymnadenia*-Astes wandert. Mit einem Wort, die Topologie der ITS- (oder irgendeiner anderen DNA-) „Phylogenie“ ist nicht die gleiche wie die des echten Stammbaums, sondern nur die derzeit beste Annäherung daran (BATEMAN 2001, S. 81).
2. „Die meisten (aber nicht alle) Phylogenetiker erkennen paraphyletische Gruppen nicht formal an“ (BATEMAN 2001, S. 59).  
An diesem Satz sind zwei Punkte bemerkenswert. Erstens die Einschränkung „nicht alle“, zum zweiten der Bezug auf „Phylogenetiker“; Taxonomen, um deren Arbeit es ja eigentlich geht, sind offenbar bei der Bewertung phylogenetischer Argumente zurückhaltender.
3. „Die Diskussion der wichtigsten Konzepte...zeigt...dass insbesondere entwicklungs-geschichtliche und taxonomische Fragestellungen durch eine kombinierte

Anwendung molekularer und morphologischer Methoden erfolgreich geklärt werden können“ (BATEMAN 2001, S. 33).

Zu ergänzen ist das taxonomische Arsenal, wie BATEMAN an anderen Stellen wiederholt betont, noch durch möglichst viele andere Methoden wie z.B. biochemischer, chemischer und zytologischer Art.

Wie sieht nun bei BATEMAN und PRIDGEON die kombinierte Anwendung aus?

„*Nigritella* ... unterscheidet sich von *Gymnadenia conopsea* im wesentlichen durch den Besitz nicht-resupinierter Blüten. Die Chromosomenzahl sowohl von *Gymnadenia* wie von *Nigritella* ist  $2n = 40$ , obwohl es bei beiden tetraploide Vertreter gibt. Andere Blütenmerkmale, die angeblich *Nigritella* auszeichnen, können bei *Gymnadenia* beobachtet werden und umgekehrt. Obwohl das dorsale Sepalum und die Petalen bei *N. nigra* sich nicht zu einem Helm zusammenneigen wie bei den *Gymnadenia*-Arten, besitzt *N. archiducis-joannis* TEPPNER & KLEIN einen Helm (DELFORGE 1995). Kurz, die Beweise der Analyse der Kern-DNA, der Zytologie und das Fehlen von überzeugenden morphologischen Synapomorphien (DELFORGE 1995) zeigen alle, dass *Nigritella* unter *Gymnadenia* synonymisiert werden sollte“ (PRIDGEON et al. 1997, S. 101).

An diesem Text ist nahezu alles falsch, was falsch sein kann:

1. Ob sich der Unterschied zwischen *Nigritella* und *Gymnadenia* „im wesentlichen“ auf den Besitz nichtresupinierter Blüten beschränkt, darüber kann sich der Leser weiter unten selbst seine Meinung bilden.
2. Die Chromosomenzahl sagt überhaupt nichts aus, weder pro noch contra, denn  $2n = 40$  und Polyploidie ist ebenso ein Kennzeichen der nächstverwandten Gattung *Dactylorhiza*. Mit anderen Worten, die zytologischen Merkmale sind nur dann ein Argument, wenn es darum geht, die *Orchidinae* mit gefingerten Knollen (*Dactylorhiza* + *Coeloglossum* + *Gymnadenia* + *Nigritella*) insgesamt gegenüber dem ganzen Rest abzusetzen.
3. Welche angeblich *Nigritella*-spezifischen Blütenmerkmale auch bei *Gymnadenia* auftreten sollen und umgekehrt, bleibt das Geheimnis der Autoren; ich zumindest kenne keine und warte begierig auf Aufklärung.
4. Der angebliche Helm bei *Nigritella archiducis-joannis* ist ein groteskes Missverständnis, wie jeder weiß, der die Pflanze einmal gesehen hat. Alle Sepalen und Petalen sind *Nigritella*-typisch abgespreizt, bei den untersten Blüten sogar noch etwas stärker als z.B. bei *N. widderi*. Der unverkennbare Blütenaspekt von *N. archiducis-joannis* entsteht vielmehr durch die bis zur Spitze (d.h. auch im vorderen Teil) eng eingerollte Lippe.
5. Und was das „Fehlen von überzeugenden morphologischen Synapomorphien (DELFORGE 1995)“ angeht, in der französischen Originalausgabe von DELFORGE liest man auf S. 125 über die Gattung *Nigritella*:

„Ziemlich nahe bei *Dactylorhiza*, sehr nahe bei *Gymnadenia*, von der sie sich im wesentlichen unterscheidet durch die Tracht, den ausgebreiteten Perianth, die Stellung der Lippe und die primitiveren Merkmale der chemischen Struktur der Farbstoffe...“

Der kritische Leser gewinnt den Eindruck, dass bei PRIDGEON et al. (1997) alle nicht zur ITS-Topologie passenden Ergebnisse entweder falsch interpretiert oder einfach ignoriert werden. Drei Monate später klingt es bei BATEMAN et al. (1997, S. 130) schon etwas differenzierter:

„Der minimale Unterschied im ITS kontrastiert zu den auffallenden morphologischen Unterschieden, dem ungeteilten konkaven Labellum von „*Nigritella*“, der Sporn ist viel kürzer als bei *G. conopsea* und die Blüten sind nicht resupiniert...“

Auch hier hat man den Eindruck (ebenso wie an gleicher Stelle bei der Aufwertung von *Gymnadenia conopsea* ssp. *borealis* zur Art trotz minimaler morphologischer Unterschiede), dass die taxonomische Entscheidung der Autoren ausschließlich durch die ITS-Topologie bestimmt wird.

### **Welche morphologischen Merkmale unterscheiden *Nigritella* von *Gymnadenia*?**

In eine derartige Untersuchung sollten möglichst alle Taxa einbezogen werden. Von *Nigritella* kenne ich außer *N. nigra* s.str. und *N. carpatica* alle Arten aus eigener Anschauung und kann auf ein umfangreiches Fotoarchiv einschließlich Makroaufnahmen zurückgreifen. Die Gattung ist gegenüber *Gymnadenia* morphologisch sehr einheitlich, zwischen den Arten gibt es (abgesehen von der Blütenfärbung) im wesentlichen nur in dem Ausmaß der Einrollung und Einschnürung der Lippe deutliche Unterschiede. Bei *Gymnadenia* beschränkt sich die eigene Kenntnis auf die drei europäischen Arten; daher wurde versucht, für die asiatischen Arten möglichst viel Literatur auszuwerten.

Der folgende Merkmalsvergleich erfolgt in drei Stufen. In der ersten Stufe werden *Nigritella* und *Gymnadenia conopsea* einander gegenüber gestellt, in der zweiten Stufe werden alle anderen *Gymnadenia*-Arten einbezogen und in der dritten schließlich als Außengruppe andere Gattungen der *Orchidinae*.

Ein Teil der *Nigritella* von *Gymnadenia conopsea* differenzierenden Merkmale lässt sich am einfachsten an Hand der Abbildungen bei KELLER & SCHLECHTER (1928) klären (Abb. 2), andere sind bekannt bzw. lassen sich an Hand beliebiger Fotos verifizieren, Tab. 1.

TAFEL 28

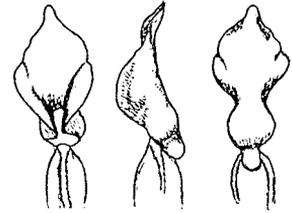
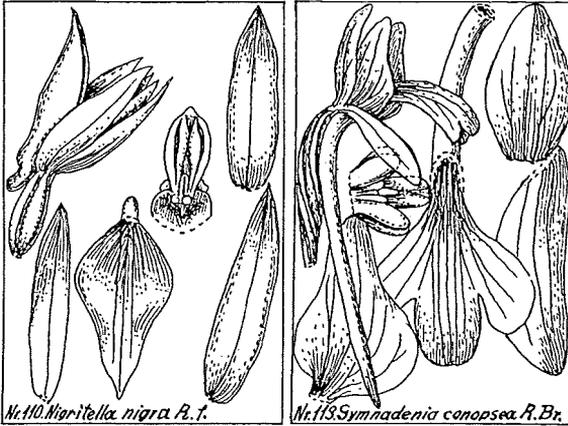
Abb. 3: *Nigritella cenisia*, Lippe

Abb. 2: aus KELLER &amp; SCHLECHTER (1928), verändert.

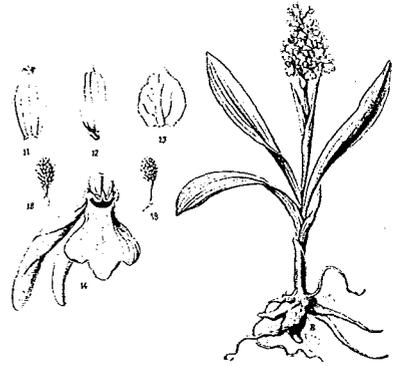
Merkmale	<i>Nigritella</i> (alle Arten) = N	<i>Gymnadenia conopsea</i> = G
1: Blätter:	zahlreich, linealisch, weitgehend grundständig	weniger, lanzettlich, am Stängel verteilt
2: Blütenstand:	kurz (kugelig bis eiförmig), sehr dicht	lang (zylindrisch), lockerer
3: Resupination:	nicht resupiniert: Lippe oben	resupiniert: Lippe unten
4: Sepalen:	länglich-lanzettlich, spitz	eiförmig, stumpf
5: Petalen:	linealisch, spitz	breit schief eiförmig
6: Lippe:	1,5 – 2 mal so lang wie breit, ungeteilt, spitz	etwa so lang wie breit, dreilappig, stumpf
7: Sporn:	viel kürzer als die Lippe (ca. 20% der Lippenlänge)	(sehr viel) länger als die Lippe
8: Fruchtknoten:	kurz: kürzer als Sepalen	lang: länger als Sepalen
9: Haltung der Sepalen und Petalen (Helm):	alle gleichmäßig flach ausgebreitet <sup>1)</sup>	seitliche Sepalen waagrecht ausgebreitet, mittleres mit den Petalen einen Helm bildend
10: Lippenplatte:	an der Basis ± nach oben eingerollt und in der Mitte ± eingeschnürt (vgl. Abb. 3)	flach ausgebreitet

Tab. 1: Morphologische Unterschiede zwischen *Nigritella* und *Gymnadenia conopsea*.<sup>1)</sup> Bezieht sich auf die untersten Blüten.



图 379 阔唇手参 *Gymnadenia orchidis* Lindl.: 1. 全株, 2. 花, 3. 中萼片, 4. 萼, 5. 花瓣, 6. 唇瓣, 7. 蕊柱与雌蕊部; 4—7. 阔唇手参 *G. orchidis* Lindl. 1. 全株, 2. 花, 3. 中萼片, 4. 萼, 5. 花瓣, 6. 唇瓣, 7. 蕊柱与雌蕊部; 4—7. 阔唇手参 *G. orchidis* Lindl. 1. 全株, 2. 花, 3. 中萼片, 4. 萼, 5. 花瓣, 6. 唇瓣, 7. 蕊柱与雌蕊部; (张泰利绘)

Abb. 4: *Gymnadenia orchidis* (1-3) aus Flora Reipublicae Popularis Sinicae Bd. 17 (1999)



*Gymnadenia crassinervis* nov. sp.

Abb. 5: *Gymnadenia crassinervis* aus FINET (1901), verändert.

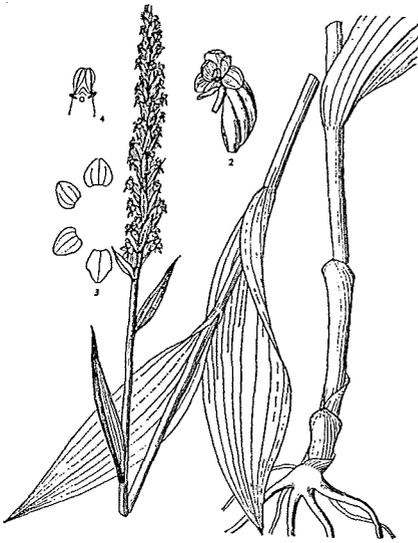


图 378 角距手参 *Gymnadenia bicornis* Tang et K. Y. Lang: 1. 全株, 2. 花, 3. 花被片各部解剖图, 4. 蕊柱。(张泰利绘)

Abb. 6: *Gymnadenia bicornis* aus Flora Xizanica (1987)

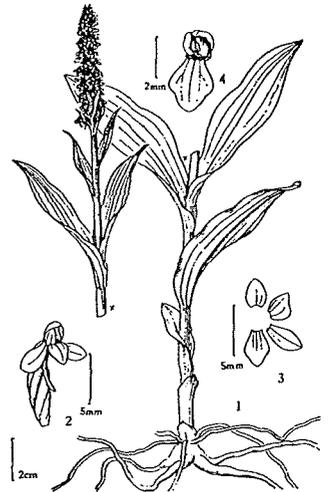


图 1 峨眉手参 *Gymnadenia emeiensis* K. Y. Lang

1. 全株; 2. 花; 3. 花被片各部; 4. 蕊柱与唇瓣。  
(张泰利绘)

Abb. 7: *Gymnadenia emeiensis* aus LANG (1982)

	Blätter	Bltst.	Resup.	Sepal.	Petal.	Lippe	Sporn	Frkn.	Helm	Li.-plt.
<i>Nigritella</i> (alle) Europa	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N
<i>G. conopsea</i> (L.) R. BR. W-Europa bis Japan	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G
<i>G. odoratissima</i> (L.) L.C.M. RICH. Mitteleuropa	I	G	G	G	G	G	G	G	G	G
<i>G. frivaldii</i> HAMPE ex GRISEBACH Europa: Balkan	G	G	I-G	G	G	G	I	G	I-G	I-G
<i>G. orchidis</i> LINDL. (1, 2, 3, 4) Kaschmir bis M-China	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G
<i>G. crassinervis</i> FINET (3, 5) China: Yunnan, Xizang (Tibet)	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G
<i>G. bicornis</i> TANG & K. Y. LANG (4, 6) China: Xizang (Tibet)	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G
<i>G. emeiensis</i> K. Y. LANG (7) China: Sichuan	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G

Tab. 2: Morphologische Merkmale der *Gymnadenia*-Arten im Vergleich zu *Nigritella*. Art und Ausprägung der Merkmale sind die der Tab. 1:

N = wie *Nigritella*, G = wie *Gymnadenia conopsea*, I = intermediär.

Benutzte Literatur und Abbildungen der asiatischen Arten: (1): YANG et al. (1998); (2): CHEN et al. (1999); (3): LANG et al. (1999); (4): Flora Xizanica (1987); (5): FINET (1901); (6): LANG & Tsi (1978); (7): LANG (1982);

In der Tab. 2 wird der Merkmalsvergleich auf alle *Gymnadenia*-Arten ausgeweitet (vgl. Abb. 4 – 7 und Farbtafel IIIa/b). Es zeigt sich, dass die Merkmalsunterschiede zu *Nigritella* bei 6 der 7 untersuchten Arten konsistent sind, lediglich bei *Gymnadenia frivaldii* erkennt man mehrfach eine Merkmalsausprägung in Richtung *Nigritella*. So sind die Blüten oft statt um volle 180° nur um kleinere Werte bis herab zu 130° resupiniert, die Spitzen des mittleren Sepals und der Petalen spreizen ab und die Lippenbasis ist deutlich konkav, doch ist nur die Spornlänge mit ca. 50% der Lippenlänge wirklich intermediär. Insgesamt gesehen ist *frivaldii* aber eine eindeutige *Gymnadenia* und keine Übergangsform zu *Nigritella*, sie steht nur vermutlich der gemeinsamen Wurzel beider Gattungen nahe.

Nach den Daten der Tab. 2 sind *Nigritella* und *Gymnadenia* morphologisch durch eine ganze Reihe von Merkmalen eindeutig getrennt. Ganz wesentlich ist dabei, dass es keinerlei Zwischenformen gibt; für jede einzelne *Gymnadenia*- bzw. *Nigritella*-Art ist die Gattungszugehörigkeit völlig eindeutig. Aber: welches Gewicht und welche Bedeutung haben diese Merkmalsunterschiede?

Zur Klärung dieser Frage betrachten wir die Ausprägung dieser Merkmale in anderen Gattungen der europäischen *Orchidinae*, beginnend mit der nächstverwandten *Dactylorhiza*, die zusammen mit *Nigritella* und *Gymnadenia* die Gruppe der „fingerwurzlichen“ Orchideen („*Dactylorhiza*-clade“) bildet, über die fernerstehenden *Pseudorchis* und *Platanthera* bis zu den weit entfernten rundknolligen *Orchis* (im alten Sinne = s.l.): Tabelle 3.

	<i>Nigritella</i>	<i>Gymnadenia</i>	<i>Dactylorhiza</i>	<i>Pseudorchis</i>	<i>Platanthera</i>	<i>Orchis</i>
1: Blätter:	N	G	G(N <sup>1</sup> )	G	G-X	X
2: Blütenstand:	N	G	G	G	G	G(N <sup>2</sup> )
3: Resupination:	N	G	G	G	G	G
4: Sepalen:	N	G	G(-I)	G	G	G
5: Petalen:	N	G	G	G	X	G
6: Lippe:	N	G	G-X	G	X	G-X
7: Spornlänge:	N	G	G	I	G	G-I
8: Fruchtknoten:	N	G	G	G	G	G
9: Helm:	N	G	G	G	G	G
10: Lippenplatte:	N	G	G	G	G	G

Tab. 3: Verbreitung der differenzierenden Merkmale bei anderen Gattungen der *Orchidinae*.

Art und Ausprägung der Merkmale sind die der Tab. 1:

N = wie *Nigritella*, G = wie *Gymnadenia*, I = intermediär, X = andere Merkmalsausprägung.

<sup>1)</sup>: bei *Dactylorhiza romana* und *D. markusii*. <sup>2)</sup>: bei *Orchis (Neotinea) tridentata*.

Dabei muss allerdings für das Merkmal 9: „Helm“ die *Gymnadenia*(G)-Ausprägung etwas geändert werden: die waagrecht abspreizenden seitlichen Sepalen sind ein spezifisches *Gymnadenia*-Merkmal, eine der wenigen Autapomorphien dieser Gattung. Beim Vergleich mit den anderen Gattungen in der Tabelle 3 ändert sich die G-Ausprägung zu: „Petalen, ± mit Beteiligung des mittleren Sepals, einen Helm bildend“.

Wie die Tabelle 3 überzeugend zeigt, gehören alle *Gymnadenia*-typischen Merkmalsausprägungen zum gemeinsamen alten Grundstock der *Orchidinae*, es sind Synapomorphien für diese Subtribus. Das heißt aber auch, dass demgegenüber alle *Nigritella*-Merkmale Neuerwerbungen (Autapomorphien) sind. So ergibt sich überraschenderweise und im Gegensatz zu öfter geäußerten Ansichten (z.B. STRACK et al. 1991; VÖTH 2000), dass *Gymnadenia* die ursprünglichere und *Nigritella* die stärker abgeleitete („fortschrittlichere“) Gattung ist.

### **Welche taxonomische Bedeutung haben die einzelnen Merkmale?**

Die einzelnen Autapomorphien haben sicher ein durchaus unterschiedliches taxonomisches Gewicht.

### **Der Habitus (Merkmale 1, 2)**

Die habituellen Merkmale (niedriger Wuchs, grundständige grasartige Blätter, kurzer und sehr dichter Blütenstand) wären jedes für sich genommen taxonomisch belanglos, aber ihre Kombination ergibt einen Habitus, der nicht nur unter den europäischen Orchideen einmalig und unverwechselbar ist, sondern auch unter denen der gesamten extratropischen Nordhalbkugel: *Nigritella* hat einen gattungsspezifischen Habitus, während *Gymnadenia* sich im Habitus nicht von vielen anderen *Orchidinae* wie *Dactylorhiza*, *Coeloglossum*, *Neolindleya* und vielen *Platanthera*-Arten unterscheidet.

### **Die Resupination und die Blütenblätter (Merkmale 3-6, 9, 10)**

Dem Ausbleiben der Resupination wird traditionell nur wenig Gewicht beigemessen, oft wird sie zum Atavismus erklärt. Der Grund dafür ist sicher, dass Nichtresupination für alle einkeimblättrigen Pflanzen ein ursprüngliches („primitives“) Merkmal ist, das bei resupinierten Orchideenarten als gelegentliche Missbildung auftreten kann. Andererseits gibt es unter den Orchideen eine Reihe von Arten und Gattungen, deren Blüten immer nichtresupiniert oder sogar hyperresupiniert (um 360° gedreht) sind. Dabei muss man zwei Kategorien unterscheiden.

In der ersten Kategorie, die ich „folgenlose Nichtresupination“ nennen möchte, sind an den Blüten der betreffenden Arten oder Gattungen verglichen mit ihren resupinierten nächsten Verwandten keine wesentlichen morphologischen und funktionellen Änderungen erkennbar: die Nichtresupination hat keine weiteren Folgen. In diese Kategorie fallen vor allem Gattungen, die sowohl resupinierte als auch nichtresupinierte Arten enthalten. Einige Beispiele aus den Tropen sind:

*Prosthechea* (syn. *Hormidium*, *Encyclia* p.pt. und *Epidendrum* p.pt.), vgl. z.B. *Prosthechea vitellina* (res.) mit *P. vespa* (nichtres.), *Epidendrum* s.str., vgl. z.B. *Epidendrum schomburgkii* (res.) mit *E. cinnabarinum* (nichtres.), *Catasetum*, eine Gattung mit eingeschlechtlichen Blüten, bei der die weiblichen Blüten immer und bei einigen Arten (z.B. *Catasetum macrocarpum* und *C. planiceps*) auch die männlichen nichtresupiniert sind.

Abbildungen der genannten Arten findet man in vielen Büchern, z.B. bei SPRUNGER (1991).

Ein weiteres Beispiel für diese Kategorie ist *Malaxis monophyllos*; während die eurosibirische subsp. *monophyllos* um 360° hyperresupinierte Blüten hat mit nach oben stehender Lippe, sind die Blüten der nordamerikanischen subsp. *brachypoda* (Abb. 8) um 180° resupiniert mit der Lippe nach unten (LUER 1975; CORRELL 1978).



Abb. 8: *Malaxis monophyllos* subsp. *brachypoda*. Aus CORRELL (1978), verändert.

Die „folgenlose Nichtresupination“ zeigt ebenso wie die gelegentlich als Missbildung auftretenden nichtresupinierten Blüten von ansonsten normalem Bau, dass die Resupination von einem Gen kontrolliert wird, das nur die Resupination und keine weiteren Blütenmerkmale steuert. Damit ist auch die Spekulation von BATEMAN (2001, S. 84) über eine sprungweise Entstehung („saltational origin“) von *Nigritella* aus *Gymnadenia* durch Mutation eines einzigen Gens hinfällig. Bei der Herausbildung der Nigritellen aus den Vorläufern der heutigen Gymnadenien müssen mehrere Gene beteiligt gewesen sein.

In der zweiten Kategorie, hier „folgenreiche Nichtresupination“ genannt, ist die Änderung der Blütenstellung verknüpft mit grundlegenden Änderungen der Morphologie und Funktion einzelner Blütenelemente. Ein Beispiel ist die Gattung *Satyrium*,



Abb. 9: *Satyrium carsonii*. Aus POPE (1995), verändert

nach neuesten Untersuchungen nächster Verwandter der Subtriben *Orchidinae* + *Habenariinae* (DOUZERY et al. 1999). Bei *Satyrium* sind die Sepalen und Petalen einander ähnlich, unscheinbar und hängen herab, während die große und auffällende Lippe helmförmig gewölbt die Säule überdacht, vgl. Abb. 9. Abgesehen von der Tatsache, dass bei *Satyrium* die Lippe zwei Sporne hat, ist die Form und Funktion der Blütenblätter sehr ähnlich der von *Nigritella*. Nicht nur bei den *Orchidinae* der Tab. 3, sondern in der ganzen Unterfamilie *Orchidoideae* (Subtriben *Orchidinae*, *Habenariinae*, *Disinae*, *Coryciinae* und *Disperidinae*) ist die Bildung eines Helms aus den Petalen mit wechselnder Beteiligung der Sepalen ein gemeinsames Merkmal (Synapomorphie), *Satyrium* (Subtribus *Satyriinae*) und *Nigritella* sind die große Ausnahme. Zur Vermeidung möglicher Missverständnisse muss darauf hingewiesen werden, dass die Gemeinsamkeiten von *Nigritella* und *Satyrium* sich auf Form und Funktion der Tepalen beschränken, der Bau der Säule z.B. ist bei beiden Gattungen sehr verschieden.

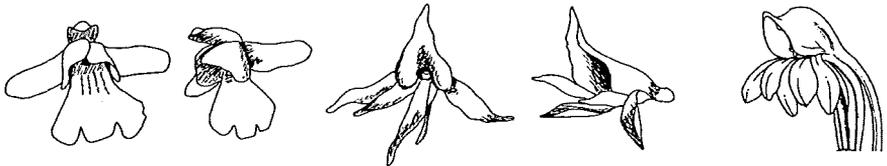


Abb. 10: *Gymnadenia conopsea*

*Nigritella austriaca*

*Satyrium bicorne* (Aus LINDNER & KURZWEIL 1999, verändert)

Wahrscheinlich hat der Helm der *Orchidoideae* die Funktion eines Schutzdachs für die Säule, während die übrigen Blütenteile vornehmlich als Schauapparat und ggf. als Landeplatz für den Bestäuber fungieren. Bei *Nigritella* übernimmt die am Grund eingerollte Lippe diese Schutzdach-Funktion. Aber welche Funktion der Sepal/Petal-Helm auch haben mag, es wird deutlich dass bei *Satyrium* und *Nigritella* das Ausbleiben der Resupination mit einer konsistenten Änderung der Form und einem Tausch der Funktionalität von Sepal/Petal-Helm und Lippe verknüpft ist: Abb. 10.

## Die *Nigritella*-spezifischen Ausprägungen der Merkmale

- 3: Nichtresupination,
- 4: Sepalenform,
- 5: Petalenform,
- 6: Lippenform,
- 9: Helm und
- 10: Lippenplatte

sind nicht isoliert von einander zu sehen, sondern bilden einen zusammenhängenden Merkmalskomplex, eine Autapomorphie von großem taxonomischem Gewicht.

### Die Spornlänge (Merkmal 7)

Die Länge und Form des Sporns sind normalerweise Merkmale von sehr geringem taxonomischem Gewicht, sie sagen viel mehr aus über die Bindung an einen bevorzugten Bestäuber als über die systematische Verwandtschaft (vgl. *Anacamptis pyramidalis* als lang- und dünnspornige Tagfalterblüte mit *Anacamptis (Orchis) morio* als mittellang- und dickspornige Bienen-/Hummelblüte). Nach den umfassenden Übersichten bei VÖTH (1999, 2000) und DÉMARES (2000a, 2000b) sind bei *Nigritella* zahlreiche Arten von Tagfaltern (*Diurna*), Widderchen (*Zygaenidae*) und Eulenfallern (*Noctuidae*) als Bestäuber beobachtet worden. Die Liste der *Gymnadenia*-Bestäuber ist praktisch identisch, ergänzt durch einige Schwärmer- (*Sphingidae*) und Käfer- (*Coeloptera*) Arten. Während die Bindung der lang- und dünnspornigen Gymnadenien an langrüsselige Schmetterlinge als Bestäuber erwartungsgemäß ist, sind die sehr kurzen *Nigritella*-Sporne für die gleichen Bestäuber sehr überraschend und kaum zu erklären. Es scheint, dass die kurzen Sporne keine Anpassung an die Bestäuber sind, sondern eine andere Ursache haben müssen. Man könnte darüber spekulieren, dass die Spornlänge, die ja den Anheftungsort der Pollinien am Schmetterlingsrüssel bestimmt, eine unvollkommene mechanische Hybridisierungsschranke für Kreuzungen mit den nächstverwandten *Gymnadenia*-Arten darstellt, indem sie eine Pollenübertragung von *Gymnadenia* auf *Nigritella* verhindert und nur in der Gegenrichtung zulässt (REINHARD et al. 1991). In diesem Fall wäre der taxonomische Wert des Merkmals „Spornlänge“ groß.

### Die Länge des Fruchtknotens (Merkmal 8)

Es ist auffallend, dass derart kurze Fruchtknoten wie sie *Nigritella*-Arten besitzen bei keiner anderen Gattung der *Orchidinae* auftreten, erst in anderen Unterfamilien wie z.B. bei *Listera* kann man derartiges beobachten. Man kann diese *Nigritella*-Autapomorphie nur zur Kenntnis nehmen, die biologische Relevanz muss vorerst offen bleiben.

## Gibt es nicht-morphologische Autapomorphien?

STRACK et al. (1991) haben aus dem Ergebnis einer sehr gründlichen Analyse der Blütenfarbstoffe von u.a. 2 *Gymnadenia*- und 4 *Nigritella*-Arten geschlossen, dass die beiden Gattungen zu trennen seien. Ihre Schlußfolgerung ist (leider!) aus zwei Gründen nicht nachvollziehbar. Erstens unterscheiden sich beide Gattungen nur im Mengenanteil der einzelnen Farbstoffe, aber nicht in deren Art. Zweitens gelten die von den Autoren reklamierten quantitativen Unterschiede nur für *Nigritella* „*nigra*“ (*rhellicani* oder *austriaca*) und *N. corneliana*, während *N. rubra* und *N. lithopolitana* den *Gymnadenia*-Arten wesentlich ähnlicher sind.

Eine andere, ebenfalls biochemische Arbeit ergibt dagegen einen wichtigen Hinweis. An den Daten einer Allozym-Untersuchung, die nahezu alle *Nigritella*-Arten sowie *Gymnadenia conopsea* und *G. odoratissima* umfasste, konnten HEDRÉN et al. (2000) zeigen, dass die Unterschiede zwischen *Nigritella* und *Gymnadenia* viel größer sind als die innerhalb der beiden Gattungen und schlossen daraus, dass *Gymnadenia* und *Nigritella* Schwester-Gruppen sind und eine Vereinigung beider zu einer Gattung nicht nötig ist, um den phylogenetischen Verhältnissen Rechnung zu tragen. Die Autoren weisen allerdings darauf hin, dass eine Einbeziehung weiterer *Gymnadenia*-Sippen und einer Außengruppe in die Untersuchung wünschenswert ist.

Ein überraschender Hinweis auf eine wichtige molekularbiologische Autapomorphie von *Gymnadenia* gegenüber *Nigritella* findet sich schließlich bei BATEMAN (2001, Fig. 13) in der Basensequenz eines kurzen Abschnitts des Gens trnL aus dem Chloroplastengenom:

„Ein auffallendes DNA-Motiv von 8 Basen (3'-TAATAGTA-5') tritt einmal bei den drei platantheroiden Außengruppen und *Dactylorhiza* auf, zwei- oder dreimal bei *Gymnadenia* s.s. und fehlt bei ‚*Nigritella*‘ und erweist sich damit als zuverlässiger genetischer Marker für die drei Artengruppen.“

Mit „platantheroiden Außengruppen“ sind gemeint *Platanthera bifolia*, *Pseudorchis albida* und *P. straminea*. *Dactylorhiza* ist belegt durch 9 Beispiele, *Gymnadenia* durch 15 und *Nigritella* durch 10.

Mit anderen Worten gesagt, das Ergebnis der Analyse eines zweiten Genom-Abschnitts (des trnL-Gens) widerspricht dem des ITS-Fragments und spricht zuverlässig („reliable“) für eine eigene Gattung *Nigritella*.

Dem ist eigentlich nichts mehr hinzuzufügen: *Nigritella* ist wieder auferstanden!

## Danksagung

Für Bildmaterial von *Gymnadenia orchidis* danke ich Herrn ERNST GÜGEL (München), für Bilder von *Gymnadenia frivaldii* Herrn MATTHIAS WAGNER (Reisbach). Ganz besonderen Dank schulde ich Herrn NORBERT SISCHKA (Germersheim) für Lebendmaterial von *Gymnadenia frivaldii*.

## Literatur

- ASCHERSON, P. & P. GRAEBNER (1905-07): Synopsis der mitteleuropäischen Flora Bd. 3; Leipzig.
- BATEMAN, R. (2001): Evolution and classification of European orchids: insights from molecular and morphological characters. – Journal Europäischer Orchideen 33: 33-119; Stuttgart.
- BATEMAN, R. M., A. M. PRIDGEON & M. W. CHASE (1997): Phylogenetics of subtribe Orchidinae (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 2. Infrageneric relationships and reclassification to achieve monophyly of *Orchis sensu stricto*. – Lindleyana 12(3): 113-141; West Palm Beach/Florida.
- CHEN S., TSI Z. & LUO Y. (1999): Native Orchids of China in Colour; Beijing-New York.
- CORRELL, D. S. (1978): Native orchids of North America north of Mexico; Stanford.
- DELFORGE, P. (1994): Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient; Lausanne-Paris.
- DÉMARES, M. (2000a): Insectes sur orchidées: donnés comme pollinisateurs. – Cahiers de la Société Française d'Orchidophilie 6: 298-313; Paris.
- DÉMARES, M. (2000b): À propos de pollinisation – quelques réflexions. – l'Orchidophile 142: 131-133; Paris.
- DOUZERY, E. J. P., A. M. PRIDGEON, P. KORES, H. P. LINDER, H. KURZWEIL & M. W. CHASE (1999): Molecular phylogenetics of Deseae (Orchidaceae): A contribution from nuclear ribosomal ITS sequences. – American Journal of Botany 86: 887-899; New York.
- FINET, A. (1901): Les orchidées de l'Asie Orientale. – Revue générale de Botanique 13: 514-515 + Tafel 15; Paris.
- Flora Xizanica (1987), Bd. 5;
- HEDRÉN, M., E. KLEIN & H. TEPPNER (2000): Evolution of Polyploids in the European Orchid Genus *Nigritella*: Evidence from Allozyme Data. – Phytion 40(2): 239-275; Horn/Austria.
- KELLER, G. & R. SCHLECHTER (1928): Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes Bd. 1; Dahlem bei Berlin.
- LANG, K.-Y. (1982): Seven new species of Orchidaceae from Emei Shan, Sichuan. – Acta Phytotaxonomica Sinica 20: 182-183; Beijing.
- LANG K., S. CHEN, Y. LUO & G. ZHU (1999): Flora Reipublicae Popularis Sinicae Bd. 17: Orchidaceae 1; Beijing-New York.
- LANG, K.-Y. & Z.-H. TSI (1978): Some new taxa of Orchidaceae from Tibet, China. – Acta Phytotaxonomica Sinica 16: 126-127; Beijing.
- LINDER, H. P. & H. KURZWEIL (1999): Orchids of Southern Africa; Rotterdam.
- LUER, C. (1975): The native orchids of the United States and Canada excluding Florida; New York.
- POPE, G. V. (1995): Flora Zambesiaca Bd. 11/Teil 1; London.
- PRIDGEON, A. M., R. M. BATEMAN, A. V. COX, J. R. HAFEMAN & M. W. CHASE (1997): Phylogenetics of subtribe Orchidinae (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 1. Intergeneric relationships and polyphyly of *Orchis sensu lato*. – Lindleyana 12(2): 89-109; West Palm Beach/Florida.
- REINHARD, H. R., P. GÖLZ, R. PETER & H. WILDERMUTH (1991): Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete; Egg.

- SCHULZE, M. (1894): Die Orchidaceen Deutschlands, Deutsch-Oesterreichs und der Schweiz; Gera.
- SPRUNGER, S. (1991): Orchids from the Botanical Register 1815-1847; Basel-Boston-Berlin.
- STRACK, D., E. BUSCH & E. KLEIN (1989): Anthocyanin patterns in European orchids and their taxonomic and phylogenetic relevance. – *Phytochemistry* **28**: 2127-2139; Oxford.
- VÖTH, W. (1999): Lebensgeschichte und Bestäuber der Orchideen am Beispiel von Niederösterreich. – *Stapfia* **65**: 1-257; Linz.
- VÖTH, W. (2000): *Gymnadenia, Nigritella* und ihre Bestäuber. – *Journal Europäischer Orchideen* **32**(3/4): 547-573; Stuttgart.
- WETTSTEIN, R. v. (1889): Untersuchungen über „*Nigritella angustifolia* RICH.“. – *Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft* **7**: 306-317; Stuttgart.
- WUCHERPFENNIG, W. (1999): Gedanken zu einer Neuordnung der Gattung *Orchis* L. – Nachtrag. – *Journal Europäischer Orchideen* **31**(2): 329-346; Stuttgart.
- YANG, Z., Q. ZHANG, Z. FENG, K. LANG & H. LI (1998): Orchids; Kunming.

Dr. Wolfgang Wucherpfennig  
Lerchenweg 1  
D-85386 Eching  
guw.wucherpfennig@t-online.de

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2002

Band/Volume: [55](#)

Autor(en)/Author(s): Wucherpfening Wolfgang

Artikel/Article: [Nigritella: Gattung oder Untergattung? 46-61](#)