

Phyton (Austria)	Vol. 25	Fasc. 1	147—176	28. 2. 1985
------------------	---------	---------	---------	-------------

**Karyologie und Fortpflanzungsmodus von *Nigritella*
(*Orchidaceae-Orchideae*), inkl. *N. archiducis-joannis*
spec. nov. und zweier Neukombinationen**

Von

Herwig TEPPNER *) und Erich KLEIN **)

Mit 34 Abbildungen (14 Abb. auf 2 Tafeln, 20 Abb. im Text)

Key words: *Nigritella*, *N. archiducis-joannis* TEPPNER & KLEIN spec. nov., *N. lithopolitana* RAVNIK subsp. *corneliana* (BEAUV.) TEPPNER & KLEIN comb. nov., *N. stiriaca* (K. RECH.) TEPPNER & KLEIN stat. et comb. nov., *Orchidaceae*. — Apomixis, embryology, karyology, chromosome numbers, polyploidy. — Flora of the Alps (Europe)

S u m m a r y

TEPPNER H. & KLEIN E. 1985. Karyology and mode of reproduction in *Nigritella* (*Orchidaceae-Orchideae*), incl. *N. archiducis-joannis* spec. nov. and two new combinations. — *Phyton* (Austria) 25 (1): 147—176, 34 figures, 14 of them in color. — German with English summary.

Nigritella populations from the Alps (Central Europe) have been investigated with respect to karyology and mode of reproduction.

N. nigra (L.) REICHENB. f. and *N. lithopolitana* RAVNIK are diploid with $2n = 40$ chromosomes. The last mentioned species comprises two subspecies, namely *N. l.* subsp. *lithopolitana* in the southeastern Alps and *N. l.* subsp. *corneliana* (BEAUV.) TEPPNER & KLEIN comb. nov. in the western Alps.

Tetraploid species with $2n = 80$ chromosomes are *N. stiriaca* (K. RECH.) TEPPNER & KLEIN stat. et comb. nov. (Salzkammergut), *N. miniata* (CRANTZ) JANCHEN and *N. archiducis-joannis* TEPPNER & KLEIN spec. nov. (southern part of the "Totes Gebirge").

The diploid species are sexual and embryos develop from fertilized egg cells. In contrast the tetraploid species are apomictic and produce nucellar embryos.

*) Univ.-Prof. Dr. Herwig TEPPNER, Institut für Botanik, Holteigasse 6, A-8010 Graz, Österreich.

**) Dr. Erich KLEIN, Wiesenweg 50, D-3450 Holzminden, Bundesrepublik Deutschland.

Zusammenfassung

TEPPNER H. & KLEIN E. 1985. Karyologie und Fortpflanzungsmodus von *Nigritella* (Orchidaceae-Orchideae), inkl. *N. archiducis-joannis* spec. nov. und zweier Neukombinationen. — *Phyton* (Austria) 25 (1): 147—176, 34 Abbildungen, davon 14 farbig. — Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

Nigritella-Populationen aus den Alpen wurden im Hinblick auf Karyologie und Fortpflanzungsmodus untersucht.

Diploid mit $2n = 40$ Chromosomen sind *N. nigra* (L.) REICHENB. f. und *N. lithopolitana* RAVNIK. Letztere Art wird in zwei Unterarten gegliedert: *N. l.* subsp. *lithopolitana* in den südöstlichen Alpen und *N. l.* subsp. *corneliana* (BEAUV.) TEPPNER & KLEIN comb. nov. in den Westalpen.

Tetraploid mit $2n = 80$ Chromosomen sind *N. stiriaca* (K. RECH.) TEPPNER & KLEIN stat. et comb. nov. (Salzkammergut), *N. miniata* (CRANTZ) JANCHEN und *N. archiducis-joannis* TEPPNER & KLEIN spec. nov. (südliches Totes Gebirge).

Die diploiden Arten sind sexuell, die Embryonen entstehen aus befruchteten Eizellen. Die tetraploiden Arten dagegen sind Apomikten und bilden Nuzellarembryonen.

1. Einleitung

Der eine von uns (E. KLEIN) hat sich seit vielen Jahren mit der Gattung *Nigritella* RICH. im gesamten Alpenbogen beschäftigt und sich dabei besonders für die verschiedenen Blütenfarben (KLEIN 1978) und die sie bedingenden Farbstoffe interessiert. Der andere Autor (H. TEPPNER) stieß 1971 im Gebiet der Koralpe auf eine *Nigritella*-Sippe mit heller Blütenfarbe und hat von dieser Seite die Gattung studiert. Unser zufälliges Zusammentreffen im Juli 1984 führte durch gemeinsame Bemühungen in kurzer Zeit zu einer größeren Zahl von Fixierungen, die die Grundlage für die vorliegende Studie bildeten. Darüber hinaus haben wir von verschiedenen Personen Fixierungen oder Pflanzenmaterial erhalten; wir danken dafür Frl. E. KROISSENBRUNNER (Graz) und den Herren S. EGGER (Mühlen/Steiermark), E. HOFMANN (Graz), Mag. Dr. H. MAYRHOFER (Graz), K. ROBATSCH (Klagenfurt) und Dr. R. ZECHNER (Graz). Besonderen Dank schulden wir Herrn Mag. Dr. D. ERNET, der uns — trotz eigener Interessen an Orchideen — einige Fixierungen überlassen und einige Literaturhinweise beige-steuert hat.

Der Direktion des Conservatoire Botanique in Genf danken wir für die Entlehnung eines Typus-Bogens.

Für das besondere Entgegenkommen bei der Herstellung der Farblithos danken wir der Firma Reproteam Graz sehr herzlich.

Nigritellen zählen in vielen Gebieten zu den mehr oder weniger bedrohten Arten. Auch an sich weiter verbreitete Arten können in manchen Gebirgen Rarissima sein (z. B. *N. lithopolitana* auf der

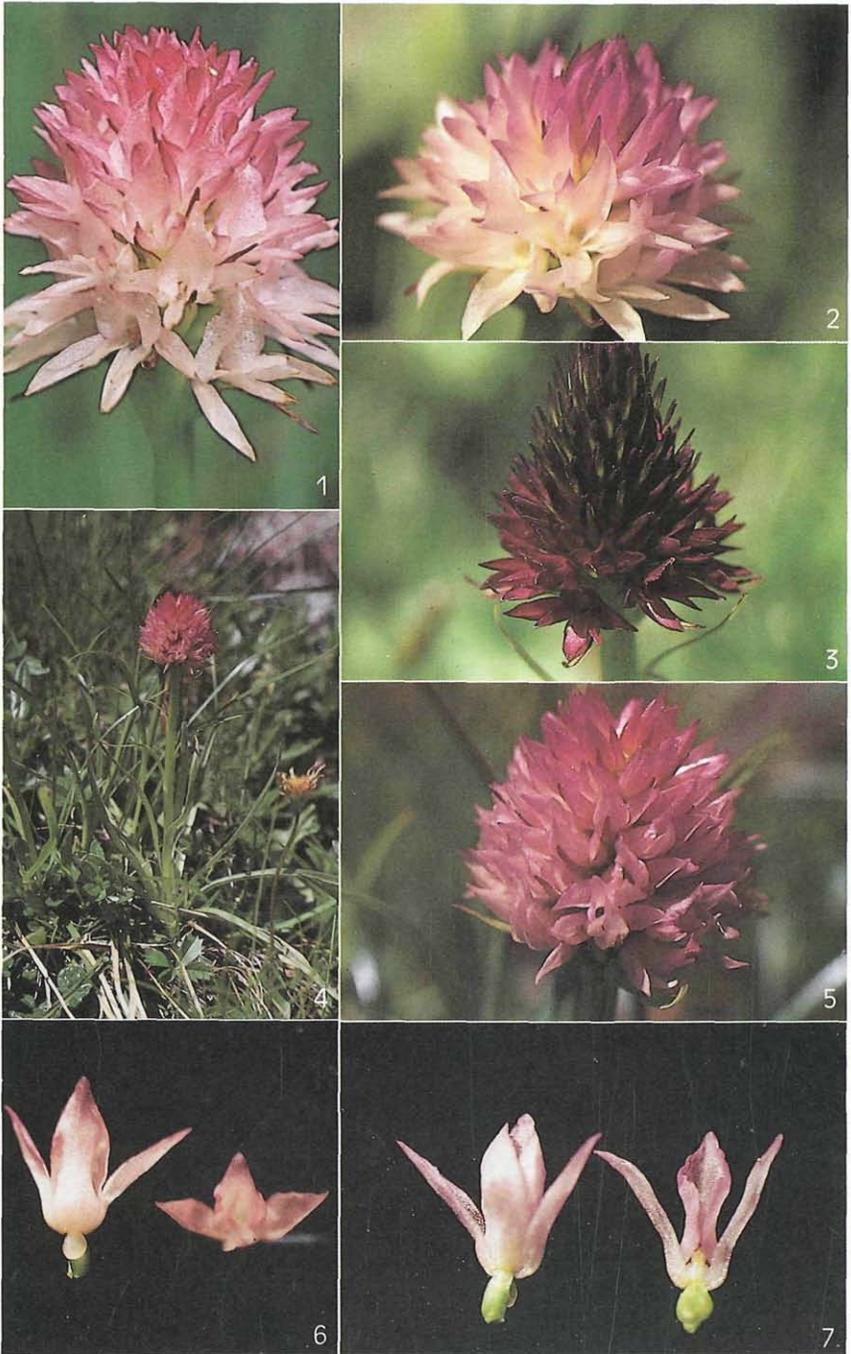


Abb. 1. *Nigritella lithopolitana* subsp. *corneliana*, Sestriere. — Abb. 2. *N. l.* subsp. *lithopolitana*, Koralpe. — Abb. 3. *N. nigra*, Koralpe. — Abb. 4—7. *N. archiducis-joannis*, Tauplitz; 4 Habitus; 5 Blütenstand; 6 Blüten von oben und von vorne; 7 Blüten von unten gesehen, an der rechten Blüte drei Perigonblätter entfernt.

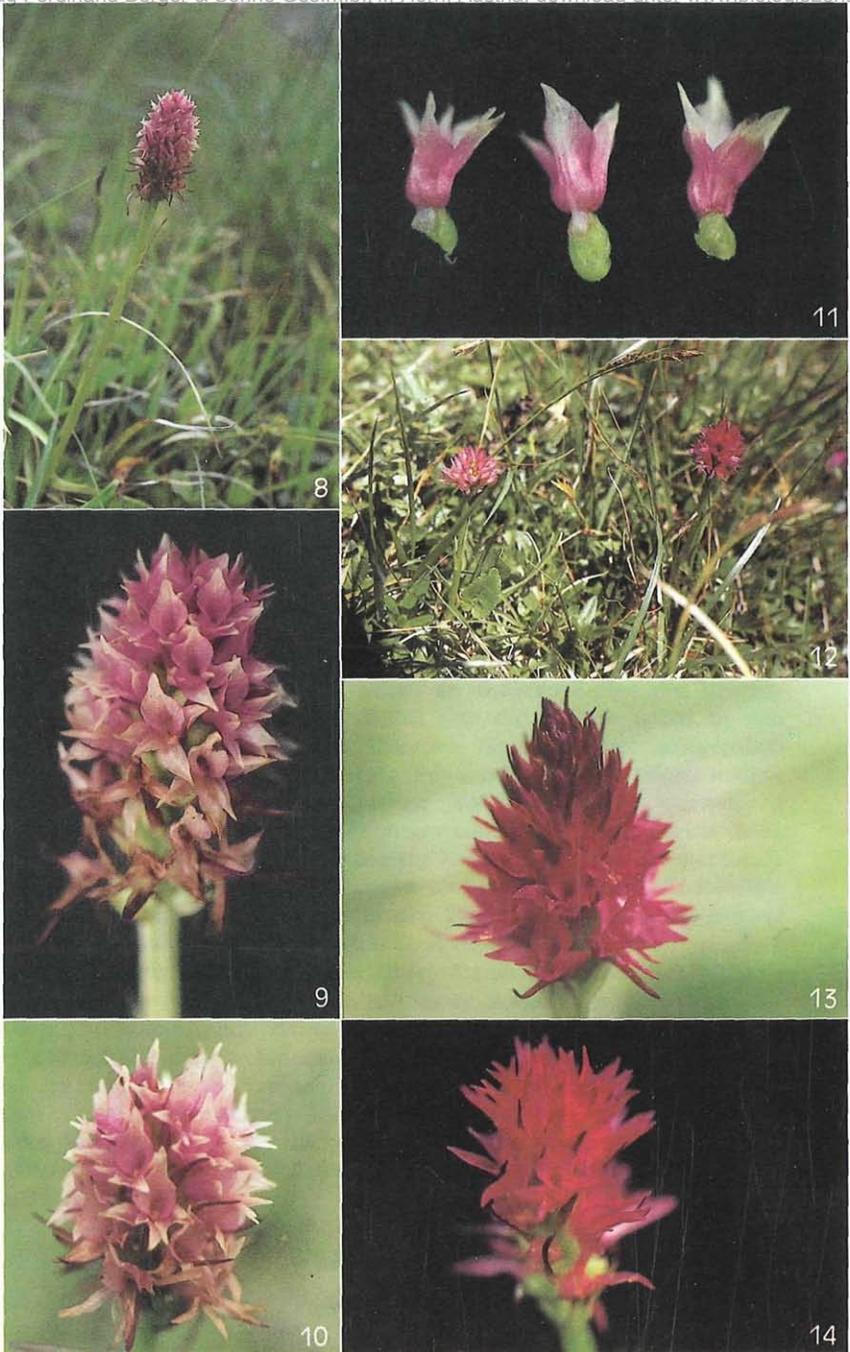


Abb. 8—11. *Nigritella stiriaca*, Sarstein; 8 Habitus; 9, 10 Blütenstände; 11 Einzelblüten, links von der Seite, Mitte von oben, rechts von unten. — Abb. 12. *N. miniata* (rechts) und *N. archiducis-joannis*, Tauplitz. — Abb. 13, 14. *N. miniata*; 13 Blütenstand, Korralpe; 14 Blütenstand in später Anthese, Trenchtling.

Koralpe). Noch krasser ist die Situation bei den hier erstmals als Arten geführten Sippen, von denen bisher überhaupt nur eine oder wenige, z. T. individuenarme Populationen bekannt sind. Wir appellieren daher an das Gewissen und an das Verantwortungsbewußtsein aller Orchideenfreunde bzw. Botaniker, solche Populationen zur Sicherung ihres Fortbestandes zu schonen und sich möglichst mit Photos zu begnügen. Für wissenschaftliche Zwecke ist die bisherige Dokumentation in den Herbarien wohl ausreichend.

2. Methodik

Knospen, Blüten oder junge Früchte wurden in verschiedenen Teilen der Alpen im Gelände in Alkohol-Chloroform-Eisessig (5:3:1) fixiert. Gefärbt wurde mit Karmin-Essigsäure, danach wurde in 45%iger Essigsäure präpariert und schließlich das Material in der üblichen Weise zu Quetschpräparaten verarbeitet.

Die mikroskopischen Studien wurden an einem Zeiss Photomikroskop III durchgeführt, das dem Erstautor vom österreichischen Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung zur Verfügung gestellt worden ist.

Die Mitose wurde in erster Linie in Zellen der Integumente und der Basis der Samenanlagen untersucht, selten an anderen Zellen des Fruchtknotens. In den Pollenmutterzellen (PMZ) war die Meiose selbst in den kleinsten zur Verfügung stehenden Knospen längst vorbei; gelegentlich gab es in den Antheren noch die erste Pollenmitose. Die Meiose konnte daher nur in den Embryosackmutterzellen (EMZ) untersucht werden. In den Embryosäcken (ES) sind bei der angewandten Methodik keine Zellgrenzen erkennbar; es konnten daher nur die Kerne berücksichtigt werden.

Das Belegmaterial zu den Fixierungen und einige weitere, im Rahmen der laufenden Untersuchungen gesammelte Herbarbelege sind im Herbar des Institutes für Botanik der Universität Graz (GZU) hinterlegt.

Die Photos entstanden am natürlichen Standort (unter nicht immer optimalen Bedingungen) und wurden mit einer Ausnahme (*N. lithopolitana* subsp. *corneliana*, phot. KLEIN) vom Erstautor aufgenommen.

Die Blütenhülle der Orchideen wäre am besten als Perigon, bestehend aus äußeren und inneren Tepalen zu bezeichnen. In der Orchideenkunde hat es sich jedoch eingebürgert, die drei äußeren Glieder als Sepalen und die beiden inneren, neben der Lippe stehenden, als Petalen zu bezeichnen (z. B. ADAMS 1959: 77). Der einfacheren Ausdrucksweise halber folgen wir diesem Gebrauch.

3. *Nigritella nigra* (L.) REICHENB. fil.

Abb. 3

Schweiz, Tessin, Adula Alpen, Val Piora, E-exponierte Hänge südlich des Passo del Camoghe über dem Ritmosee, ca. 2100 m; 30. 8. 1984; leg. H. MAYRHOFER 2n = 40
 Italien, Prov. Sondrio, Rätische Alpen, S. Raineri unter dem Stilfser Joch,

- S-exponierte Abhänge des Piz Umbrail bei 2400 m; 23. 8. 1984; leg. H. MAYRHOFER n = 20, 2n = 40
 Ostalpen, Hohe Tauern, Glocknergebiet, vor der Franz-Josefs-Höhe, Fensterbachsturz, 2000 m; 5. 8. 1984; leg. E. HOFMANN (fix. 9. 8. 1984, H. TEPPNER) 2n = 39 + 1
 —, —, Kärnten, Fragant, unter der Striednigalm NW der Fraganter Hütte; 31. 7. 1984; leg. E. KROISSENBRUNNER n = 20, 2n = 40
 —, Nördliche Kalkalpen, Salzkammergut, Sarstein bei Aussee; 10. 8. 1984; leg. H. TEPPNER n = 20, 2n = 40
 —, Niedere Tauern, Schladminger Tauern, Gebiet der Ursprungalm, etwas N der Kampspitze, ca. 1900 m, karbonathält. Schiefer; 25. 7. 1984, leg. R. ZECHNER 2n = ca. 40
 —, —, Wölzer Tauern, Gebiet der Planneralm, Schreinl, S-Seite, ca. 2145 m, Rasen mit *Carex sempervirens*, *Festuca varia*, *Leontodon helveticus*, *L. hispidus*, *Crepis aurea* u. a.; 1. 8. 1984; leg. H. TEPPNER 2n = 40
 —, —, —, —, Hänge ober dem Plannersee ca. 1880 m, in *Festuca norica*-Rasen über Hornblendegargenschiefern; 30. 7. 1984; leg. H. TEPPNER .. 2n = 40
 —, Lavanttaler Alpen, Korralpe, nach Osten gerichtete Abhänge im Gebiet des Seekopfes, ca. 1910 m; in Rasen mit *Carex sempervirens*, *Festuca nigrescens*, *Phyteuma orbiculare*, *Astragalus frigidus*, *Leontodon hispidus*, *Allium sibiricum* u. a.; 18. 7. 1984; leg. H. TEPPNER 2n = 40
 —, —, —, —, ca. 1790 m, Marmor, Rasen mit *Nardus stricta*, *Potentilla aurea*, *Festuca nigrescens*, *Galium anisophyllum*, *Veronica fruticans* u. a.; 16. 8. 1984; leg. H. TEPPNER & O. GROLLEGER 2n = 40

Chromosomenzahl: *N. nigra* zeigt in der Mitose 2n = 40 Chromosomen, die erhebliche Größenunterschiede aufweisen; 8 Chromosomen (4 Paare) fallen durch besondere Größe auf (Abb. 15 a, b). Die Chromosomen sind teils metazentrisch, teils stark heterobrachial, doch war die Centromerposition in keiner der Platten so gut erkennbar (wir verfügen nur über nicht vorbehandeltes Material), daß eine

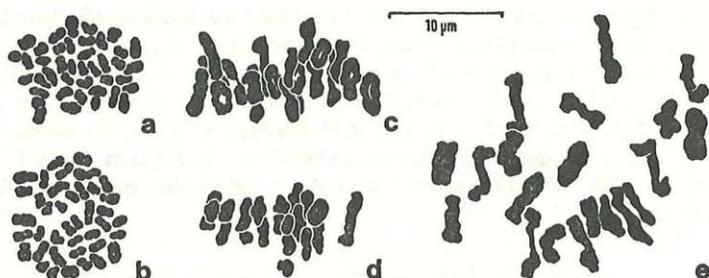


Abb. 15. *Nigritella nigra*. — a, b mitotische Metaphase (2n = 40). — c—e Metaphase I der Meiose in EMZ. — c Seitenansicht einer Meta I-Platte mit 20 Bivalenten. — d Seitenansicht einer Meta I-Platte mit einem polwärts verlagerten Univalent. — e Meta I mit 20 Bivalenten, stark gequetscht. — a Tessin, b Korralpe, c Sarstein, d—e Fragant.

durchgehende chromosomenmorphologische Analyse möglich gewesen wäre. Die untersuchten Individuen vom Tessin bis zu den Niederen Tauern und zur Korralpe verhielten sich einheitlich, lediglich ein Individuum fiel durch ein besonders kleines Chromosom auf.

Von der Meiose konnte an zwei Herkunftten die Metaphase I mit $n = 20$ Bivalenten beobachtet werden (Abb. 15 c, e), was für im wesentlichen regelmäßigen Meioseablauf spricht. Zu einem geringen Prozentsatz kommen jedoch auch Unregelmäßigkeiten vor: ein in einer EMZ beobachtetes, polwärts liegendes Univalent (Abb. 15 d) unterstreicht dies. Gelegentlicher Verdacht auf das Vorkommen von Multivalenten konnte bei der im Falle von EMZ gegenüber PMZ doch relativ geringen Zahl von entsprechenden Stadien nicht erhärtet werden.

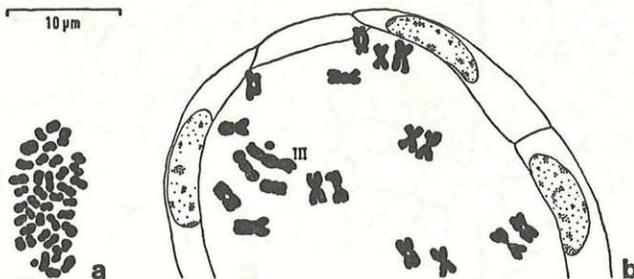


Abb. 16. *Nigritella nigra*. Pflanze aus dem Glocknergebiet mit $39 + 1$ Chromosomen. — a mitotische Metaphase, das kleine Chromosom unten links. — b Diakinese im stark gequetschten Nuzellusscheitel, das kleine Chromosom als Univalent; die Struktur bei III vermutlich ein Trivalent, im übrigen 18 Bivalente.

Eine Pflanze aus dem Glocknergebiet besaß neben 39 normal erscheinenden Chromosomen ein besonders kleines mit weniger als $1 \mu\text{m}$ Länge (Abb. 16 a). Es war in allen Untersuchten Zellen mehrerer Fruchtknoten vorhanden, und dürfte, da es so konstant auftritt, wohl ein Centromer besitzen. In der Meiose war dieses Chromosom ebenfalls nachweisbar (Diakinese: Abb. 16 b). Außerdem dürfte hier eine Struktur in der Diakinese als Trivalent zu deuten sein (Abb. 16 b). Vielleicht ist das kleine Chromosom ein nach Strukturumbauten verbliebener Rest eines Normalchromosoms.

Solche Hinweise auf eventuell mögliche kleine Veränderungen der Chromosomenzahl (auch HEUSSER 1938: 588 macht eine entsprechende Angabe) sind selten, die herrschende Chromosomenzahl in den Alpen ist ganz eindeutig $2n = 40$. Unter den bisherigen Zählungen aus den Alpen stimmt damit lediglich diejenige von HEUSSER 1938: 587—588 an Material aus Graubünden überein. $2n = 40$ wurde jüngst auch für eine Population auf der Balkanhalbinsel (Jahorina bei Sarajevo,

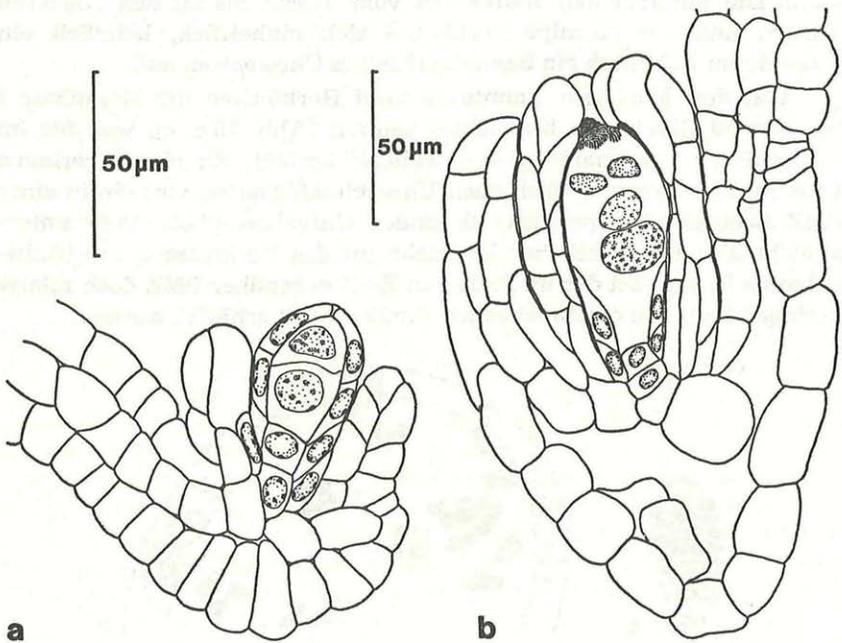


Abb. 17. *Nigritella nigra*, Fragant. Samenanlagen im optischen Schnitt. Zellkerne in allen Zellen vorhanden, jedoch nur im Bereich des Nuzellus gezeichnet. — a zur Zeit des Meiose-Ablaufes, im Nuzellus eine Dyade. — b Samenanlage mit reifem Embryosack.

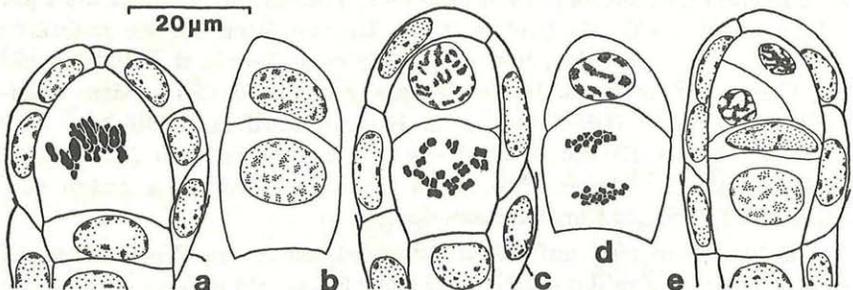


Abb. 18. *Nigritella nigra*, Fragant, Makrosporogenese. In a, c und e Nuzellus, in b und e nur die EMZ gezeichnet. — a Metaphase I. — b Interkinese (Dyade). — c in der oberen Zelle Prophase II, in der unteren Prometaphase II mit $n = 20$ Chromosomen. — d oberer Zellkern in Prophase II, unterer in Anaphase II. — e Makrosporentetrad.

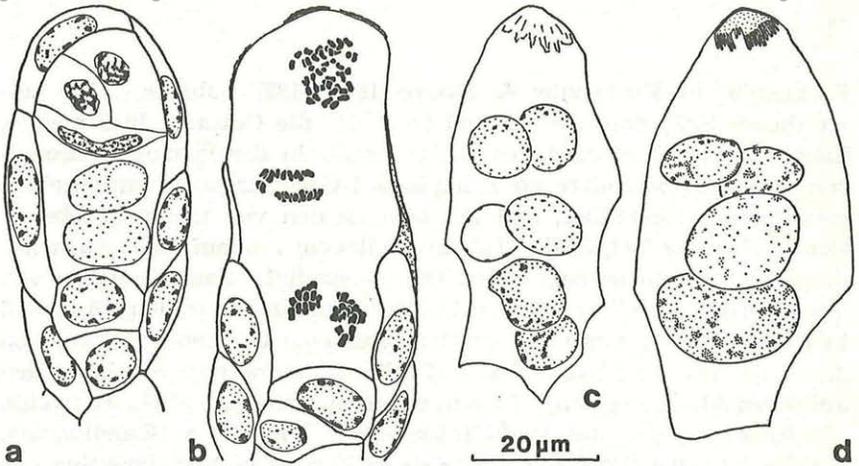


Abb. 19. *Nigritella nigra*, Makrogametogenese. In a und b ganzer Nuzellus, in c und d nur der ES gezeichnet. — a zweikerniger ES. — b vierkerniger ES, die beiden oberen Kerne in Anaphase (im obersten $2 \times n = 20$ Chromosomen), die beiden unteren in Metaphase. — c ES mit mikropylarer Vierergruppe von Kernen (davon offenbar einer — Polkern — im Degenerieren) und zwei chalazalen Kernen (Restitutionskernen). — d reifer ES mit zwei Synergidenkernen, dem Eikern und einem polyploiden chalazalen Kern. — a Sarstein, b, c Stilfser Joch, d Fragant. — Näheres im Text.

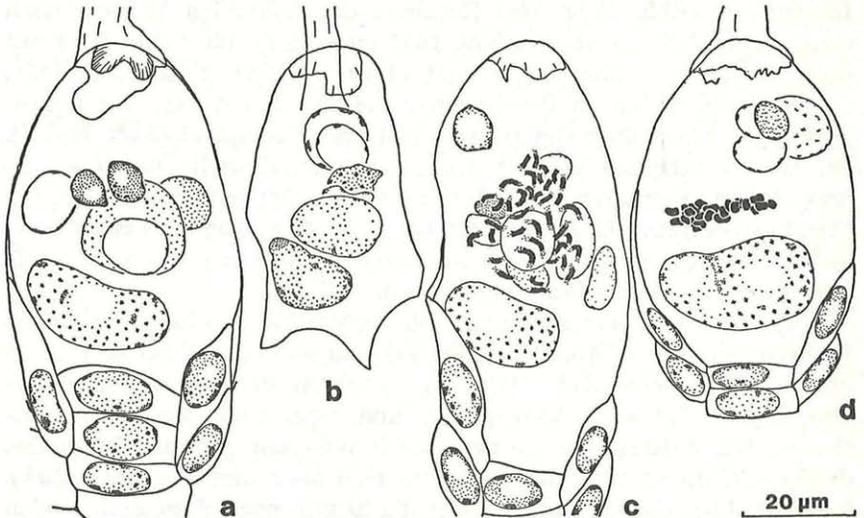


Abb. 20. *Nigritella nigra*, Stilfser Joch, Befruchtung und Zygotenkern. In a, c und d ganzer Nuzellus, in b nur ES gezeichnet. — a ES mit zwei Spermakernen und vegetativem Kern (oben links). — b ES mit Zygotenkern und vier degenerierenden Kernen, einer davon (der dunkelste) der nicht verbrauchte zweite Spermakern. — c Prophase im Zygotenkern, mit $2n = \text{ca. } 40$ Chromosomen, im Zentrum der Nukleolus; daneben und darunter insgesamt sieben degenerierende Kerne. — d mitotische Metaphase im Zygotenkern, darüber vier degenerierende Kerne.

ENGELSKJÖN in ENGELSKJÖN & SKIFTE 1984: 138) publiziert. Die abweichende Zahl von $n = 19$ und $2n = 38$, die CHIARUGI 1929 nannte, kann gut auf Schwierigkeiten beim Ermitteln der genauen Chromosomenzahl, insbesondere an Metaphase I-Chromosomen, zurückgehen; es ist kaum vorstellbar, daß CHIARUGI an den von ihm angegebenen Orten (Grödner Tal, Gader Tal, Livinalongo) nur auf Individuen mit dieser Zahl gestoßen sein sollte. Die eigenartigen Zahlenangaben von VIS 1933: 188 (60 Chromosomen in EMZ und Nuzelluszellen, 16 bzw. 8 in PMZ) sind für uns nicht deutbar. Auf eine Chromosomenzahl von $2n = 64$, wie sie LOVKA & al. 1972 für *N. nigra* vom Kanin in den Julischen Alpen angeben, fehlen in unserem Material jegliche Hinweise.

Anders liegen die Verhältnisse bei *N. nigra* in Skandinavien, für die AFZELIUS 1928, 1932 Apomixis in Form von Nuzellarembryonie nachgewiesen hat. Diese Sippe hat nach AFZELIUS 1932, 1943 sowie nach KNABEN 1950: 139—141 und KNABEN & ENGELSKJÖN 1967: 13 offenbar tatsächlich $n = 32$ bzw. $2n = 64$ Chromosomen.

Makrosporengese: An Hand unseres Materials aus den Alpen ergab sich weiters, daß sich die Samenanlagen sehr ungleichmäßig entwickeln. Dementsprechend finden sich Meiose-Stadien kurz vor, während und nach der Anthese in den EMZ. Zur Zeit des Meiose-Ablaufes überragt der Nuzellus mehr oder weniger weit das innere Integument (Abb. 17 a). Das Ergebnis der inäqualen Teilung nach dem ersten Teilungsschritt (Abb. 18 a) ist eine Dyade (Abb. 18 b) mit einer kleineren mikropylaren und einer größeren chalazalen Zelle. Beide Kerne treten in den zweiten Teilungsschritt ein, der mikropylare gegenüber dem chalazalen meist etwas verspätet (Abb. 18 c, d). Die wieder inäquale Teilung der unteren Dyadenzelle und die Teilung der mikropylaren Zelle durch eine schräge oder längs stehende Wand ergeben die Makrosporentetrade (Abb. 18 e), von der erwartungsgemäß die oberen drei Zellen degenerieren und die chalazale Zelle zum funktionierenden Embryosack wird.

Makrogametogenese: Die weitere Entwicklung zum reifen Embryosack läuft während oder nach der Anthese ab. Die erste Teilung ergibt zwei Kerne (Abb. 19 a), die synchron in die nächste Mitose eintreten, sodaß zwei mikropylare und zwei chalazale Kerne entstehen. Die 4 Kerne treten zwar auch ungefähr gleichzeitig in den dritten Teilungsschritt ein, verhalten sich aber ungleich (Abb. 19 b). In den beiden oberen Kernen läuft die Mitose normal zu Ende, sodaß eine mikropylare Vierergruppe von Kernen entsteht. In den beiden chalazalen Kernen wird der Kernzyklus abgekürzt, er läuft nur bis zur Metaphase, dann kommt er zur Restitution; es bleibt somit bei zwei chalazalen Kernen, die jetzt aber diploid sind (Abb. 19 c) und in weiterer Folge meist miteinander verschmelzen (falls dies nicht ohnehin schon im Zuge der Restitution geschehen sein sollte). Ein

Kern der mikropylaren Gruppe (Polkern) wird bald glasig-hyalin (Abb. 19 c) und dürfte daher eher degenerieren als mit einem chalazalen Kern zu verschmelzen. Demnach enthält der reife ES (Abb. 19 d) meist 4 Kerne: den Eikern, zwei Synergidenkerne (alle drei haploid) und einen tetraploiden (oder wenn es doch zur Verschmelzung mit dem mikropylaren Polkern gekommen sein sollte, allenfalls pentaploiden) chalazalen Kern (Antipodenkern). Um den fertigen ES ist nur mehr die Nuzellusbasis vorhanden, der Nuzellusscheitel schwindet während der Gametogenese völlig (Abb. 17 b, 19 b). Reife ES waren außer in bestäubten Blüten auch in solchen reichlich vorhanden, die noch beide Pollinarien enthielten, auf der Narbe keine Massulae erkennen ließen und in deren Fruchtknoten keine Pollenschläuche nachzuweisen waren.

In abgeblühten Blüten mit schon recht großen Fruchtknoten waren Befruchtung und nachfolgende Stadien reichlich vorhanden, doch waren diese — wie auch von anderen Objekten bekannt, vgl. die Anmerkungen bei RUTISHAUSER 1967: 121, 1969: 58 — wegen der schlechten Sichtbarkeit entscheidender Strukturen z. T. nur schwer zu untersuchen. Der Pollenschlauch dürfte unter der ES-Spitze, manchmal sogar sehr weit unten (etwa auf halber Höhe) in den ES eindringen. ES mit Spermakernen (Abb. 20 a) zeigen daneben zwei glasig-hyalin erscheinende Kerne (vegetativer Kern und ein Synergidenkern), die damit ihre Degeneration erkennen lassen. Später, nach der Befruchtung des Eikernes, degenerieren auch der zweite, nicht zur Befruchtung gelangende Spermakern und der zweite Synergidenkern (Abb. 20 b). Gelegentlich sind im ES so viele Kernreste vorhanden, daß nur das Eindringen von zwei Pollenschläuchen die Ursache dafür sein kann (Abb. 20 c). Während durch Makrosporogenese und Gametogenese in Mitosen immer wieder die haploide Chromosomenzahl von $n = 20$ zu erkennen ist (Abb. 18 c und 19 b) zeigt die erste Teilung des Zygotenkerns wieder die diploide Chromosomenzahl (Abb. 20 c); nichts spricht dagegen, daß sich daraus normale Embryonen entwickeln, auch wenn dies Mangels genügend alter Stadien noch nicht direkt beobachtet werden konnte.

4. *Nigritella lithopolitanica* RAVNIK

Die auffällig hellblütigen *Nigritella*-Populationen in den Westalpen sind ursprünglich als *N. nigra* subsp. *corneliana* BEAUVERD 1925 beschrieben und z. T. bis in die jüngste Zeit in die Nähe von *N. nigra* gestellt worden (z. B. BAUMANN & KÜNKELE 1982, wenngleich diese die genaue taxonomische Zuordnung offen lassen; MOORE 1980). Zum Teil wurde diese Sippe auch *N. miniata* zugeordnet (Soó in KELLER & Soó 1933, FOURNIER 1961). Ähnlich hellblütige Populationen in den süd-

östlichen Alpen wurden in neuerer Zeit von RAVNIK 1978 als eigene Art eingestuft und als *N. lithopolitanica* beschrieben.

Beide Sippen sind durch die Blütenfarbe (Knospen rot bis hellrot, mit fortschreitender Anthese zunehmend heller werdend, rosa bis weiß, am stärksten an den unteren Blüten) ausgezeichnet. Charakteristisch ist ferner für beide die über dem Grunde meist ähnlich wie bei *N. miniata* stark zusammengezogene Lippe (von außen gesehen sattelförmig verengt, im Sinne eines von oben gesehenen Sattels). Für die Westalpensippe hat darauf BAUMANN 1976: 8 hingewiesen. RAVNIK 1978 gibt zwar an, daß der *N. lithopolitanica* eine solche Einschnürung fehle, sie ist aber nach unseren Beobachtungen an Lebendmaterial doch vorhanden.

Beide Sippen sind einander sehr ähnlich und am ehesten durch die leuchtende, meist rein rote Blütenfarbe und durch die im Vergleich zu den Petalen schmalen seitlichen Sepalen bei der Westalpensippe bzw. die eher flaue, etwas lilastichige Blütenfarbe und die breiteren seitlichen Sepalen bei der südostalpischen Sippe auseinanderzuhalten.

Wir meinen daher, daß die beiden diskutierten hellblütigen Sippen gegenüber *N. nigra* eigenständig sind und wegen der nahen Verwandtschaft untereinander am besten als Unterarten eingestuft werden.

4.1. *N. lithopolitanica* RAVNIK subsp. *lithopolitanica*

Abb. 2

N. lithopolitanica wurde von RAVNIK 1978 vom Krvavec aus den Kamniške Alpe (Steiner Alpen) beschrieben und die Verbreitung wird mit Steiner Alpen bzw. Sanntaler Alpen und den östlichsten Karawanken angegeben. Die Westgrenze seiner Art wird von RAVNIK offengelassen. Nach Osten bzw. Nordosten reicht die Sippe nach unseren Befunden über die Uršlja Gora (Ursulaberg, Ende Juli 1893, Herb. KOLATSCHEK; Juli 1898, leg. M. HEIDER, GZU) bis zur Koralpe. Von hier sind hellblütige Pflanzen schon länger bekannt; sie dürften bei BENZ 1922 unter dem Namen „*N. nigra* var. *rosea* GOIRAN“ eingeschlossen sein (*N. miniata* wird von BENZ nicht erwähnt) und unter diesem Varietätsnamen liegt ein Beleg von WIDDER (4. 8. 1937) im GZU. Später hat WIDDER die drei Nigritellen der Koralpe in einer Aufsammlung einander gegenübergestellt (17. 7. 1953), das Problem dann aber offenbar nicht weiter verfolgt.

Wie weit Pflanzen der nordöstlichen Kalkalpen allenfalls auch diesem Formenkreis zuzurechnen sind, wird zur Zeit untersucht.

Um späteren Verwirrungen vorzubeugen, sei hier festgehalten, daß uns zu Ohren gekommen ist, daß ca. 10 Exemplare von *N. l.* subsp. *corneliana* am Hochobir oberhalb der Eisenkappeler Hütte ausgepflanzt worden sind.

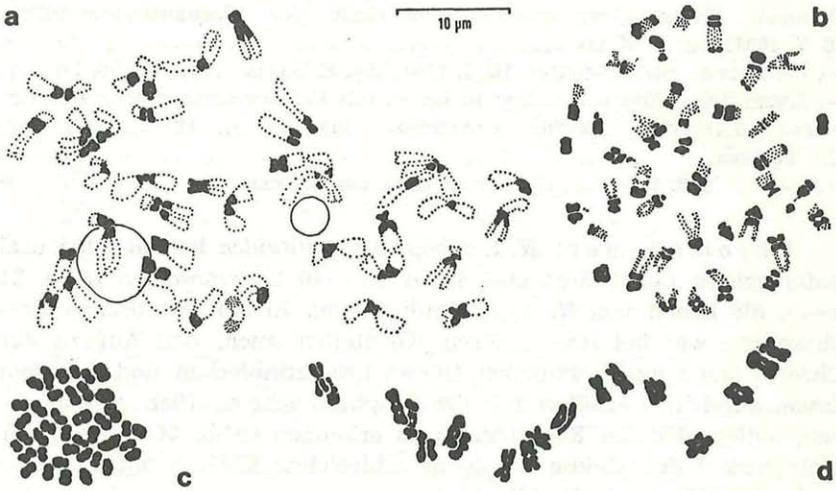


Abb. 21. *Nigritella lithopolitana* subsp. *lithopolitana*. — a–c mitotischer Kernzyklus ($2n = 40$). — a mittlere Prophase. — b späte Prophase. — c Metaphase. — d Meiose, Metaphase I mit 20 Bivalenten, stark gequetscht. a, b Koralpe, c, d Petzen.

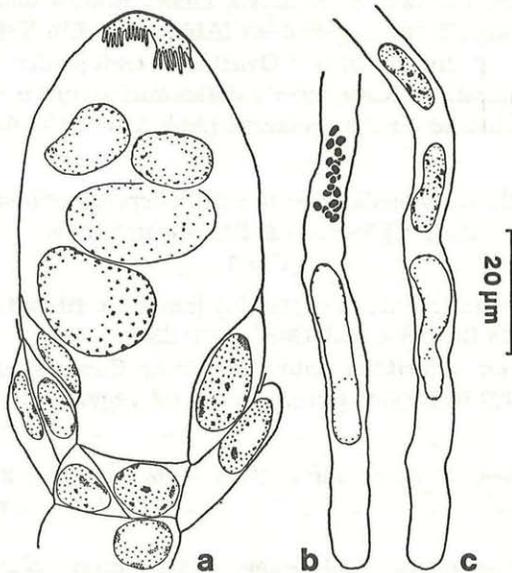


Abb. 22. *Nigritella lithopolitana* subsp. *lithopolitana*, Koralpe. — a Nuzellus mit reifem ES. — b Pollenschlauchspitze mit vegetativem Kern und mitotischer Metaphase im generativen Kern (zweite Pollenmitose). — c Pollenschlauchspitze mit vegetativem Kern und den zwei Spermakernen.

Ostalpen, Karawanken, Hochobir, oberhalb der Eisenkappeler Hütte; 18. 7. 1984; leg. E. KLEIN	2n = 40
—, —, Petzen, Knieps-Sattel; 18. 7. 1984; leg. E. KLEIN	n = 20, 2n = 40
—, Lavanttaler Alpen, Koralpe; in Rasen mit <i>Festuca varia</i> , <i>Carex sempervirens</i> , <i>Astragalus frigidus</i> , <i>Tanacetum clusii</i> u. a.; 18. 7. 1984; leg. H. TEPPNER	2n = 40
—, —, —, 16. 8. 1984; leg. H. TEPPNER & O. GROLLEGGER	n = 20

Chromosomen: *N. l.* subsp. *lithopolitanica* hat an allen drei untersuchten Lokalitäten einheitlich $2n = 40$ Chromosomen (Abb. 21 a—c), die denen von *N. nigra* ähnlich sind. In der mitotischen Prophase ist, wie bei den anderen Nigritellen auch, der Aufbau der Chromosomen aus proximalen Heterochromatinblöcken und aus dem davon durch den größten Teil der Prophase sehr deutlich verschiedenen, hellen, distalen Euchromatin zu erkennen (Abb. 21 a, b). In der Metaphase I der Meiose wurde in zahlreichen EMZ normale Meiose beobachtet (20 Bivalente, Abb. 21 d).

Makrosporangese und Gametogenese: Meiose und Tetradenbildung gleichen den Verhältnissen bei *N. nigra*, ebenso die Makrogametogenese. In den Fruchtknoten von bestäubten, nach der Anthese stehenden Blüten wurden im Bau mit *N. nigra* übereinstimmende, reife ES mit zwei Synergiden, einem Eikern und einem polyploiden, chalazalen Kern angetroffen (Abb. 22 a). Ein Teil der ES war bereits befruchtet. In frei in der Ovarhöhle endigenden Pollenschläuchen waren generativer Kern, zweite Pollenmitose (mit $n = 20$ Chromosomen, Abb. 22 b) und die Spermkerne (Abb. 22 c) zu beobachten.

4.2. *N. lithopolitanica* RAVNIK subsp. *corneliana*
(BEAUV.) TEPPNER & KLEIN, comb. nov.

Abb. 1

Basionym: *Nigritella nigra* (L.) REICHENB. fil. subsp. *corneliana* BEAUVERD 1925 in Bull. Soc. bot. Genève 17: 336.

Synonym: *Nigritella rubra* (WETTST.) RICHTER var. *corneliana* (BEAUV.) Soó 1933 in Repert. Spec. nov. Regni veget., Sonderbeifeht A 2, p. 268.

Westalpen, Italien, Piemont, Susa, Colle delle Finestre; 8. 7. 1984; leg. K. ROBATSCH

n = 20, 2n = 40

Chromosomen: Mitotische Metaphasen zeigen ebenfalls $2n = 40$ Chromosomen (Abb. 23 a). In der Meiose wurde in vielen EMZ regelmäßiger Verlauf mit $n = 20$ Bivalenten beobachtet (Abb. 23 b); gelegentlich kommen jedoch auch Störungen vor, so wurden einmal zwei Univalente festgestellt (Abb. 23 c).

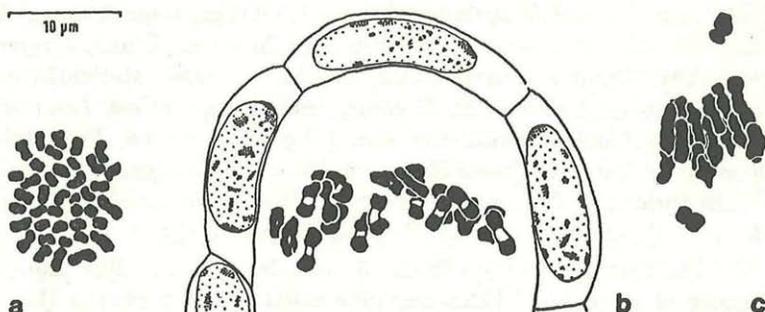


Abb. 23. *Nigritella lithopolitanica* subsp. *corneliana*, Colle delle Finestre. — a mitotische Metaphase ($2n = 40$). — b Metaphase I im Nuzellusscheitel mit 20 Bivalenten. — c Metaphase I mit zwei polwärts verlagerten Univalenten.

Makrosporogenese und Gametogenese: Tetraden werden in den Nuzelli in gleicher Weise gebildet wie bei *N. nigra* und der vorigen Unterart. Die Embryosackentwicklung konnte (in nicht bestäubten Blüten) bis zum vierkernigen ES verfolgt werden; vereinzelt angetroffene Mitose-Platten hatten $n = \text{ca. } 20$ Chromosomen. Es gab bis zu diesen Stadien keine auffallend vergrößerten Zellen am Nuzellusscheitel. Spätere Entwicklungsstadien waren in der zur Verfügung stehenden Fixierung noch nicht vorhanden.

5. *Nigritella stiriaca*

(K. RECH.) TEPPNER & KLEIN stat. et. comb. nov.

Abb. 8—11

Basionym: *Gymnadenia rubra* WETTST. var. *stiriaca* K. RECHINGER 1906 in Mitt. naturwiss. Ver. Steierm. 42: 148.

Synonyme: *Gymnadenia miniata* (CRANTZ) HAYEK var. *stiriaca* (K. RECH.) HAYEK 1956 in Fl. Steiermark 2 (2): 133. — *Nigritella rubra* (WETTST.) RICHTER lus. *stiriaca* (K. RECH.) Soó 1933 in Repert. Spec. nov. Regni veget., Sonderbeiheft A 2, p. 268.

Holotypus: Flora von Aussee, Saarstein; 23. Juni 1904; leg. Lily FAVARGER (G).

Die von K. RECHINGER in K. RECHINGER & Lily RECHINGER 1906: 148 in der Rangstufe der Varietät erstmals beschriebene Sippe kommt nach deren Angaben im Salzkammergut auf dem Sarstein bei Aussee zusammen mit *N. nigra* und *N. miniata* vor. Dies ließ sich bei der Nachsuche 1984 bestätigen. *N. stiriaca* wächst hier in flachgründigen *Carex sempervirens*-*Sesleria varia*-Rasen, die zerstreut von niederen Zwergsträuchern (*Rhododendron hirsutum*, *Vaccinium vitis-idaea*) durchsetzt sind; weitere unmittelbare Begleiter sind *Achillea clavinae*,

Agrostis rupestris, *Alchemilla anisiaca*, *Alchemilla vulgaris* agg., *Anthoxanthum alpinum*, *Aster bellidiastrum*, *Carex capillaris*, *Erigeron polymorphus*, *Galium anisophyllum*, *Gentiana clusii*, *Helianthemum alpestre*, *Homogyne alpina*, *H. discolor*, *Juncus monanthos*, *Leontodon hispidus*, *Pedicularis rostrato-capitata*, *Pinguicula alpina*, *Poa alpina*, *Polygonum viviparum*, *Potentilla aurea*, *Ranunculus alpestris*, *R. montanus*, *Russula* sp., *Selaginella selaginoides*, *Silene acaulis*, *Thymus polytrichus*, *Tofieldia calyculata*, *Trifolium repens* (+) u. a.

Der Habitus der Blütenstände ähnelt *N. miniata*. Für Längenmessungen standen nur Blüten aus dem mittleren und oberen Bereich der Blütenstände zur Verfügung; danach beträgt die Länge der Lippe zwischen 5,5—6,5 mm und die Breite der ausgebreiteten Lippe liegt über der Hälfte der Lippenlänge. An der von außen betrachteten Lippe liegt der sattelförmig verengte Abschnitt zwischen ca. 1,5—3 mm



Abb. 24. *Nigritella stiriaca*, Sarstein, mitotische Metaphase mit $2n = 80$ Chromosomen.

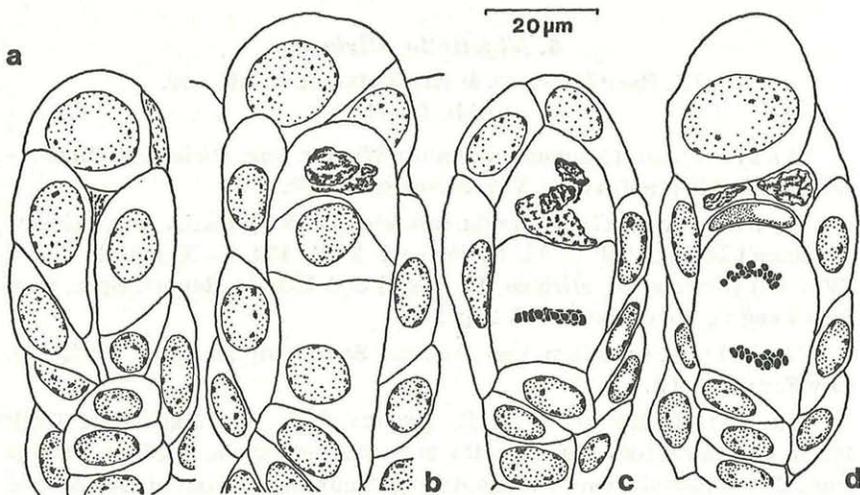


Abb. 25. *Nigritella stiriaca*, Sarstein. — Nuzelli mit embryogenen Nuzelluszellen; mit Ausnahme von b zur Gänze vom inneren Integument eingeschlossen. — a EMZ fast völlig von Nuzelluszellen verdrängt. — b Nucellus mit Makrosporentetrade. — c Metaphase der ersten Mitose im ES. — d Anaphase der ersten Mitose im ES.

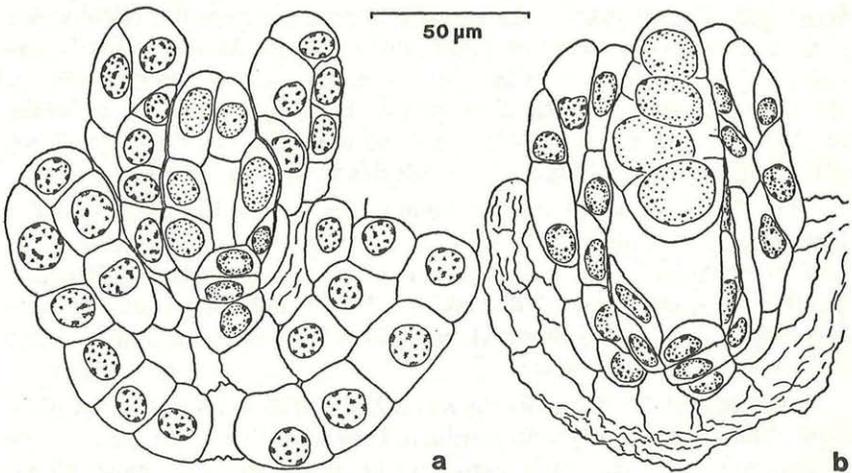


Abb. 26. *Nigritella stiriaca*, Sarstein. Samenanlagen im optischen Schnitt. — a Samenanlagen mit frühzeitig (vor Eintritt in die Teilungen) degenerierter EMZ und embryogenen Zellen im Nuzellus. — b weitgehend ausgewachsene Samenanlage mit Nuzellarembryo; Kerne im äußeren Integument degeneriert.

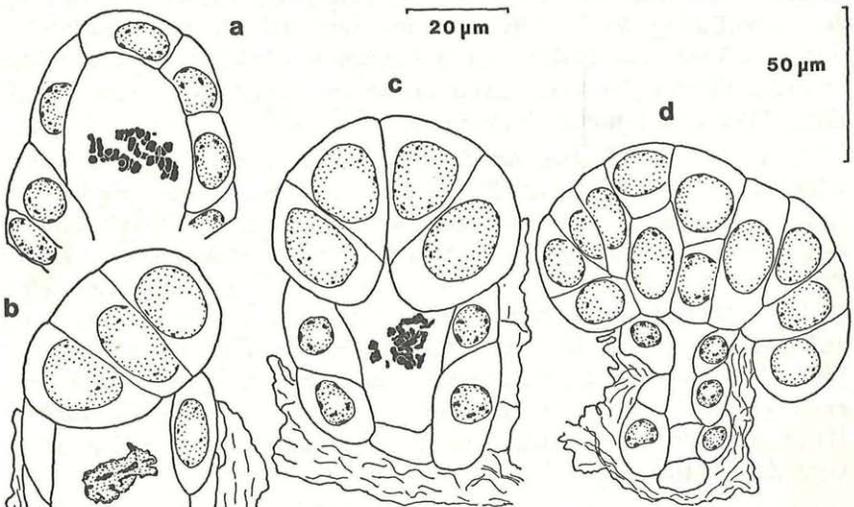


Abb. 27. *Nigritella stiriaca*, Sarstein. — Frühe Degeneration der EMZ und nackte Nuzellarembryonen. — a EMZ auf dem Stadium der Metaphase I degenerierend. — b—d vor der Zellteilung degenerierte EMZ, an der Spitze der kollabierten Integumente und des degenerierten Nuzellus unterschiedlich große Nuzellarembryonen.

über dem Lippengrunde und auf der Innenseite sind die Ränder der eingerollten Lippe einander meist auf weniger als Säulenbreite genähert. Die übrigen Perigonblätter, besonders die seitlichen, spreizen ab. Die seitlichen Sepalen sind relativ breit und deutlich dreieckig, die Petalen sind viel schmaler als diese und sind erst in der unteren Hälfte so breit oder wenig schmaler als das vordere Sepalum.

Die Blütenfarbe ist rosa mit einem deutlichen lila Stich und der Gradient der Farbintensität geht von der weißen Spitze zur intensiv gefärbten Basis. Beim Aufblühen sind nur die Spitzen der Perigonblätter weiß; später wird die apikale Hälfte hell, wodurch der „gesprenkelte“ (variegated) Eindruck entsteht, von dem RECHINGER in seiner Originalbeschreibung sprach.

Auf Grund der Chromosomenzahl ($2n = 80$, siehe unten) ist diese Sippe keinesfalls *N. nigra* zuzuordnen. Dies wird durch die für *N. nigra* überdurchschnittlich stark sattelförmig verengte und stark eingerollte Lippe unterstützt. Andererseits haben wir auch Bedenken, die Sippe als eine Farbvarietät von *N. miniata* anzusprechen. Einer der Gründe liegt in der sehr breiten Lippe, weiters in den *nigra*-artig breiten, dreieckigen Sepalen und den im Verhältnis dazu vor allem im apikalen Teil sehr schmalen Petalen. Die Kombination dieser Merkmale gibt eine relativ kurze Blüte mit verhältnismäßig breiten Organen, wie dies für *N. miniata* gänzlich untypisch ist. Überdies ist der geschilderte Farbgradient bisher nur bei *N. nigra* gefunden und von VOLLMANN 1901: 103 aus Bayern beschrieben worden sowie aus dem Gebiet der Seiser Alm in Südtirol allgemein bekannt (vgl. KLEIN 1978: Abb. 3 und 4, UHLIG 1971).

Da sich diese Sippe vom Sarstein keiner anderen *Nigritella*-Art widerspruchsfrei zuordnen läßt, betrachten wir sie als eine selbständige Art. Sie ist bisher einzig vom Sarstein mit Sicherheit bekannt. RECHINGER & RECHINGER weisen zwar darauf hin, daß FLEISCHMANN dieselbe Sippe auf dem Gamsfelde, auf der dem Sarstein gegenüberliegenden Seite des Trauntales, beobachtet habe und SCHULZE 1902: 69 beruft sich auf „zwei ganz licht blühende Pflanzen im Angerkaar des Gamsfeld im Salzkammergut FLEISCHMANN!“ Bisher konnte jedoch kein entsprechender Herbarbeleg aufgefunden werden. In W liegt nur ein Bogen von FLEISCHMANN mit der Fundortsangabe Angerkaar, der jedoch Gymnigritellen trägt.

Ostalpen, Nördliche Kalkalpen, Salzkammergut, Sarstein bei Aussee, flachgründige Rasen (Begleitflora siehe oben); 10. 8. 1984; leg. H. TEPPNER $2n = 80$

Chromosomen: Von den beiden photographierten Individuen (Abb. 9, 10) wurden einige Blüten für karyologische Zwecke fixiert.

Beide Pflanzen zeigten $2n = 80$ Chromosomen (Abb. 24) und sind damit gegenüber *N. nigra* und *N. lithopolitanica* tetraploid. *N. stiriaca* enthält die selben Chromosomentypen wie die diploiden Arten und die großen Chromosomen liegen in einem ähnlichen Verhältnis vor.

Makrosporogenese, Makrogametogenese und Nuzellarembryonie: Die Analyse der Samenanlagenentwicklung zeigt, daß Makrosporogenese und Makrogametogenese frühzeitig abgebrochen werden können und daß Embryonen aus Nuzelluszellen entstehen. Im Einzelnen ist offenbar eine große Variabilität gegeben; wenn auch wegen des geringen Materials nicht alle Stadien verfolgt werden konnten, zeichnet sich doch ab, daß die Entwicklung vor allem zwei, durch Übergänge verbundene Wege einschlagen kann.

Einmal läuft die Meiose in den EMZ in den meist tief in den Integumenten geborgenen Nuzelli zu Ende und es wird wie bei *N. nigra* eine Makrosporentetrade gebildet. (Abb. 25 b); selten wurde in der chalazalen Zelle noch das Einsetzen der ES-Entwicklung (erste Teilung des ES-Kernes, Abb. 25 c und d) beobachtet. Schon während der Makrosporogenese vergrößern sich eine oder mehrere Nuzelluszellen und werden zu embryogenen Zellen (Embryoinitialen, Abb. 25 b—d), die fortschreitend den Platz der degenerierenden Makrosporen bzw. ES einnehmen. Das Ergebnis sind im inneren Integument eingeschlossene, oder etwas durch die Mikropyle hinausgedrängte Nuzellarembryonen (Abb. 26 b), die einzeln oder zu mehreren in einer Samenanlage vorhanden sein können.

In anderen Samenanlagen setzt die Degeneration schon auf dem Stadium der EMZ zur Metaphase I oder noch früher ein (Abb. 27) und schon die EMZ wird durch embryogene Zellen aus dem Nuzellusscheitel ersetzt. Dies spielt sich zu einem Zeitpunkt ab, zu dem der Nuzellus noch das innere Integument überragt. In weiterer Folge kollabieren und degenerieren die Zellen der Integumente und der Samenanlagenbasis, sodaß die Embryonen völlig nackt im Ovar liegen (Abb. 27 b—d)! Ein Mittelding zwischen beiden Wegen ist z. B. dann gegeben, wenn in einem von Integumenten umhüllten Nuzellus schon die EMZ degeneriert (Abb. 25 a, 26 a).

So sind in den Fruchtknoten bereits während der späten Anthese Nuzellarembryonen von beträchtlicher Größe vorhanden. Eine genauere Zeitangabe ist leider nicht möglich, da nicht mit markierten Blüten gearbeitet werden konnte. Samenanlagen in Fruchtknoten ohne Pollenschläuche und in solchen mit bis in Mikropylen reichenden Pollenschläuchen zeigten ähnliche Stadien. Die Pollenschläuche können nur vom Pollen einer tetraploiden *Nigritella* stammen, da *N. nigra* in der Nähe erst am Beginn der Anthese stand.

6. *Nigritella miniata* (CRANTZ) JANCHEN

Abb. 12—14

N. miniata hat im voll erblühten Zustand einen \pm zylindrischen Blütenstand, rubinrote Blüten und eine meist als tütenförmig eingerollt bezeichnete Lippe. Das Zueinanderneigen der Lippenränder kann jedoch in ein und demselben Blütenstand in erheblichem Umfange schwanken; meist nähern sich die Lippenränder auf Säulenbreite oder noch stärker. Von außen betrachtet ist die Lippe meist im Bereich von ca. 1,5—2,5 mm über dem Grunde deutlich sattelförmig verschmälert. Die Petalen haben im allgemeinen ähnliche Breite und Länge wie das vordere Sepalum und sind wenig schmaler als die seitlichen Sepala. Durch die diskutierten Merkmale und die Chromosomenzahl ($2n = 80$, siehe unten) ist *N. miniata* unseres Erachtens eindeutig von *N. nigra* verschieden und im Gegensatz zur Meinung von MOORE 1980: 332 in der Flora Europaea als selbständige Art zu bewerten. Möglicherweise kommt, sollte sich das an breiterem Material bestätigen, nach den Untersuchungen von HAAS 1977 überdies ein Samenmerkmal zur Unterscheidung beider Arten hinzu: Bei *N. miniata* sind die Außenwände der Testazellen glatt, während diese bei *N. nigra* mit teilweise vernetzten Querrippen besetzt sind. Von *N. l. subsp. lithopolitanica*, mit der sie z. T. im selben Gebiet vorkommt, ist *N. miniata* wieder durch die rubinrote Blütenfarbe, die schmalen Sepalen und die Chromosomenzahl verschieden.

Ostalpen, Nördliche Kalkalpen, Salzkammergut, Sarstein bei Aussee; 10. 8. 1984; leg. H. TEPPNER $2n = 80$
 —, —, Hochschwabgruppe, beim Sackwiesensee, ca. 1425 m, Kalk; in einer Rasenkante mit *Carex sempervirens*, *Festuca nigrescens*, *Betonica alopecu-ros*, *Carduus defloratus*, *Poa alpina* u. a.; 15. 8. 1984; leg. H. TEPPNER .. $2n = 80$
 —, —, —, Trenchtling, ca. 1820 m, in *Agrostis alpina*-Rasen mit *Polygonum viviparum*, *Antennaria dioica*, *Aster alpinus* u. v. a.; 8. 8. 1984; leg. H. TEPPNER $2n = 80$
 —, —, —, —, ca. 1895 m, Kalk; Rasen am Hang einer kleinen Doline mit *Carex sempervirens*, *Sesleria varia*, *Calamintha alpina*, *Dianthus alpinus*, *Ranunculus hybridus*, *Androsace chamaejasme* u. a.; 8. 8. 1984; leg. H. TEPPNER $2n = 80$
 —, Cetische Alpen, Grazer Bergland, Osser, ca. 1540 m; 5. 7. 1984; leg. E. KLEIN $2n = \text{ca. } 80$
 —, Lavanttaler Alpen, Koralpe, nach Osten gerichtete Hänge im Gebiet des Seokopfes, ca. 1960 m; flachgründige Rasen mit *Sesleria varia*, *Leontodon hispidus*, *Festuca varia*, *Hedysarum hedysaroides* u. a.; 18. 7. 1984; leg. H. TEPPNER $2n = 80$

Chromosomen: Die einzige bisherige Chromosomenzählung stammt von HEUSSER 1938: 588 (Material aus Graubünden, $2n = 80$). Da alle eigenen Zählungen ebenfalls $2n = 80$ ergaben (Abb. 28), kommt

der *N. miniata* wohl durchgehend diese Zahl zu. Die großen Chromosomen treten in ca. 8 Paaren und damit in einem ähnlichen Prozentsatz wie in den diploiden Arten auf. Auch die übrigen Chromosomentypen ähneln denen der diploiden Arten; chromosomenmorphologische Analysen, die über die Darstellung in Abb. 28 a hinausgehen, waren leider nicht möglich. In der Meiose werden in der Metaphase I neben Bivalenten Multi- und Univalente gebildet, Zählungen waren in diesem Stadium nicht möglich.

Makrosporogenese, Makrogametogenese und Nuzellarembryonie: Die Meiose in den EMZ ist fast immer durch Multi- und Univalentbildung sowie deren Folgen gestört (Abb. 30 b, d, 31 a), läuft aber zu Ende (Abb. 30 c, d), sodaß eine Makrosporentetrade — wie bei den diploiden Arten — entsteht. Die ersten Schritte der ES-Entwicklung können ablaufen. Einige Male waren zweikernige ES zu sehen (Abb. 31 a), selten das vierkernige Stadium (Abb. 31 b); spätere Stadien wurden nicht beobachtet. Daneben kommt es häufig zu früher Degeneration der EMZ, nämlich schon vor Eintritt in die Meiose oder zumindest vor der ersten Zellteilung.

Vor oder während der Meiose vergrößern sich eine oder mehrere Zellen des Nuzellusscheitels und werden zu embryogenen Zellen (Abb. 29 a, 30), die zunehmend den Platz der degenerierenden EMZ oder der Makrospore bzw. des ES einnehmen (Abb. 31). Die nicht embryogenen Zellen des Scheitels degenerieren wie die entsprechenden Zellen der diploiden Arten (Abb. 31 b). Je früher die EMZ degenerieren, desto schmaler ist — wie bei den anderen tetraploiden Arten — der in der Nuzellusbasis verbleibende Raum, der dann oft nicht von Embryonen ausgefüllt werden kann (Abb. 31 d; vgl. Abb. 25 a, 26 a, 27, 34). Bei späterer Degeneration kann der nun breitere Raum schließlich fast oder ganz bis zu seinem Grunde von Embryonen eingenommen werden (Abb. 29 b, 31 b, c).

Das anfangs kurze innere Integument kann bereits ab Pachytän bis Interkinese so lang oder länger sein als der Nuzellus; ist die Makrosporentetrade gebildet, kann es diesen schon um Nuzelluslänge überragen. Durch diesen guten Einfluß entwickeln sich die Embryonen innerhalb der Integumente und auch aus einer Spitzenzelle entstandene wachsen bzw. proliferieren zwangsläufig zur Nuzellusbasis. Selten stecken Embryonen in der Mikropyle oder entwickeln sich gar außerhalb der Integumente. Auf das Entstehen nackter Embryonen in einem mit *N. stiriaca* vergleichbaren Ausmaß gibt es keine Hinweise.

Besonders hervorgehoben sei, daß mehrfach Samenanlagen voller Nuzellarembryonen in Blüten gefunden worden sind, die noch beide Pollinarien enthielten, keine Massulae auf den Narben hatten und in deren Fruchtknoten keine Pollenschläuche nachzuweisen waren.

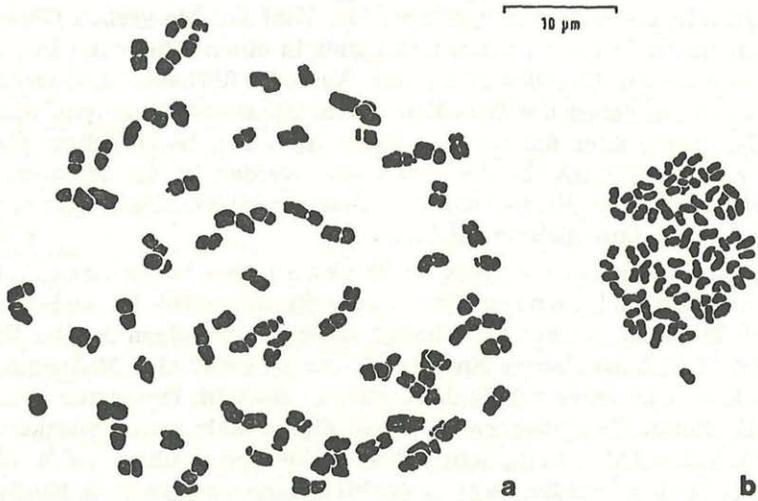


Abb. 28. *Nigritella miniata*, mitotische Metaphase. — a aus embryogener Zelle, Trenchtling. — b aus Integument, Korralpe.

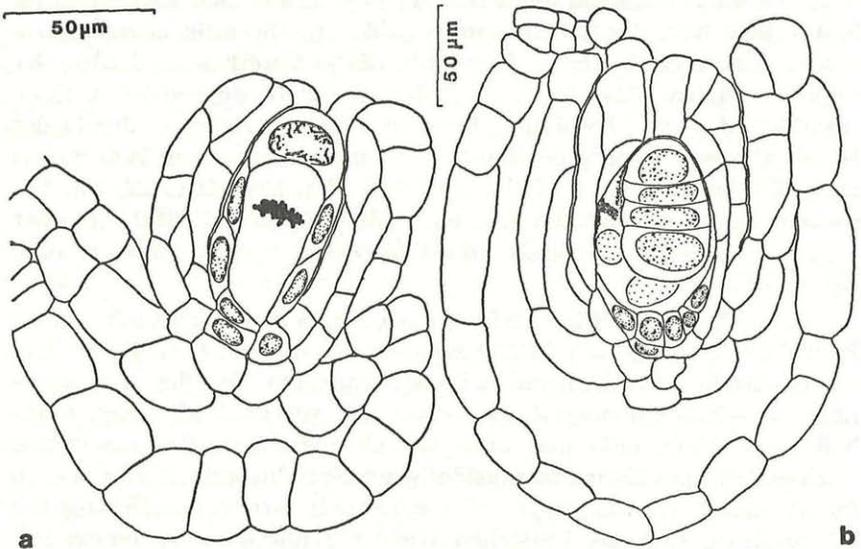


Abb. 29. *Nigritella miniata*. Samenanlagen im optischen Schnitt. Zellkerne in allen Zellen vorhanden, jedoch nur im Bereich des Nuzellus gezeichnet. — a mit EMZ in Metaphase I und embryogener Nuzelluszelle. — b mit Nuzellarembryonen, einer davon ausgezeichnet. — a Trenchtling, b Sackwiesensee.

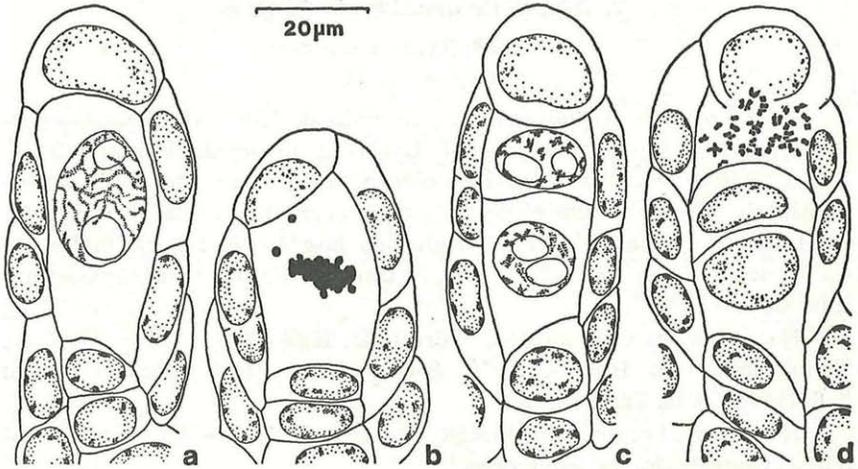


Abb. 30. *Nigritella miniata*, Makrosporogenese und Bildung embryogener Nuzelluszellen (vergrößerte Zellen im Nuzellusscheitel). — a EMZ im Pachytan. — b Metaphase I. — c Dyade, Prophase II. — d oberer Dyadenkern in später Prophase, mit $n = \text{ca. } 44$ Chromosomen; untere Dyadenzelle bereits geteilt. — a—c Koralle, d Trenchtling.

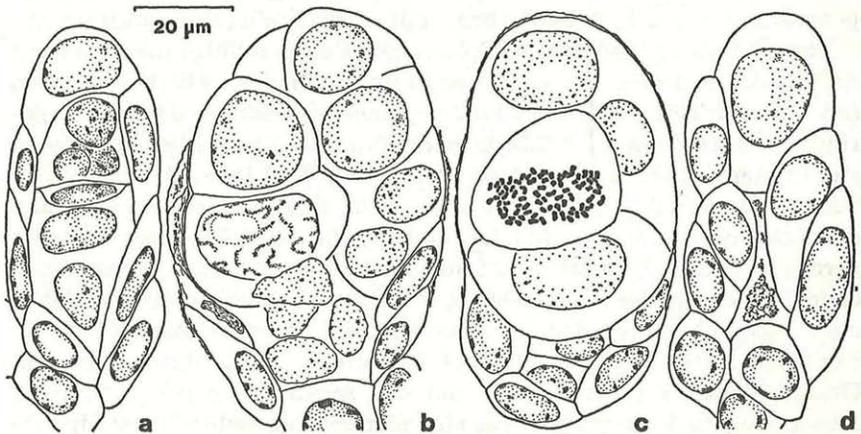


Abb. 31. *Nigritella miniata*, Makrogametogenese und Nuzellarembryonen. — a Nuzellus mit zweikernigem ES; neben dem zweiten Makrosporenkern von oben ein Mikronukleus. — b Nuzellus weitgehend von Nuzellarembryonen erfüllt; am Grunde zusammengedrängt der vierkernige ES. — c Nuzellus mit embryogenen Zellen, die den Platz des ES zur Gänze eingenommen haben. Zellgrenzen z. T. nicht erkennbar; in einer embryogenen Zelle eine mitotische Metaphase mit $2n = 80$ Chromosomen. — d Nuzellus mit frühzeitig degenerierter EMZ. — a, d Trenchtling, b Sarstein, c Sackwiesensee.

7. *Nigritella archiducis-joannis*

TEPPNER & KLEIN, spec. nov.

Abb. 4—7, 12

Diagnosis: Inflorescentia semiglobosa. Flores in alabastro percarnei, per anthesin dilute carnei. Labellum et sepala lateralia 8 mm longa. Sepala lateralia a labello apice paulum recurvato valde divergentia. Sepalum anticum et petala stricte porrecta, labello fere appressa. Labellum canaliculatum, marginibus lateralibus approximatis vel obtegentibus per $\frac{2}{3}$ vel $\frac{3}{4}$ longitudinem labelli. Chromosomatum numerus $2n = 80$.

Holotypus: Ostalpen, Nördliche Kalkalpen, Totes Gebirge, Tauplitzalm, ca. 1970 m, Kalk, S-exponierte, flachgründige Rasen; 3. 8. 1984; leg. H. TEPPNER (GZU).

Habitatio: In montibus Styriae superioris, 'Totes Gebirge', locis dictis, 'Tauplitzalm' et 'Sumpereck'.

Icones: h. l. Fig. 4—7, 12.

Eponymie und Etymologie: Benannt zu Ehren von Erzherzog Johann von Österreich (Archidux Joannes), dem bedeutendsten Förderer der Wirtschaft und der Naturwissenschaften, nicht zuletzt auch der Botanik (vgl. WIDDER 1960, 1963), in der Steiermark.

Beschreibung: Blütenstand \pm halbkugelig. Blüten im Knospenzustand dunkel fleischfarben, mit fortschreitender Anthese zunehmend heller fleischfarben; Spitzen der Perigonblätter etwas stärker getönt als die Basis. Die Länge der Lippe und der seitlichen Sepalen (im unteren Teil des Blütenstandes gemessen) beträgt 8 mm, mit geringen Schwankungen aufwärts oder abwärts. Die seitlichen Sepalen stehen stark nach den Seiten ab (Abb. 6, 7), die Lippe ist im apikalen Teil etwas aufwärts gekrümmt (Abb. 5, 6). Das vordere Sepalum und die Petalen (die etwas schmaler sind als die seitlichen Sepalen) sind gerade vorgestreckt und liegen nahezu der Lippe an, wodurch eine enge Röhre gebildet wird (Abb. 6, 7 links). Die Blüte erscheint daher auch am Höhepunkt der Anthese weitgehend geschlossen (Abb. 5). Die Lippe ist, von außen betrachtet, im Bereich von 2—4 mm über dem Grunde deutlich verschmälert; von der Innenseite gesehen sind die Ränder der stark gerollten Lippe einander entlang $\frac{2}{3}$ bis $\frac{3}{4}$ der Lippenlänge stark genähert oder sie übergreifen einander (Abb. 7 rechts). Die Chromosomenzahl beträgt $2n = 80$.

Die neue Art ist bisher nur in der Obersteiermark auf Bergen im südöstlichen Salzkammergut und angrenzenden Ennstal nachgewiesen worden. Im Gebiet der Tauplitzalm kommt sie in kleinen Populationen teils alleine, teils zusammen mit *N. miniata* (Abb. 12) vor, auf dem Sumpereck ebenfalls zusammen mit anderen Nigritellen. *N. archiducis-joannis* ist durch die einheitlich helle Fleischfarbe der

Blüten, durch die wegen der großen Blüten (Lippe ca. 1 mm länger als bei *N. miniata*) sehr breiten, halbkugeligen Blütenstände und durch die weitgehend geschlossenen, nur eine enge Öffnung aufweisenden Blüten sofort von *N. miniata* und den anderen hellblütigen Nigritellen zu unterscheiden. Unter durchschnittlichen Individuen (das heißt abgesehen von extrem mastigen Exemplaren) ist *N. archiducis-joannis* die größtblütige Nigritella. In der Chromosomenzahl von $2n (= 4x) = 80$ stimmt sie mit *N. miniata* und *N. stiriaca* überein. Nach der Kenntnis der Embryologie (siehe unten) nimmt es nicht mehr wunder, daß in einer Mischpopulation mit *N. miniata* auf der Tauplitz keine Übergangsformen beobachtet worden sind.

Es bestehen keine Anhaltspunkte dafür, daß *N. archiducis-joannis* die „Traunlinie“ (vgl. VIERHAPPER 1924: 326—327) nach Westen überschreitet. Wieweit die übrigen Angaben für hellblütige Sippen aus den östlicheren Teilen der Nördlichen Kalkalpen unserer neuen Art zuzurechnen sind, ist z. Z. Gegenstand weiterer Untersuchungen.

N. archiducis-joannis wächst in flachgründigen, alpinen Rasen über Kalk; Begleiter waren auf der Tauplitz an einer Stelle *Carex sempervirens*, *Festuca norica*, *Soldanella alpina*, *Achillea clavinae*, *Galium anisophyllum*, *Homogyne discolor*, *Phyteuma orbiculare*, *Aster bellidiastrum*, *Heracleum austriacum* u. a.; an der Stelle mit beiden Nigritellen (Abb. 12) fanden sich *Sesleria varia*, *Carex sempervirens*, *Juncus monanthos*, *Festuca pumila*, *Achillea clavinae*, *Bartsia alpina*, *Carduus defloratus*, *Galium anisophyllum*, *Helianthemum alpestre*,

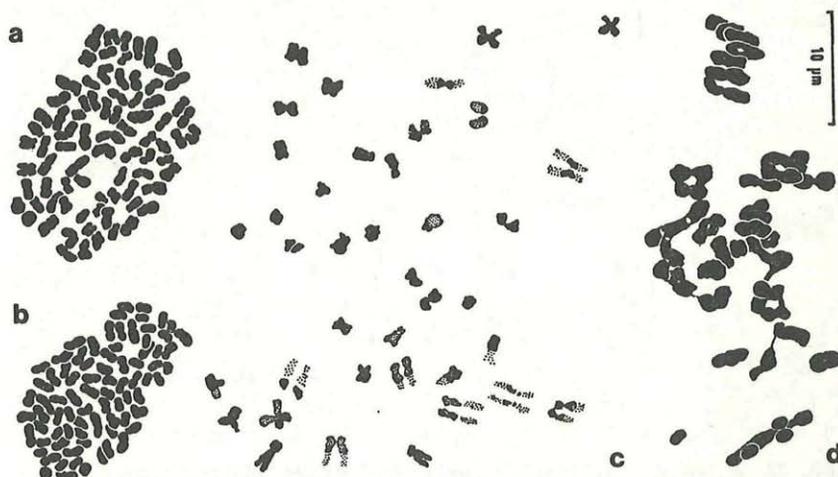


Abb. 32. *Nigritella archiducis-joannis*. — a, b mitotische Metaphase ($2n = 80$). — c erste Pollenmitose mit 39 Chromosomen, stark gequetscht. — d Metaphase I aus einer EMZ, mit Bi-, Tri-, Quadri- und Univalenten; nicht alle Komplexe deutbar. — a, c Tauplitz, b, d Sumpreck.

Homogyne discolor, *Pedicularis verticillata*, *Phyteuma orbiculare*, *Polygonum viviparum*, *Potentilla aurea*, *Selaginella selaginoides* u. a.

Ostalpen, Nördliche Kalkalpen, Totes Gebirge, Tauplitzalm, ca. 1970 m; Kalk, S-exponierte, flachgründige Rasen; 3. 8. 1984; leg. H. TEPPNER (Holotypus) $2n = 80$
 —, —, —, Sumpereck, S-Hang, ca. 1890 m; 22. 7. 1984; leg. S. EGGER $2n = 80$
 —, —, —, —; 2. 8. 1984; leg. D. ERNET (GJO) $2n = 80$

Chromosomen: *N. archiducis-joannis* ist ebenso wie die beiden vorhergehenden Arten tetraploid mit $2n = 80$ Chromosomen und hat ähnliche Chromosomen-Größe und -Form (Abb. 32 a, b).

Pollen und Mikrogametogenese: Meiosestadien in den PMZ standen nicht zur Verfügung. Die überaus großen Schwankungen in der Größe der Pollenkörner (20—45 μm), auch in ein und derselben Pollentetrade, deuten auf erheblich gestörte Meiose; zwei genau auszählbare erste Pollenmitosen mit 39 (Abb. 32 c) bzw. 37 Chromosomen beweisen dies ebenfalls.

Makrosporogenese, Makrogametogenese und Nuzellarembryonie: Die Meiosen in den EMZ weisen in der Metaphase I reichlich Multivalente neben Uni- und Bivalenten auf (Abb. 32 d, 33 a); sie sind dadurch erheblich gestört, laufen aber doch oft zu Ende, sodaß in den Nuzelli häufig Makrosporentetraden gebildet werden (Abb. 33). Der Eintritt der chalazalen Zelle in die erste ES-Entwicklung konnte nie beobachtet werden; es bleibt vorläufig offen,

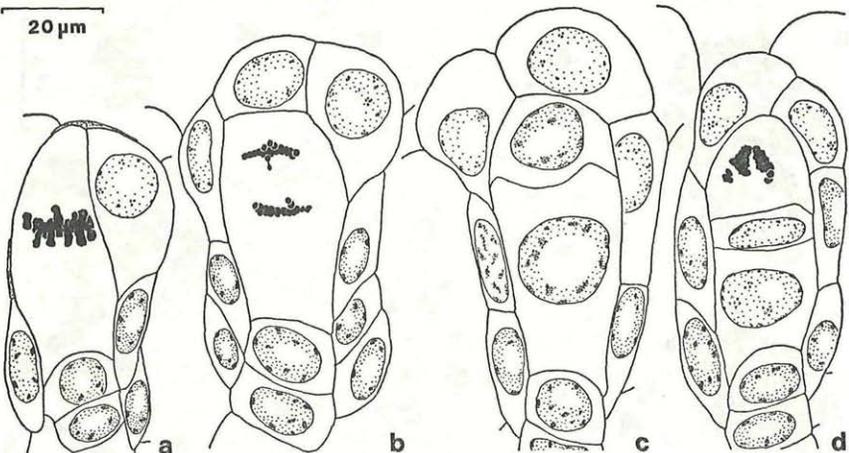


Abb. 33. *Nigritella archiducis-joannis*, Sumpereck, Makrosporogenese und Bildung embryogener Nuzelluszellen (vergrößerte Zellen am Nuzellusscheitel). Querlinien bezeichnen die Spitze des inneren Integumentes. — a EMZ in Metaphase I. — b Anaphase I. — c Interkinese (Dyade). — d Markosporentetrade.

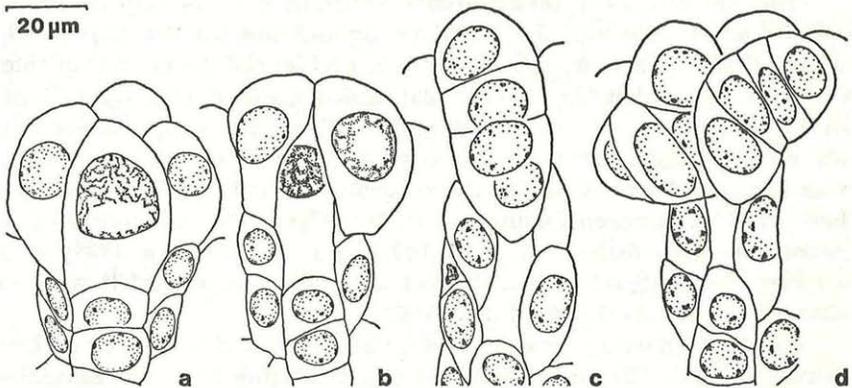


Abb. 34. *Nigritella archiducis-joannis*, Sumpereck, Bildung von Nuzellar-embryonen bei früher Degeneration der EMZ. Querlinien bezeichnen die Spitze des inneren Integumentes. — a Degeneration der EMZ im Pachytän. — b vor Eintritt in die Teilung degenerierte EMZ. — c EMZ völlig degeneriert, Nuzellarembryo in der Spitze der Samenanlage. — d drei Nuzellarembryonen in der Spitze der Samenanlage.

ob sie nie erfolgt, oder ob die zur Verfügung stehenden Blüten dafür noch zu jung waren. Oft wird die Entwicklung der EMZ jedoch viel früher, schon vor Eintritt in die Meiose (oder zumindest vor Eintritt in die Metaphase I) abgebrochen (Abb. 34). Auch hier werden Zellen des Nuzellusscheitels zu embryogenen Zellen, die in weiterer Folge ein bis mehrere Embryonen pro Samenanlage bilden. Die Entwicklung vollzieht sich im Schutze des inneren Integumentes, doch werden die Embryonen oft durch die Mikropyle hindurch etwas nach außen gedrängt. Den nackten Embryonen von *N. stiriaca* vergleichbare Stadien waren nie zu sehen, allerdings war das Material noch jung, es standen nur Blüten in Anthese zur Verfügung. Übrigens bildeten sich bei *N. archiducis-joannis* die Nuzellarembryonen ebenfalls in unbestäubten Blüten.

8. Diskussion

Chromosomenzahlen: Die niedrigste Chromosomenzahl in der Gattung *Nigritella* sowie in der nahe verwandten Gattung *Gymnadenia* beträgt $2n = 40$. Man kann wohl annehmen, daß die haploide Zahl von $n = 20$ eine sekundäre (paläopolyploide) Grundzahl darstellt; die gelegentlich zu beobachtenden Unregelmäßigkeiten der Meiose bei *N. nigra* und *N. lithopolitanica* würden gut zum Vorhandensein von vier homologen oder homoeologen Chromosomen passen, wären allerdings genauso durch Translokationen erklärbar.

Auf der Basis der sekundären Grundzahl $x = 20$ sind *N. lithopolitanica* und die alpine *N. nigra* diploid mit $2n (= 2x) = 40$, während *N. stiriaca*, *N. miniata* und *N. archiducis-joannis* tetraploide Chromosomenzahlen ($2n = 4x = 80$) besitzen. Für die *N. nigra*-Sippe in Skandinavien wird $2n = 64$ angegeben; diese Zahl dürfte am ehesten als eine Aneuploidzahl auf der triploiden Stufe zu verstehen sein, was schon GUSTAFSSON 1947: 226 angenommen hat. Die einzigen bisherigen Chromosomenzählungen aus den Alpen, die mit unseren Ergebnissen übereinstimmen, sind diejenigen von HEUSSER 1938; dies sei besonders betont, da gerade Zahlen HEUSSERS angezweifelt worden sind (HESS, LANDOLT & HIRZEL 1967: 618).

Makrosporangese und Makrogametogenese: Die Entwicklung der Samenanlagen aus den Plazenten bzw. die Entwicklung des Embryosackes bedarf bei vielen Orchideen eines induzierenden Anreizes von Seiten des auf der Narbe keimenden Pollens bzw. männlichen Gametophyten (WIRTH & WITHNER 1959: 161, RUTISHAUSER 1967: 146). Bei allen Nigritellen erfolgt die Entwicklung der Samenanlagen bis zur Embryosackmutterzelle bereits in der geschlossenen Knospe und daher auf jeden Fall autonom. Der Eintritt in die Makrosporangese (Meiose) und der Eintritt der chalazalen Makrospore in die Makrogametogenese (bei den diploiden Arten die Entwicklung bis zum reifen Embryosack) erfolgen ebenfalls autonom; in einem Falle wurden die ersten Meiosestadien schon in vor der Anthese stehenden Blütenknospen beobachtet; bei *N. nigra*, *N. miniata* und *N. archiducis-joannis* konnte die ganze Reihe der Entwicklungsstadien in unbestäubten Blüten verfolgt werden; bei den übrigen Arten sprechen fragmentarische Beobachtungen für übereinstimmende Verhältnisse. Die Entwicklung der Samenanlagen eines Gynöziums erfolgt übrigens nicht synchron, sondern bei allen Arten sehr ungleichmäßig, sodaß viele verschiedene Stadien nebeneinander vorkommen.

Im Zuge der Meiose entsteht zuerst eine Dyade mit einer kleineren mikropylaren und einer größeren chalazalen Zelle; letztere ergibt im zweiten Teilungsschritt eine kleine obere und eine größere untere Zelle; nur diese wird zur funktionierenden Makrospore. Die obere Dyadenzelle teilt sich, meist ein wenig später als die untere, durch eine schräge bis längs stehende Wand; lediglich ein einziges Mal, bei *N. lithopolitanica* subsp. *corneliana*, wurde eine exakte lineare Tetrade beobachtet. Bei den diploiden Arten läuft die Makrosporangese stets zu Ende, bei den tetraploiden kann sie zu Ende laufen.

Die Embryosackentwicklung nach den *Polygonum*-Typ (mit für Orchideen bezeichnenden Reduktionen in der chalazalen Hälfte, WIRTH & WITHNER 1959: 165 ff., RUTISHAUSER 1969: 35) führt bei den diploiden Arten stets zu reifen, befruchtungsfähigen ES mit Fadenapparat, zwei Synergidenkernen, einem Eikern und meist einem tetraploiden (oder

allenfalls pentaploiden?) chalazalen Kern (für Einzelheiten vergl. das unter *N. nigra* Gesagte). In diesen ES werden die Eizellen normal befruchtet (der zweite Spermakern bleibt übrig), die Embryonen entstehen daher sexuell. Für *N. nigra* aus Südtirol hat bereits CHIARUGI 1929 Amphimixis angegeben.

Bei den tetraploiden Arten bricht die ES-Entwicklung vorzeitig ab, sofern es überhaupt dazu gekommen ist und nicht schon vorher die Makrosporogenese sistiert worden ist. Am weitesten, nämlich bis zum vierkernigen ES, kann die Entwicklung bei *N. miniata* und nach AFZELIUS 1928 auch bei der skandinavischen *N. nigra*-Sippe mit $2n = 64$ erfolgen. Offen bleibt natürlich die Frage, ob vereinzelt nicht doch funktionsfähige ES entstehen; am ehesten besteht ein diesbezüglicher Verdacht bei *N. stiriaca*. Ob auf diesem Wege lebensfähige Nachkommen möglich wären, bleibt wegen der gestörten Meiosen der Tetraploiden trotzdem zweifelhaft.

Nuzellarembryonie: Apomixis in Form von Nuzellarembryonie ist bei Orchideen schon mehrfach beobachtet worden (WIRTH & WITHNER 1959: 182—183, VEYRET 1974: 248, RUTISHAUSER 1967: 146—148). Nuzellarembryonen können autonom entstehen oder es ist eine von dem auf der Narbe keimenden Pollen ausgehende Induktion nötig. AFZELIUS 1928, der an der skandinavischen Sippe von *N. nigra* erstmals für die Gattung Nuzellarembryonie beschrieben hat, fand die Embryonen in Fruchtknoten ohne Pollenschläuche, schränkte aber später (1932) ein, daß der Pollen die Embryobildung möglicherweise doch fördere; FAGERLIND 1946: 74 stellte auf Grund eigener Untersuchungen klar, daß die Embryonen ohne Bestäubung reif werden. Bei den tetraploiden Nigritellen werden die Nuzellarembryonen ebenfalls *autonom* gebildet; Samenanlagen unbestäubter Blüten von *N. stiriaca*, *N. miniata* und *N. archiducis-joannis* waren voll damit.

Auf einem frühen Stadium, nämlich dem der EMZ vor oder während der Meiose, beginnen sich eine oder mehrere Zellen des Nuzellusscheitels zu vergrößern und werden zu embryogenen Zellen (Embryointialen); jede dieser Zellen wird zu einem mehrzelligen Embryo oder durch Teilung zu mehreren Embryonen, die früher oder später den Platz von EMZ oder ES ganz oder teilweise einnehmen.

Die Apomixis durch Nuzellarembryonie bringt hier nicht nur die Unabhängigkeit von Bestäubung und Befruchtung, sowie ein Überbrücken allfälliger Meiosestörungen, sondern vor allem auch eine ganz wesentliche Entwicklungs-Abkürzung, sodaß bereits während der Anthese Nuzellarembryonen von beträchtlicher Größe in den Fruchtknoten vorhanden sind. Diploide, sexuelle Arten haben um diese Zeit erst die ersten befruchtungsfähigen ES.

Evolution: Da noch viele Lücken in der Erforschung von Karyologie und Fortpflanzungsmodus der Nigritellen bestehen, seien

die bisherigen Ergebnisse nur zurückhaltend interpretiert. Sicher ist, daß die sexuellen Sippen mit der diploiden Chromosomenzahl von $2n = 40$, nämlich *N. lithopolitanica* und die alpine *N. nigra*, als die relativ ursprünglichsten anzusehen sind. *N. lithopolitanica* hat mit ihren Teilarealen in den Westalpen und den südöstlichen Ostalpen zweifellos Reliktcharakter. *N. nigra* ist in den Alpen sehr weit verbreitet. Sie findet sich weiters in den Pyrenäen, auf der Balkanhalbinsel und in den Karpaten; aus diesen letzteren Gebieten liegt bisher nur eine einzige Zählung für eine Population von der Jahorina bei Sarajevo vor (ENGELSKJÖN in ENGELSKJÖN & SKIFTE 1984: 138), die ebenfalls auf $2n = 40$ lautet. Darin kann man einen Hinweis darauf erblicken, daß die übrigen süd- und südosteuropäischen Populationen wahrscheinlich auch diploid sein werden.

Man darf wohl annehmen, daß die Potenz der höherploiden Sippen zur Nuzellarembryonie genetisch fixiert ist. Im Hinblick darauf wäre es von größtem Interesse zu prüfen, ob nicht schon bei den diploiden Arten neben sexueller Embryobildung gelegentlich auch Nuzellarembryonie möglich ist.

Die skandinavische *N. nigra*-Sippe („*N. nigra* f. *apomicta*“ GUSTAFSSON 1946: 74; vgl. z. B. TRALAU 1962: 204—206, BJÖRKBÄCK & al. 1976 und ENGELSKJÖN & SKIFTE 1984) ist jedenfalls sowohl hinsichtlich der Chromosomenzahl als auch des Fortpflanzungsmodus (Nuzellarembryonie) als abgeleitet anzusehen. Die ungefähr triploide Zahl von $2n = 64$ könnte über unreduzierte Gameten, über von zwei Spermakernen befruchtete Eizellen oder über Hybriden zwischen di- und tetraploiden Pflanzen entstanden sein.

Die tetraploiden ($2n = 80$) Nigritellen bilden alle Nuzellarembryonen. Die verbreitetste Art unter ihnen ist *N. miniata*, die in den Ostalpen, auf der Balkanhalbinsel und in den Karpaten vorkommt, allerdings ist sie nur aus den Alpen karyologisch untersucht. Die weite Verbreitung bedeutet nicht automatisch, daß sie die ursprünglichste Art unter den Tetraploiden sein muß, sie ist aber die Sippe, bei der die ES-Entwicklung vor dem Ersatz des ES durch Nuzellarembryonen am weitesten (Vierkernstadium) ablaufen kann. Die beiden anderen Tetraploiden, *N. stiriaca* und *N. archiducis-joannis*, haben nach gegenwärtiger Kenntnis nur sehr kleine Areale in den Nördlichen Kalkalpen (Salzkammergut und angrenzendes Ennstal) inne; allerdings ist erst ein sehr kleiner Teil der Nördlichen Kalkalpen auf derartige Sippen untersucht worden. An der weiteren Erforschung arbeiten wir zur Zeit. Unser Eindruck, daß die tetraploiden Sippen weit weniger variabel sind, als die diploiden, paßt gut zur apomiktischen Vermehrung der Tetraploiden.

Tetraploide dürften nach Hybridisierungsvorgängen zwischen Diploiden oder über Autotriploide entstanden sein, was für die vor-

handene Sippenzahl mehr als ausreichende Kombinationsmöglichkeiten ergäbe.

9. Schrifttum

- ADAMS H. H. 1959. Aspects of variation in the *Orchidaceae*. — In: WITHNER C. L., *The Orchids. A scientific survey*, p. 73—154. — New York.
- AFZELIUS K. 1928. Die Embryobildung bei *Nigritella nigra*. — *Svensk bot. Tidskr.* 22 (1—2): 82—91.
- 1932. Zur Kenntnis der Fortpflanzungsverhältnisse und Chromosomenzahlen bei *Nigritella nigra*. — *Svensk bot. Tidskr.* 26 (1—2): 365—369.
- 1943. Zytologische Beobachtungen an einigen Orchidaceen. — *Svensk bot. Tidskr.* 37 (3): 266—276.
- BAUMANN H. 1976. Zur Kenntnis der *Nigritella nigra* ssp. *corneliana* BEAUVERD aus den Südwestalpen. — *Mitt. Arbeitskreis heim. Orchid. Baden-Württemberg* 8: 2—13.
- & KÜNKELE S. 1982. Die wildwachsenden Orchideen Europas. — Stuttgart.
- BEAUVERD M. G. 1925. Le polymorphisme du *Nigritella nigra* (L.) RCHB. — *Bull. Soc. bot. Genève, sér. 2*, 17: 336—338.
- BENZ R. 1922. Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Österreichs. XI. Die Vegetationsverhältnisse der Lavanttaler Alpen. — *Abh. zool.-bot. Ges. Wien* 13 (2).
- BJÖRKBÄCK F., IMBY L., LIDBERG R., SJÖSTRÖM I. & ÖSTERDAHL L. 1976. Något om brunkullans (*Nigritella nigra*) utbredning och ekologi i Sverige. Exempel på ADB-anpassad katalogisering och bearbetning. — *Fauna och Flora* 71 (2): 49—60.
- CHIARUGI A. 1929. Diploidismo con amfimisissia e tetraploidismo con apomisissia in una medesima specie: „*Nigritella nigra* RCHB.“ — *Boll. Soc. ital. Biol. sperim.* 4 (6): 659—661.
- ENGELSKJÖN T. & SKIFTE O. 1984. Forekomsten av svartkurl, *Nigritella nigra*, i Nordreisa, Troms. — *Blyttia* 42: 138—142.
- FAGERLIND F. 1946. Sporogenesis, Embryosackentwicklung und pseudogame Samenbildung bei *Rudbeckia laciniata* L. — *Acta Horti bergiani* 14 (3): 39—90.
- FOURNIER P. 1961. Les quatre flores de la France, ... — Paris.
- GUSTAFSSON Å. 1946. Apomixis in higher plants. Part I. The mechanism of apomixis. — *Lunds Univ. Årsskr. N. F. Avd. 2*, 42 (3).
- 1947. — Part III. Biotype and species formation. — *Lunds Univ. Årsskr. N. F. Avd. 2*, 43 (12).
- HAAS N. F. 1977. Asymbiontische Vermehrung europäischer Erdorchideen. II. *Nigritella nigra* (L.) RCHB. f. und *Nigritella miniata* (Cr.) JANCHEN. — *Orchidee* 28 (2): 69—73.
- HAYEK A. v. 1956. Flora von Steiermark 2 (2). — Graz.
- HESS H. E., LANDOLT E. & HIRZEL R. 1967. Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete, 1. — Basel und Stuttgart.

- HEUSSER C. 1938. Chromosomenverhältnisse bei schweizerischen basitonnen Orchideen. — Ber. schweiz. bot. Ges. 48: 562—605.
- KELLER G & Soó R. v. 1933. Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes, 2 (Lief. 6—7). — In: Repert. Spec. nov. Regni veget., Sonderbeiheft A 2.
- KLEIN E. 1978. Die Farbvarietäten von *Nigritella* und den Arten der Subsektion *Moriones* der Gattung *Orchis* als Beispiel apochromer Serien. — Orchidee 29 (2): 71—78.
- KNABEN G. 1950. Chromosome numbers of Scandinavian arctic-alpine plant species. I. — Blyttia 8 (4): 129—155.
- & ENGELSKJÖN T. 1967. Chromosome numbers of Scandinavian arctic-alpine plant species II. — Acta Borealia, A. Sci. 21.
- LOVKA M., SUŠNIK F., LÖVE A. & LÖVE D. 1972. — In: LÖVE A., IOPB chromosome number reports XXXVI. — Taxon 21 (2—3): 337.
- MOORE D. M. 1980. *Nigritella* L. C. M. RICHARD. — In: TUTIN T. G. & al., Flora Europaea, 5. — Cambridge.
- RAVNIK V. 1978. Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Nigritella* RICH. IV. *Nigritella lithopolitanica* V. RAVNIK, spec. nov. — Acta bot. croat. 37: 225—228.
- RECHINGER K. & RECHINGER L. 1906. Beiträge zur Flora von Ober- und Mittelsteiermark. — Mitt. naturwiss. Ver. Steierm. 42: 142—169.
- RUTISHAUSER A. 1967. Fortpflanzungsmodus und Meiose apomiktischer Blütenpflanzen. — Protoplasmatologia 6 (F 3). — Wien, New York.
- 1969. Embryologie und Fortpflanzungsbiologie der Angiospermen. Eine Einführung. — Wien, New York.
- SCHULZE M. 1902. Nachträge zu „Die Orchidaceen Deutschlands, Deutsch-Oesterreichs und der Schweiz“ (IV). — Mitt. thüring. bot. Ver., N. F. 17: 37—75.
- Soó 1933. Siehe KELLER & Soó.
- TRALAU H. 1962. Die europäisch-arktisch-montanen Pflanzen. — Ber. schweiz. bot. Ges. 72: 202—235.
- UHLIG W. 1971. Orangerotes Kohlröschen, *Nigritella nigra* var. *fulva* R. KELLER. — Orchidee 22 (2): 65—67.
- VEYRET Y. 1974. Development of the embryo and the young seedling stages of Orchids. — In: WITNER C. L. (Ed.), The Orchids. Scientific studies, p. 223—265. — New York, London, Sydney, Toronto.
- VIERHAPPER F. 1924. Beiträge zur Kenntnis der Flora der Schweiz nebst vergleichend-pflanzengeographischen Betrachtungen über die Schweizer- und Ostalpen. — Veröff. geobot. Inst. Rübel Zürich 1: 311—361.
- VIS J. D. 1933. Iets over de cytologie der Orchideeën. — Handel. 240 Nederl. Nat. en Geneesk. Congr., p. 186—188.
- VOLLMANN F. 1901. Zur Juliflora des Allgäus. — Allg. bot. Z. 7 (6): 102—104.
- WIDDER F. 1960, 1963. Erzherzog Johann und seine Icones Plantarum. I, II. — Jb. Ver. Schutze Alpenpfl. und -Tiere 25: 104—117, 28: 16—33.
- WIRTH M. & WITNER C. L. 1959. Embryology and development in the Orchidaceae. — In: WITNER C. L. (Ed.), The Orchids. A scientific survey, p. 155—188. — New York.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1985

Band/Volume: [25_1](#)

Autor(en)/Author(s): Teppner Herwig, Klein Erich

Artikel/Article: [Karyologie und Fortpflanzungsmodus von Nigritella \(Orchidaceae-Orchideae\), inkl. N. archiducis-joannis spec. nov. und zweier Neukombinationen. 147-176](#)