

PHYTON

ANNALES REI BOTANICAE

VOL. 34, FASC. 2

PAG. 169–336

29. 12. 1994

Phyton (Horn, Austria)	Vol. 34	Fasc. 2	169–187	Vorausabdruck 30. 6. 1994
------------------------	---------	---------	---------	------------------------------

Nigritella carpatica (Orchidaceae-Orchideae) – ein Reliktendemit der Ost-Karpaten.

Taxonomie, Verbreitung, Karyologie und Embryologie

Von

Herwig TEPPNER*), Erich KLEIN**), Anton DRESCHER*) und
Michail ZAGULSKIJ***)

Mit 16 Abbildungen

Key words: *Nigritella carpatica* (ZAPALOWICZ) TEPPNER, KLEIN & ZAGULSKIJ, comb. nova, *Orchidaceae*. – B chromosome, chromosome numbers, karyology. – Embryology. – Distribution, ecology, endemics, morphology, taxonomy. – Flora of Eastern Carpathians, Europe.

Summary

TEPPNER H., KLEIN E., DRESCHER A. & ZAGULSKIJ M. 1994. *Nigritella carpatica* (Orchidaceae-Orchideae) – a relic endemic of the Eastern Carpathians. Taxonomy, distribution, karyology and embryology. – *Phyton* (Horn, Austria): 34 (2): 169–187, 16 figures. – German with English summary.

Nigritella carpatica (ZAPALOWICZ) TEPPNER, KLEIN & ZAGULSKIJ, comb. nova, is described in full detail. This species, rather isolated in the genus, is characterized

*) Prof. Dr. Herwig TEPPNER, Dr. Anton DRESCHER, Institut für Botanik, Holteigasse 6, A-8010 Graz, Österreich (Austria, Europe).

**) Dr. Erich KLEIN, Purgstall 167, A-8063 Eggersdorf, Österreich (Austria, Europe).

***) Dr. Michail ZAGULSKIJ, Herbarium, Biology Faculty, L'viv State University, Grushevskij Street 4, UKR-29005 L'viv, Ukraine.

by very narrow leaves, small flowers (lip 4,5–5,9 mm) and relatively long spurs (1–1,5 mm), dark lilac-red flower buds and flowers which become light pink to whitish in the course of the anthesis. The species is endemic in the northwestern part of the East Carpathian Mountains and is known from six locations (in Rumania and the Ukraine) up till now, where it grows in montane and subalpine grassland. *N. carpatica* is diploid with $2n = 2x = 40$ chromosomes and propagates sexually. In one out of three karyologically investigated populations one individuum with $2n = 3x = 60$ chromosomes was detected and in two populations individuals with one B-chromosome were observed.

Zusammenfassung

TEPPNER H., KLEIN E., DRESCHER A. & ZAGULSKIJ M. 1994. *Nigritella carpatica* (Orchidaceae-Orchideae) – ein Reliktendemit der Ost-Karpaten. Taxonomie, Verbreitung, Karyologie und Embryologie. – Phytion (Horn, Austria): 34 (2): 169–187, 16 figures. – Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

Nigritella carpatica (ZAPALOWICZ) TEPPNER, KLEIN & ZAGULSKIJ, comb. nova, wird ausführlich beschrieben; die in der Gattung isoliert stehende Art ist durch sehr schmale Blätter, kleine Blüten (Lippe 4,5–5,9 mm) mit relativ langen Spornen (1–1,5 mm), lilarote Blütenknospen und im Zuge der Anthese hellrosa bis weißlich werdende Blüten ausgezeichnet. Die Art ist im nordwestlichen Teil der Ost-Karpaten endemisch und hier von sechs Fundorten (aus Rumänien und der Ukraine) bekannt, wo sie in montanen und subalpinen Rasen wächst. *N. carpatica* ist diploid mit $2n = 2x = 40$ Chromosomen und pflanzt sich sexuell fort. In einer der drei karyologisch untersuchten Populationen wurde ein Individuum mit $2n = 3x = 60$ Chromosomen gefunden und in zwei Populationen gab es Individuen mit einem B-Chromosom.

1. Einleitung

Im Zuge ihrer umfangreichen Studien über die Gattung *Nigritella* (KLEIN 1978, TEPPNER & KLEIN 1985 a,b, 1989, 1990, 1993, TEPPNER 1991 a,b, ROSSI & al. 1987) haben sich die beiden erstgenannten Autoren schon einige Zeit Gedanken über die ukrainische *Nigritella* gemacht. Als dann Anfang 1992 ein Brief von Dr. ZAGULSKIJ in Lemberg mit einem Photo der Pflanze eintraf, war sofort klar, daß Geländestudien notwendig sein würden. 1993 war dann eine gemeinsame Exkursion (D., K. & Z.) möglich, deren Ergebnisse hier dargestellt werden.

2. Methodik

Die Methodik gleicht der früherer Arbeiten, zuletzt dargestellt in TEPPNER & KLEIN 1993: 181–182. Die Blüten wurden, wie bei den bisherigen Arbeiten, vor allem am intakten, frischen, lebenden Material vermessen, es wurden aber auch fixierte Blüten mitberücksichtigt. Wegen der raschen Größenabnahme der Blüten nach oben, wurden wie bisher nur Blüten aus den drei unteren „Kränzen“ des Blütenstandes vermessen.

3. *Nigritella carpatica* (ZAPALOWICZ)

TEPPNER, KLEIN & ZAGULSKIJ, comb.nova

Basionym: *Nigritella angustifolia* RICH. var. *carpatica* ZAPALOWICZ, Consp. Fl. Galiciae crit. 1:215 (1906).

Holotypus: [Rumänien,] Stanalui Verticu – Trojaga; 28.8.1881; leg. ZAPALOWICZ (KRAM 077330).

Synonyme: *N. nigra* (L.) RCHB. var. *carpatica* (ZAPALOWICZ) PAWLOWSKI, Ochrony Przyrodi 17:107 (1937).

N. rubra (WETTST.) RICHT f. *carpatica* (ZAPALOWICZ) SOÓ, Repert. Spec. nov. Reg. veg. 24:33 (1927).

N. nigra (L.) RCHB. *pallida* PAWLOWSKI, Comptes rend. IV^e Congrès Géographes Ethnogr. slav. – Sofia, p.152 (1936), non *N. nigra* f. *pallida* R. KELLER.

ZAPALOWICZ 1889: 313 berichtete kurz über ein Vorkommen von *N. angustifolia* auf dem Berg Stanalui Verticu im heutigen Rumänien. 1906:215 beschrieb er die hier vorkommende Sippe als neue Varietät, wobei er die schmälere Blätter und die kleineren Blüten als Merkmale hervorhob.

Abbildungen: MIKULSKA & MADALSKI 1971: Taf. 564 a; h.l. Abb. 2–8.

Beschreibung: Größe (oberirdisch) ca. 7,5–18 cm. Blätter streng aufrecht stehend, das unterste (wie bei den anderen Arten) mit Abstand am breitesten, ca. 2,5–3 mm, die übrigen schmal, ca. (1–)1,5–2(–2,5) mm breit. Blütenähre dicht, köpfchenähnlich, eiförmig (Abb. 3–6). Unterste Tragblätter am Rande glatt, mit etwas welligen Epidermiszellen oder mit deutlichem Stiftchensaum, die übrigen stets mit glattem Rande.

Perigonblätter divergierend, Petalen und medianes Sepalum gerade vorgestreckt, selten medianes Sepalum bei unteren Blüten etwas abwärts gebogen. Farbe der Blütenknospen dunkel lilarot, Perigon im Zuge der Anthese rasch zu hellrosa bis weißlich umfärbend, dabei obere Blüten meist dunkler rosa bleibend als die unteren, seltener alle Blüten ± weißlich werdend. Distale Teile der Perigonblätter relativ am dunkelsten gefärbt, gegen die Basis heller werdend, nur die Lippe auch an den Seitenrändern dunkler, während die Lippenspitze verblassen kann. Der Farbstoff geht im Fixiergemisch zur Gänze in Lösung. Blüten stark duftend, Duft schwer definierbar, zwar an *N. rhellicani* erinnernd, aber etwas schärfer und nicht typisch schokoladartig.

Seitliche Sepalen 4,8–5,5 × 1,65–2,0 mm, lanzettlich bis obovat, spitz (aber ohne scharfe Spitze), gekielt und längsgefaltet, im Querschnitt V-förmig, meist stark asymmetrisch, medianes Sepalum 4,2–4,8 × 1,5–1,65 mm, obovat, spitz, nicht oder kaum gekielt, flach oder fast flach.

Petalen 3,7–4,2 × 1,0–1,1 mm, ± lanzettlich (auch ovat oder obovat), gefaltet, asymmetrisch.

Lippe (ohne Sporn) 4,5–5,4(–5,9) mm lang, bauchiger basaler Teil der Lippe 1,5–1,8 mm breit, darüber vom Rücken her sattelförmig auf ca. 1,2–

1,4 mm Breite verengt; Maximum dieser Einschnürung bei ca. 1,5–1,7 mm über der Lippenbasis. Lippenränder in diesem Bereich unmittelbar neben die Säule, aber nicht weiter hinter die Säule reichend. Lippe hier daher im Querschnitt \pm halbkreisförmig und Eingang zum Blütengrund offen. Lippe über der Engstelle erweitert, hier meist mit leicht auswärts gebogenen (ausgeschlagenen) Rändern, 2,0–2,5 mm breit, dann in den am Ende meist abgerundeten Spitzenabschnitt verschmälert, hier nicht mehr auswärts geschlagen, mäßig bis schwach aufwärts gebogen, Rand glatt oder mit vereinzelt Kerben. Sporn 1,0–1,1(–1,5) mm lang, sackförmig, ca. 0,8–0,9 mm breit (Abb. 4–7).

Säule weißlich, Länge von der Klebscheibenspitze bis zur Antherenspitze 1,15–1,3 mm, Breite der Anthere 0,75–0,8 mm, Rostellumfalte etwas bis deutlich über die Anthere vorstehend (Seitenansicht der Anthere), Spitze der Auriculae \pm auf der Höhe der Spitze der Rostellumfalte oder deutlich darüber. Klebscheiben oval, ca. $0,25 \times 0,15$ mm, unter einem Winkel von etwa $20\text{--}40^\circ$ zur Antheren-Fläche geneigt, Lager der Klebscheiben parallel zur Antherenfläche vorgestreckt (Abb 8).

Pollen vollkörnig, Durchmesser der Pollenkörner in der Größenordnung von 20 μm , wegen der unregelmäßigen Gestalt nicht genau anzugeben (vgl. daher Abb. 9 und 10a). Exine der Pollenkörner auf der Außenseite der Massulae stark strukturiert, semitectat, Columellae in unregelmäßigen, sehr unterschiedlich großen und sehr verschieden geformten Gruppen (z.T. auch einzeln), distal erweitert und verschmelzend, insgesamt eine dichte, sehr variable, schwach bis deutlich netzige bis labyrinthartige Struktur bildend (Abb. 10 b–d).

Fruchtknoten gerade, nicht gedreht, Früchte (Kapseln) ca. $3\text{--}4 \times 2,5\text{--}3$ mm. Samen ca. $0,3\text{--}0,35 \times 0,2$ mm, mit einem Embryo, der die Samenschale meist weitgehend ausfüllt. Testazellen im chalazalen Drittel bis in der chalazalen Hälfte der Samen kurz, meist ungefähr gleich lang wie breit, bis doppelt so lang wie breit, Antiklinalwände gerade bis gekrümmt, aber nicht auffallend wellig gebogen. Zellen im mikropylaren Teil der Samenschale \pm langgestreckt. An den Seitenflächen des Samens stehen in einer ungefähren Längsreihe etwa (7)–8–10 Testazellen (Abb. 16).

Abb. 1–7. *Nigritella carpatica*. – Abb. 1. Čornyj Dil, *Nigritella*-Standort in Bildmitte oben vor der Fichtengruppe. – Abb. 2. Dzogul'-Paß, *N. carpatica* in hochstaudigen Rasen mit *Tanacetum clusii*. – Abb. 3. *N.c.* in Rasen am Čornyj Dil. – Abb. 4–6. Blütenstände in unterschiedlichen Anthesestadien und mit unterschiedlicher Farbintensität, alle drei vom Dzogul'-Paß. – Abb. 7. Einzelblüten aus dem Blütenstand in Abb. 4, 1. und 3. Blüte von links von oben, 2. und 5. von der Seite gesehen, 4. Blüte von unten und Petalen und medianes Sepalum entfernt; Dzogul'-Paß. – 1,2 phot. A.DRESCHER, 3,5,6 phot. E.KLEIN, 4,7 phot. H.TEPPNER. – Die Meßstriche entsprechen

1 cm.

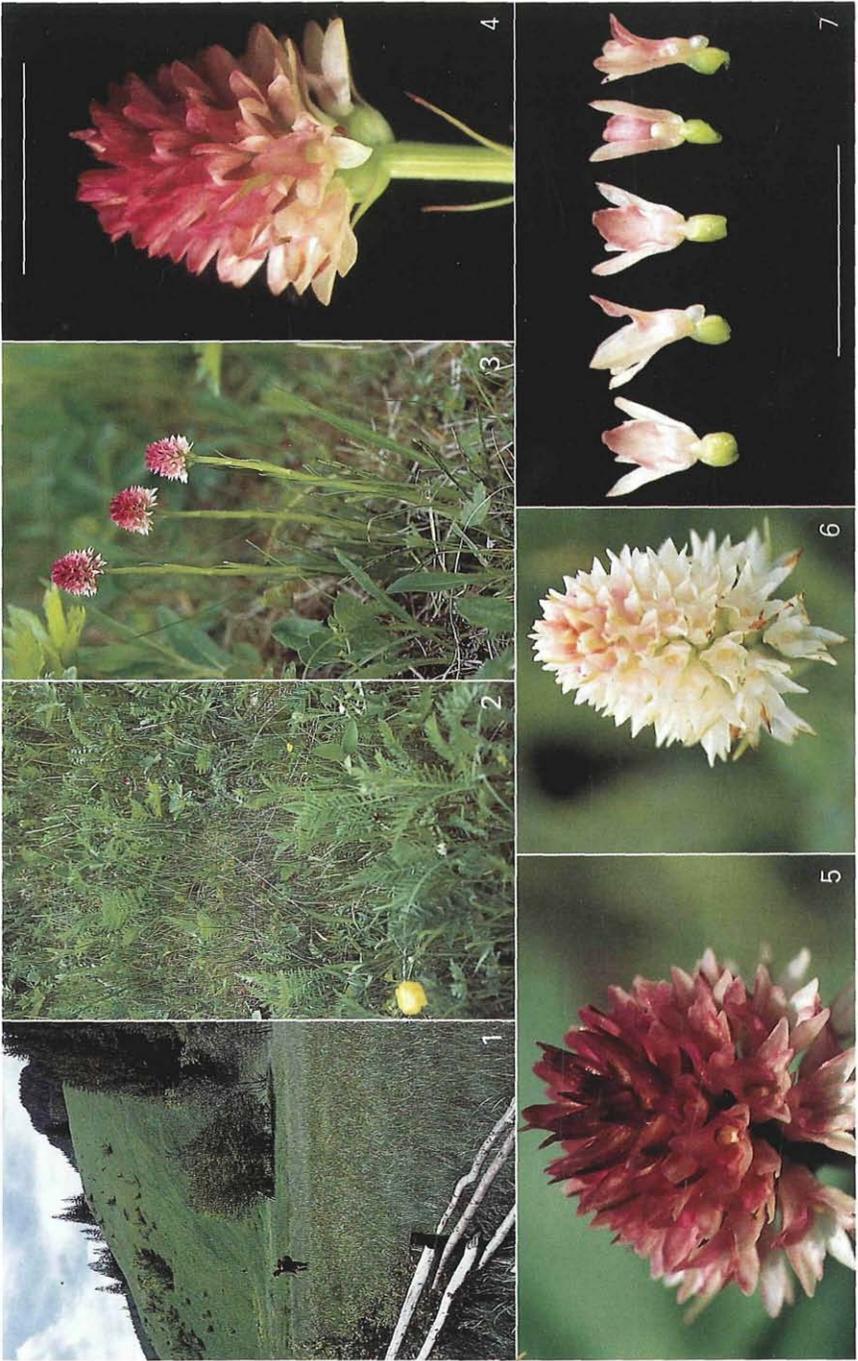


Abb. 1–7. *Nigritella carpatica*.

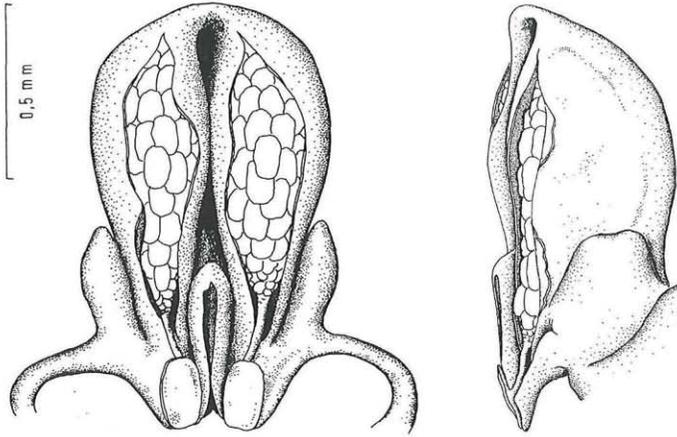


Abb. 8. Säule von *Nigritella carpatica* von oben (links) und von der Seite gesehen; nach fixiertem Material. – Zeichnung A. WILFLING.

Antiklinalwände der Testazellen stark verdickt, 4–7(–8) μm dick, unregelmäßige, verdickte Querspangen auf den Innenwänden (und Basen der Antiklinalwände) sehr variabel, fehlend bis deutlich.

Verbreitung: Die Art ist bisher von sechs Lokalitäten in den Ost-Karpaten im unkrainisch-rumänischen Grenzgebiet bekannt geworden;

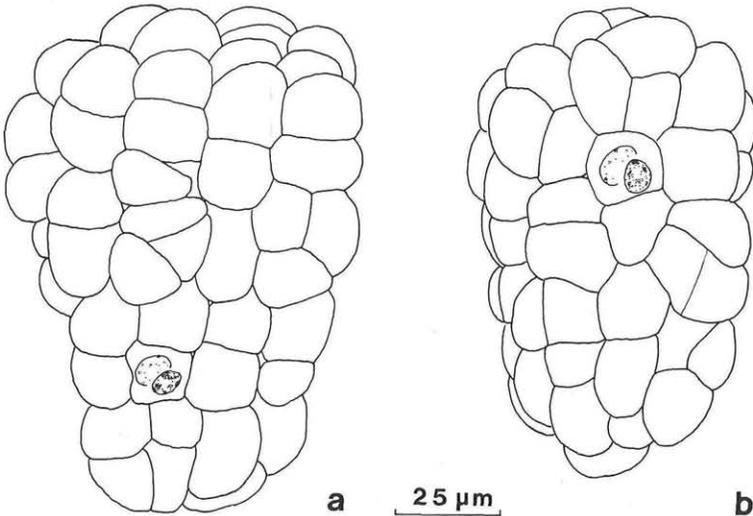


Abb. 9. *Nigritella carpatica*. Umrißlinien der Pollenkörner an der Oberfläche zweier Massulae, außerdem in je einem Pollenkorn vegetativer und generativer Kern eingezeichnet. – a, b Dzogul'-Paß.

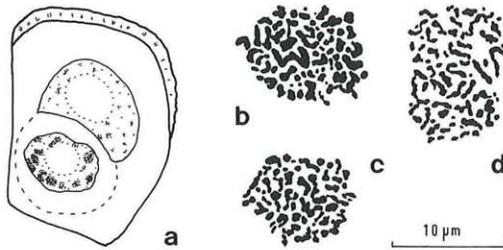


Abb. 10. *Nigritella carpatica*. – a) Pollenkorn im optischen Schnitt mit der männlichen Befruchtungseinheit (male germ unit) aus vegetativem Kern (hell) und generativer Zelle (Umrißlinie strichliert, Kern dunkel). – b–d) Ausschnitte aus dem Columellae-Muster in der Exine in Flächenansicht. – a–d Dzugol'-Paß.

ein Fundort liegt in Rumänien, die übrigen fünf in der Ukraine (Abb. 11), von diesen haben wir 1993 drei (Nr. 3–5 in Abb. 11) besucht.

1. Rumänien, Maramureş, Munţii Toroiagei (= Gory Trojadz, Górk Trojadzkich), Stanului Verticu (= Stanalui Verticu), 1700–1760 m, im Krummholzbereich, an mit niedrigem Gras bewachsenen Hängen über Andesit (vgl. ZAPŁOWICZ 1889: 313 und 1906: 215).

Gesehene Belege: A kalauz gyök nélkül nakítá a Trojágá; 8. 1842; leg. HANÁK (BP). [János HANÁK (1812–1849) was a zoologist, member of the Hung. Akad. of Sciences, and a Piarist. He collected not only animals but plants too. He taught at Máramarossziget – now Sighet in Rumania – between 1840–1844. – Briefliche Mitteilung von Dr. D. KOVÁTS, Budapest]. – Stanalui Verticu – Trojaga; 28.8.1881; ZAPŁOWICZ (KRAM 077330, Holotypus). – Ein zweiter Beleg (KRAM 264784) vermutlich zur selben Aufsammlung gehörend.

2. Ukraine, Reg. Ivano-Frankivs'k, Verchovina Distr., v. Burkut, Gory Čyvčyn (= Chivchin-Gebirge, Czywczyń-Gebirge), Preluka polonina (= Preľuki), 1570 m. Das Vorkommen wurde 1931 von T. WILCZYŃSKI entdeckt und im Zuge der vegetationskundlichen Studien von PAWŁOWSKI 1936:153, 1937:94, 107, 1947:85 und PAWŁOWSKI & WALAS 1949: Tab. II, Aufnahme 17 berücksichtigt. Nach der letztgenannten Arbeit wurde *N. carpatica* in Rasen des Festucetum saxatilis in der Variante mit *Thymus alpestris* gefunden. Über den gegenwärtigen Zustand des Vorkommens ist nach ZAGULSKY & CHORNEY 1993 nichts bekannt, da seit der letzten Aufsammlung im Jahre 1963 keine Beobachtungen mehr vorliegen.

Von MADALSKI 1935 und 1936 hier gesammelte Pflanzen bildeten die Vorlage für die Zeichnungen in MIKULSKA & MADALSKI 1971: Taf. 564 a.

Gesehene Belege: Karpaty Wschodnie, Pasma Czarnohory, Hłystowaty, 1931, leg. T. WILCZYŃSKI (KRAM, LW). – Góry Czywczyńskie, Preľuki od ws. 1570 m, skaliste zbocze wapienne, 21.7.1934, leg. B. PAWŁOWSKI & T. SULMA (KA, KRAM, LW). – Preľuki pod szczytem, zbocze W, w Caricetum tristis, 26. 7. 1934, A. ŚRODOŃ (KRAM). – Weiters: 26.7.1934, B. PAWŁOWSKI & J. WALAS (KRA, KRAM); 25.7.1934, T. SULMA (KRA); 5.6.1936, B. PAWŁOWSKI (KRA, KRAM); 30.7.1936, J. MADALSKI (KRAM); 24.7.1963, I. V. ARTEMZUK (CHER).

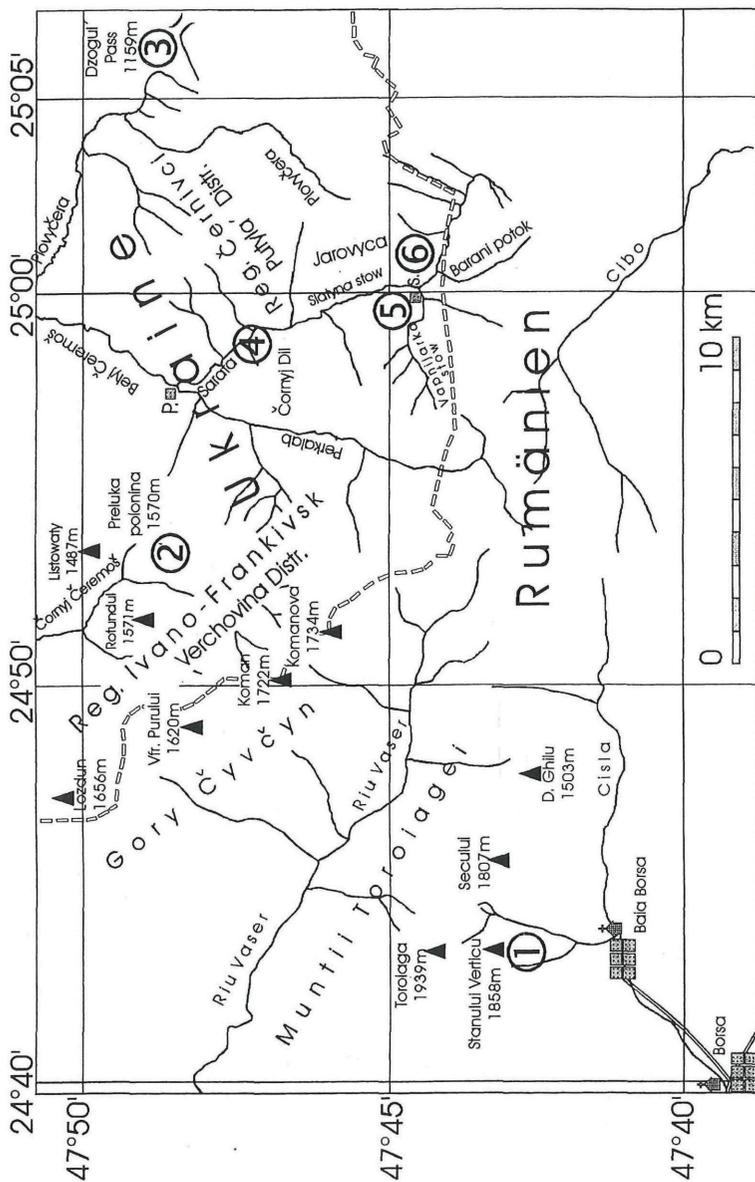


Abb. 11. Verbreitungskarte mit den Fundpunkten (1-6) von *Nigritella carpatica*. - Die Mittelpunkte der Kreise geben die Fundpunkte an, die Namen stehen daneben. Die Numerierung entspricht derjenigen im Text. P. = Perkalab (Dorf), S. = Sarata (Dorf). - Zeichnung M. A. MATHIAS & M. VITONYE. - Polonina = Alm, stow = Gebirgstal.

3. Ukraine, Reg. Černivci, Putyla' Distr., v. Shepit, Dzogul'-Paß, ca. 1150 m. Am 15.6.1993 von E. KLEIN, A. DRESCHER und M. ZAGULSKIJ entdeckt (GZU).

Die Population auf dem Dzogul'-Paß (Abb. 2, 11) siedelt in steilen, NE-exponierten Rasen. Acht blühende Individuen wurden von uns beobachtet. Die Wiederbewaldungstendenz erscheint auf diesem Standort am stärksten ausgeprägt. Außerhalb der Aufnahmefläche auftretende Kleingruppen von jungen Birken, Salweiden, Fichten sowie die Zwergsträucher weisen auf eine extensive Nutzung des Geländes, dessen Umgebung nur sehr dünn besiedelt ist. Auffallend sind die fleckenweise Dominanz von Stauden (vgl. Abb. 2: *Tanacetum clusii*) und der Reichtum an Arten (und Individuen) aus der Familie *Orchidaceae*.

4. Ukraine, Reg. Černivci, Putyla' Distr., v. Perkalab, Gory Čyvčyn (=Chivchin-Gebirge, Czywczyń-Gebirge), Čornyj Dil (= Chorny Dil-Zug, Czarny dil), Slatyna stow, 1030 m. Am 6.6.1990 von I. CHORNEY entdeckt (LW); 14.6.1993, E. KLEIN, A. DRESCHER & M. ZAGULSKIJ (GZU).

Der Standort der *Nigritella*-Population (14.6.1993 ca. 15 blühende Pflanzen) am Čornyj Dil ca. 3 km SSE der Vereinigung von Perkalab und Sarata zur Belyj Čeremoš (vgl. Abb. 1, 11 und ZAGULSKY & CHORNEY 1993: 126–127) liegt etwa 100 Höhenmeter über dem Talboden des Slatyna-Tales auf einem NE-Hang. Die schwach ausgeprägte Kuppe apert etwas früher aus als das umgebende Gelände hangaufwärts, das weniger stark geneigt ist. Die über dem anstehenden Kalkgestein entwickelten Braunerden sind mäßig gründig und oberflächlich entkalkt, was durch das Vorkommen von *Arnica montana* bestätigt wird. Die nicht gedüngten Flächen werden unregelmäßig einmal jährlich (meist im Spätsommer) gemäht. Neben den Gräsern und Grasartigen treten Rhizom- und Rosettenstauden wie *Astrantia major*, *Tanacetum clusii* sowie *Scorzonera rosea*, *Hypochoeris uniflora* u.a. in den Vordergrund. Im Sommeraspekt dominieren diese Arten auch in der Phytomasseproduktion und wirken schattend auf die niederwüchsigen Arten. Die Artenkombination insgesamt deutet auf einen wechselfrischen Standort. Die Wasserkapazität des Bodens reicht offenbar nicht aus, die Vegetationsdecke längere Zeit nach der Schneeschmelze während sommerlicher Trockenperioden allein mit dem Niederschlagswasser optimal zu versorgen. Hangaufwärts angrenzende montane Fichtenwälder und die SE-exponierten, vom waldbedeckten Gegenhang beschatteten Steilhänge mit Hochstaudenvegetation zeigen einen ausgeglicheneren Wasserhaushalt.

5. Ukraine, Reg. Černivci, Putyla' Distr., v. Sarata, Vapnijarka stow, 1150 m. Am 11.6.1991 von M. ZAGULSKIJ entdeckt (LW); 14.6.1993 E. KLEIN, A. DRESCHER & M. ZAGULSKIJ (GZU).

Der Standort der Population am Vapnijarka stow (Abb. 11; am 14.6.1993 fünf blühende Pflanzen) liegt auf einer SSW-exponierten Hang-

verflachung ca. 1 km NW der Siedlung Sarata. Der Boden zwischen den einzeln im Hang liegenden großen Felsblöcken ist von der Korngrößenverteilung her gesehen günstiger und weist ein besseres Wasserspeichervermögen auf als am Čornyj Dil. Auf den zumindest teilweise von Schafen beweideten Flächen fehlen im Gegensatz zu den beiden anderen Standorten (vgl. Vegetationsaufnahmen 3 und 4) Zwergsträucher und Gehölze gänzlich. Auffallend war zur Zeit der Aufnahme neben dem Blühaspekt von *Viola declinata* die höhere Abundanz von *Trollius europaeus*. Die beiden vorher genannten Arten, aber auch *Alchemilla monticola* und andere im Spätsommer blühende Stauden weisen auf gleichmäßig frischen Bodenwasserhaushalt.

6. Ukraine, Reg. Černivci, Putyla' Distr., v. Sarata, Jarovyca-Zug (= range Jarovitzja); 16.6.1993; leg. I. CHORNEY (CHER, LW).

Karyologie: *N. carpatica* wurde von folgenden Fundpunkten karyologisch und embryologisch überprüft:

Ukraine, Reg. Černivci, ..., Dzogul'-Paß; 1150 m; 15.6.1993; E. KLEIN, A. DRESCHER & M. ZAGULSKIJ (siehe sub Verbreitung Nr. 3)..... 1 Individuum $n = 20$, $2n = 40$
 1 Individuum $2n = 40 + 1 B$
 1 Individuum $2n = 60$
 -,- ..., Čornyj Dil-Zug, ..., 1030 m; 14.6.1993; E. KLEIN, A. DRESCHER & M. ZAGULSKIJ (siehe sub Verbreitung Nr. 4)..... 1 Individuum $n = 20$, $2n = 40$
 3 Individuen $n = 20 + 1B$, $2n = 40 + 1 B$
 -,- ..., v. Sarata, Vapnijarka stow, 1150 m; 14.6.1993; E. KLEIN, A. DRESCHER & M. ZAGULSKIJ (siehe sub Verbreitung Nr. 5) 2 Individuen $n = 20$, $2n = 40$

Fixierungen von neun Individuen standen zur Verfügung. In allen drei Populationen fanden sich Pflanzen (insgesamt 4) mit der diploiden Chromosomenzahl von $2n = 40$ (Abb. 12 a-c) in den Zellen des Integumentes bzw. $n = 20$ (Abb. 13 d, e, 14 a) im Embryosack (ES) und im Pollenschlauch. Bei weiteren vier diploiden Individuen kam zu den 40 Normalchromosomen noch ein zusätzliches, kleines Chromosom hinzu (Abb. 12 d-f). Die Normalchromosomen entsprechen in Größe und Form denen der übrigen Nigritellen; beiderseits der Centromeren sind mehr oder weniger große heterochromatische Blöcke vorhanden oder ganze Arme sind heterochromatisch (Abb. 12 d). Dementsprechend sind reichlich Chromozentren in den Interphasekernen vorhanden.

Das in einem Teil der Pflanzen vorhandene kleine, zusätzliche Chromosom besitzt ein Centromer und ist heterobrachial; es ist offenbar gänzlich heterochromatisch und erscheint in Prophasen noch dunkler, als die Heterochromatinblöcke der übrigen Chromosomen. (Abb. 12 d). Es ist in zwei verschiedenen Populationen in identer Form vorhanden. Es gibt also Indizien, daß dieses Chromosom nicht mit einem Teil eines A-Chromosoms ident ist und daher erscheint es berechtigt, es als B-Chromosom einzustufen.

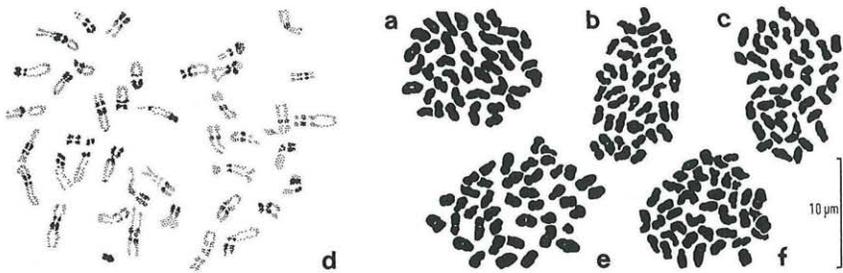


Abb. 12. *Nigritella carpatica*, mitotischer Kernzyklus aus Samenanlagen. – a–c Metaphaseplatten mit $2n = 40$ Chromosomen. – d späte Prophase mit $2n = 40$ Chromosomen plus einem B-Chromosom am unteren Rand der Platte; Heterochromatin vorwiegend proximal. – e, f Metaphaseplatten mit $2n = 40$ Chromosomen plus je einem B-Chromosom. – a, d Dzogul'-Paß, b, c Vapnijarka stow, e, f Čornyj Dil.

Eines der untersuchten Individuen, und zwar vom Dzogul'-Paß, zeigte die triploide Chromosomenzahl von $2n = 60$ (Abb. 15 a, b). Ob hier zufällig ein seltener Einzelfall erfaßt worden ist, oder ob Triploide in den Populationen häufiger sind, kann aufgrund unserer Stichprobe nicht entschieden werden.

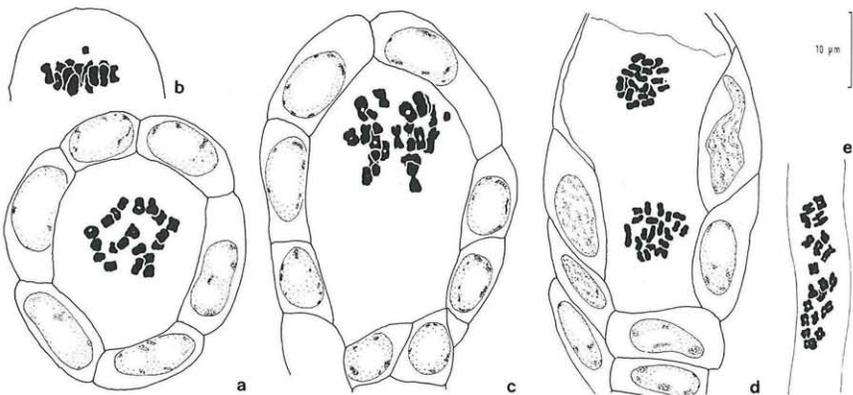


Abb. 13. *Nigritella carpatica*, Meiose und haploide Mitose. – a Nuzellus im optischen Schnitt mit Metaphase I in Polansicht mit $n = 20$ Bivalenten. – b Metaphase I in Seitenansicht mit einem polwärts verlagerten B-Chromosom. – c Nuzellus mit einer schräg liegenden und zusätzlich durch die Präparation deformierten Metaphase I; $n = 20$ Bivalente und ein in der Äquatorebene liegendes B-Chromosom. – d Zweiter Teilungsschritt im Embryosack, zwei Metaphase-Platten mit $n = 20$ Chromosomen. – e Metaphase der Mitose in der generativen Zelle ($n = 20$) in der Pollenschlauchspitze zwischen den Samenanlagen. – a Vapnijarka stow, b, c Čornyj Dil, d, e Dzogul'-Paß.

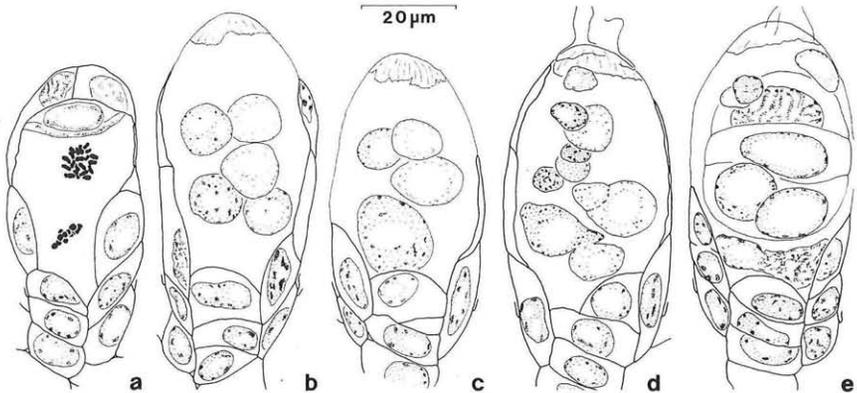


Abb. 14. *Nigritella carpatica*, Nuzelli mit Stadien der Embryosack- und Embryo-Entwicklung. – a zweiter Teilungsschritt der Kerne im ES, in der oberen Platte $n = 20$ Chromosomen erkennbar. – b reifer ES mit zwei chalazalen Kernen. – c reifer ES mit einem chalazalen Kern. – d befruchteter ES mit den Kernen aus zwei Pollenschläuchen; von oben nach unten: vegetativer Kern, Spermakern und Synergidenkern, Spermakern, vegetativer Kern, Spermakern, Zygotenkern, chalazaler Kern. – e vierzelliger Proembryo, darüber Synerigidenkern, Spermakern und vegetativer Kern. – a Vapnijarka stow, b-e Čornýj Dil.

Embryologie: Die Pollenkörner inkl. der männlichen Befruchtungseinheit sind völlig normal ausgebildet (Abb. 9, 10 a), sodaß die Meiose in den Pollenmutterzellen offensichtlich weitgehend ungestört abläuft. Auch der männliche Gametophyt entwickelt sich normal, im Gynözeum sind in den Spitzen der Pollenschläuche in der Nähe der Samenanlagen die Mitosen in den Kernen der generativen Zellen (Metaphase mit $n = 20$ Chromosomen, Abb. 13 e) zu beobachten.

In den Samenanlagen verläuft die Meiose in den Embryosackmutterzellen (EMZ) ebenfalls normal ab (z.B. Metaphase I, Abb. 13 a). Allerdings wurde in vereinzelt Gynözeen ein hoher Prozentsatz von frühzeitig fehlgeschlagenen EMZ beobachtet. Es entstehen \pm T-förmige Tetraden oder in der oberen Dyadenzelle wird der zweite Teilungsschritt schon im Stadium der späten Prophase II gestoppt (Abb. 15 d, 14 a). In den Fällen, in denen ein B-Chromosom vorhanden ist, liegt dieses in der Metaphase I meist in der Äquatorebene (Abb. 13 c) und in ca. 10% der Fälle außerhalb, entweder dem chalazalen oder dem mikropylaren (Abb. 13 b) Pol genähert. Das B geht daher ungeteilt in einen der Tochterkerne; z.T. wird es aber in der Anaphase I auch geteilt, wobei die Spaltheilften (Chromatiden) allerdings nachhinken und daher nicht unbedingt immer in die Tochterkerne eingeschlossen werden müssen. Zumindest in vielen Fällen gelangt ein B in die chalazale Makrospore und Bs wurden öfters in Mitosen im ES und einmal

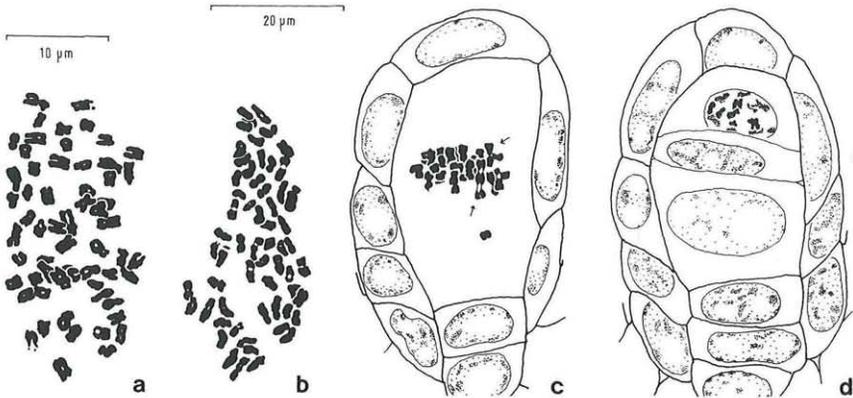


Abb. 15. *Nigritella carpatica*, Individuum mit $2n = 60$ Chromosomen. – a, b mitotische Metaphase aus dem Integument von Samenanlagen. – c Metaphase I in Seitenansicht, zumindest zwei eindeutige Trivalente sichtbar (Pfeile), ein Univalent am chalazalen Pol. – d Nuzellus mit Makrosporentetraden bzw. der obere Dyadenkern vermutlich noch vor Eintritt in die Metaphase degenerierend. – a-d Dzogul'-Paß. – Der rechte Maßstrich gilt für die Teilfiguren c und d.

in der ersten Mitose in einer Zygote beobachtet: es wird daher an die Nachkommenschaft weitergegeben.

Die ES-Entwicklung erfolgt in der für andere diploide Nigritellen dargestellten Weise (TEPPNER & KLEIN 1985a, 1993:191), z.B. 2. Mitose im ES in Abb. 13 c, 14 a, und führt zu reifen ES mit meist zwei (Abb. 14 b) oder drei chalazalen Kernen, seltener mit einem (Abb. 14 c). Die kürzlich beschriebenen Unterschiede zwischen den beiden Synergidenkernen (TEPPNER & KLEIN 1993:191) waren auch hier zu sehen (vgl. Abb. 14 b, c).

Die Blüten waren in ungewöhnlich hohem Ausmaß bestäubt, dementsprechend waren befruchtete ES im Material reichlich vorhanden, meist von einem Pollenschlauch, z.T. aber auch von zwei Pollenschläuchen (Abb. 14 d) erreicht.

Die Embryogenese verläuft ebenfalls wie bei den übrigen diploiden Arten (TEPPNER 1991 a,b, TEPPNER & KLEIN 1993:192). Abb. 14 e zeigt einen vierzelligen Proembryo. Die reifen Samen (Abb. 16) sind weiter vorne, in der Beschreibung der Art dargestellt.

Bei der einen triploiden Pflanze vom Dzogul'-Paß gibt es Meiose-Störungen in Form von Tri- und Univalenten in der Metaphase I (Abb. 15 c) und deren Folgen, aber im übrigen ist der Ablauf nicht beeinträchtigt, die Tetraden sehen normal aus (Abb. 15 d). In dieser Pflanze konnten aufgrund ihres Entwicklungszustandes nur Pachytän bis Makrosporentetraden aufgefunden und untersucht werden. Bis zum Tetradenstadium waren alle Nuzelluszellen normal entwickelt und zeigten weder Ansätze zur Vergrößerung noch zum Eintreten ihrer Kerne in Teilungen: in diesen Stadien

waren somit keinerlei Hinweise auf das Entstehen embryogener Zellen zu finden. Bei den apomiktischen Nigritellen dagegen (TEPPNER & KLEIN 1985a,b, 1993, ROSSI & al. 1987), auch bei der triploiden *N. nigra* subsp. *nigra* (TEPPNER & KLEIN 1990), sind in diesen Phasen vergrößerte, embryogene Zellen längst deutlich sichtbar. Auffallend gegenüber den Apomikten ist noch, daß hier im triploiden Individuum von *N. carpatica* nahezu überhaupt keine frühzeitig degenerierten EMZ vorhanden waren. Da im Material keine späteren Stadien enthalten waren, sind über den weiteren Fortpflanzungsmodus dieser Triploiden leider keine Aussagen möglich.

4. Diskussion

N. carpatica gehört aufgrund der in der Beschreibung genannten Merkmale zwar zweifelsfrei in die Gattung *Nigritella*, ist aber insofern eine sehr interessante Art, als sie morphologisch von allen übrigen Nigritellen stark abgesetzt erscheint und in der Gattung offensichtlich isoliert steht. – Als besonders markante Merkmale sind die sehr schmalen, dennoch streng aufrechten Blätter und die kleinen Blüten mit den im Verhältnis zur Größe der Lippe relativ langen Spornen zu nennen; außerdem sei hervorgehoben, daß kein klarer, in der ganzen Blüte einheitlicher Farbgradient über die Anthese hinweg besteht (ähnliches kann auch auf helle Farbmutanten von *N. rhellicani* zutreffen). Wir sehen diese Blütenmerkmale als relativ ursprünglich an.

Der Bau der Samenschale von *N. carpatica* stimmt trotz der kleineren Samen im wesentlichen mit dem von *N. rhellicani* (TEPPNER & KLEIN 1990: 9) und *N. gabasiana* (TEPPNER & KLEIN 1993:186–188) überein. Damit ist dieser Samentyp wohl auch als ursprünglicher gegenüber demjenigen mit den wellig gebogenen und weniger verdickten Antiklinalwänden und stärker längsgestreckten Testazellen anzusehen.

Der locus classicus und der Standort auf der Preluka-Alm (Nr. 1–2 sub Verbreitung) liegen in der subalpinen Höhenstufe, die von uns untersucht und ein weiterer (Nr. 3–6) liegen in der Montanstufe, wo offenbar die permanente Mäh- und/oder Weidewirtschaft den *Nigritella*-Populationen den Fortbestand ermöglicht.

In Tabelle 1 sind die Vegetationsaufnahmen der drei von uns besuchten Standorte zusammengestellt und die Arten nach fallender Stetigkeit geordnet. Die Gesamtartenzahl liegt zwischen 41 und 57 Arten pro Aufnahme­fläche (inkl. Moose und Flechten). Die Rasen gedeihen durchwegs anstelle von Fichtenwäldern oder fichtenreichen Beständen. Der Vergleich mit der einzigen uns zugänglichen Vegetationsaufnahme, in der *N. carpatica* aufscheint, zeigt folgende charakteristische Unterschiede: Aufnahme 17 aus Tab. II aus PAWŁOWSKI & WALAS 1949 (E von Prehuki) stammt aus lückigen Rasen über flachgründigen, steinigen und kalkhaltigen Felsstandorten in 1570 m über NN. Diese Höhenlage stellt im Gebiet

Tabelle 1

Vegetationsaufnahmen der Standorte mit *Nigritella carpatica* von Čornyj Dil (4), Vapnijarka stow (5) und Dzogul'-Paß (3). Die Anordnung der Arten erfolgt nach fallender Stetigkeit; außerhalb, aber in der Umgebung der Aufnahmefläche, angetroffene Arten in spitzen Klammern. Zur Schätzung der Deckung der einzelnen Arten wurde die erweiterte Abundanz/Dominanzskala nach WILMANS 1993 verwendet.

Fundorts-Nr. (Abb. 11)	4	5	3		4	5	3
Fundort	Čornyj	Vapnijarka	Dzogul'-				
	Dil	stow	Paß				
Höhe über NN	1030	1150	1150	Leontodon helveticus	1		
Exposition	NE	SSW	NE	Senecio integrifolius	+		
Inklination in Grad	25	15	33	Betonica officinalis	+		
Grundgestein	Ca	Ca	Ca	Aquilegia spec.	+		
Aufnahmefläche in m ²	25	25	100	Galium sylvaticum	+		
Deckung d. Krautschicht in %	85	90	80	Angelica sylvestris	+		
Deckung d. Moosschicht in %	10	25	25	Polygala amarella	+		
Höhe d. Krautschicht	15/35	30/45	15/40	Primula elatior	+		
Aufnahmedatum	14. 06. 93	14. 06. 93	15. 06. 93	Polygonatum verticillatum	r		
Gesamtartenzahl	57	41	44	Parnassia palustris	r		
				Scabiosa lucida	r		
				Viola spec.	+		
Arten/Abundanz-Dominanz				Alchemilla monticola		1	
Anthoxanthum odoratum	2b	2b	2a	Gentianella cf. amarella		2a	
Luzula luzuloides	2b	1	2a	Rhinanthus cf. minor		2a	
Tanacetum clusii	2a	2a	2b	Campanula serrata		2a	
Trifolium montanum	2a	1	1	Briza media		1	
Carex umbrosa	2a		2b	Ranunculus nemorosus		+	
Astrantia major	2a		2b	Hypochoeris maculata		+	
Festuca nigrescens	1	2b	+	Rumex acetosa		+	
Trollius europaeus	+	2b	1	Centaurea cf. jacea		+	
Viola declinata	+	2a	1	Plantago media		+	
Cruciata glabra	1	2a	2a	Achillea millefolium s.l.		+	
Arnica montana	1	+	2a	Rosa pendulina		r	
Thymus pulegioides	1	1	1	Veronica chamaedrys		+	<1>
Hypochoeris uniflora	1	1	1	Avenella flexuosa			2b
Lotus corniculatus	1	1	1	Vaccinium myrtillus			1
Potentilla erecta	1	1	1	Traunsteinera globosa			1
Nigritella carpatica	1	1	1	Soldanella montana agg.			1
Scorzonera rosea	1	+	1	Euphorbia carniolica			1
Gymnadenia conopsea	1	+	1	Melampyrum saxosum			1
Carlina acaulis	1	+	1	Thesium cf. alpinum			+
Leucanthemum vulgare	+	1	1	Pseudorchis albida s.l.			+
Trifolium repens	+	+	+	Bupthalmum salicifolium			+
Angelica sylvestris	r	r	1	Coeloglossum viride			+
Succisa pratensis	+	r		Cerastium spec.			r
Vaccinium vitis-idaea	1		1	Pleurozium schreberi	2a		2a
Lilium martagon	1		+	Plagiomnium cuspidatum	+	+	
Botrychium lunaria	1		+	Abietinella abietina	+	+	
Avenula adsurgens s.l.	1		r	Brachythecium albicans	+	+	
Cardaminopsis arenosa	+		+	Hylocomium splendens	1		
Gentiana asclepiadea	+		<+>	Thuidium recognitum	+		
Hieracium cf. laevigatum	+		<+>	Thuidium philibertii	+		
Listera ovata	+		<r>	Amblystegium spec.	+		
Pimpinella major	r		+	Lophocolea cuspidata	+		
Picea abies	r		+	Campyllum calcareum	+		
Betula verrucosa	r		<1>	Cladonia furcata	+		
Potentilla aurea		1	+	Tortula ruralis agg.		+	
Luzula multiflora		+	+	Thuidium delicatulum		+	
				Rhytidiadelphus triquetrus			2a

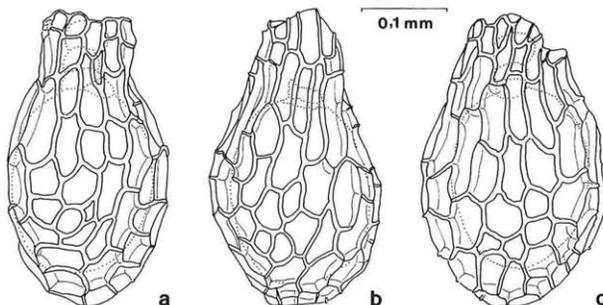


Abb. 16. *Nigritella carpatica*, reife Samen. Umriß der Embryonen inkl. der Suspensorreste punktiert. – a-c Vapnijarka stow.

des Čywczyń-Gebirges den Grenzbereich zwischen subalpinem Fichtenwald und Krummholz dar. Die Artenkombination läßt vermuten, daß es sich entweder um anthropogen aufgelichtetes Krummholz oder edaphisch bedingte Rasen handelt. Von den 31 für Prełuki angeführten Phanerogamen-Arten kommen neben *N. carpatica* nur 11 zumindest in einer der Aufnahmen in Tabelle 1 vor (*Festuca nigrescens*, *Scabiosa lucida*, *Lotus corniculatus*, *Parnassia palustris*, *Primula elatior*, *Potentilla erecta*, *Alchemilla monticola*, *Cruciata glabra*, *Campanula serrata*, *Astrantia major* und *Trifolium repens*). Es sind dies durchwegs Arten mit weiter ökologischer Amplitude und Höhenverbreitung. Die übrigen 19 Arten – zumindest z.T. Kalk- bzw. Höhenstufenzeiger – lassen die standörtlichen Unterschiede klar hervortreten: nicht entkalkte, flachgründige Böden der subalpinen Stufe (Aufnahme 17, PAWŁOWSKI & WALAS 1949, Tab. II) gegenüber mäßig gründigen, aber entkalkten Böden der Montanstufe (Aufnahmen 3, 4 und 5 der Tab. 1). Auch die Gesamtartenzahl an Phanerogamen ist mit 31 bei PAWŁOWSKI & WALAS 1949 etwas geringer. Die für das Festucetum saxatilis angegebenen Kennarten (*Carex sempervirens* als dominante Art sowie *Acinus alpinus* subsp. *alpinus*, *Silene nutans* subsp. *dubia*, *Campanula glomerata* subsp. *elliptica*) fehlen in den von uns aufgenommenen Beständen.

Von den von COLDEA 1990, 1991 publizierten Aufnahmen der subalpinen Stufe der Ost- und Süd-Karpaten zeigen nur die dem Potentillo-Nardion zugeordneten Bestände des Scorzonero roseae-Festucetum nigricantis einige Ähnlichkeit. Die von der Höhenverbreitung besser vergleichbaren Bestände, die COLDEA 1990, 1991 dem Cynosurion-Verband anschließt, zeigen in ihrer Artengarnitur allerdings einen Schwerpunkt bei den Fettwiesen-Arten, was bei unseren Aufnahmen nicht der Fall ist.

Soó 1944 veröffentlichte Wiesenaufnahmen, die unseren nahekommen, in einer vereinfachten synthetischen Tabelle aus 13 Wiesenaufnahmen der Rodnaer Alpen aus Höhen zwischen 900 und 1100 Metern. Neben den subdominanten Gräsern *Anthoxanthum odoratum* und *Festuca nigrescens*

sind eine größere Anzahl – vorwiegend montaner Wiesenarten – auch in unseren Beständen anzutreffen. *Nigritella carpatica* scheint weder in diesen, noch in den drei separat angeführten Einzelbeständen auf. Soó 1944 zählt seine „subalpinen Matten“ zum Festucetum rubrae praealpinum bzw. Festucetum rubrae subalpinum.

SANDA & al. 1980:62 führen für die Süd-Karpaten und das Maramureş ein „Festucetum rubrae subalpinum Csürös et Resmerita 60“ an. Da uns die Originalaufnahmen nicht zugänglich waren, ist eine Einstufung nicht möglich.

Für das Auftreten der Stauden, Zwergsträucher und Gehölze in den von uns aufgenommenen Beständen ist wohl die in jüngster Zeit zurückgehende Bewirtschaftungsintensität verantwortlich.

Da die synsystematische Gliederung der montanen Wiesen auf basenarmen bzw. entkalkten Standorten für Mitteleuropa keineswegs endgültig geklärt ist, muß die genaue Zuordnung unserer Bestände noch offen bleiben (vgl. auch SANDA & al. 1980, COLDEA 1990, 1991, KOROTKOV & al. 1991).

In der bisherigen Literatur lief die gegenständliche *Nigritella*-Sippe einfach unter *N. nigra* im alten, weiteren Sinne (wobei ihr bei MIKULSKA & MADALSKI 1971:50 sogar irrtümlich eine schwarzpurpurne Blütenfarbe zugeschrieben wurde) oder wurde innerhalb dieser als Varietät unterschieden. Seltener ist *N. carpatica* zu *N. ruba* (WETTST.)RICHT. gerechnet worden.

Im Hinblick auf die pflanzengeographische Gliederung der Karpaten liegt das Areal von *N. carpatica* in den Ost-Karpaten, gleichgültig, ob man die Grenze zwischen West- (bzw. Nord-) und Ost-Karpaten am Jabłonica-Paß (ZAPALOWICZ 1909, MEUSEL & al. 1965: 41, Abb. 2, COLDEA 1991: 328, Fig. 1) oder im Gebiet des Łupków-Passes (zuletzt ZEMANEK 1991; weiters, in dieser Arbeit übergangen: Soó 1933 und PAWŁOWSKI 1970) zieht. Alle Fundpunkte liegen im Bereich der Rodnaer-Alpen in der Umgrenzung von PAX 1898: 82–84, 1908: 211–220, im Marmarossicum nach Soó 1933 bzw. im Distrikt Beskido-Maramureş nach GEORGESCU & DONIŢĂ 1965. Die Ost-Karpaten, insbesondere auch das Marmarossicum, sind reich an floristischen Besonderheiten und weisen im Vergleich zu den West-Karpaten einen relativ hohen Anteil an Endemiten auf. Wenn man die von Soó 1933, PAWŁOWSKI 1947, 1970 und STOJKO & TASENKEWITSCH 1991 mitgeteilten Listen mit dem gegenwärtigen taxonomischen Kenntnisstand, vor allem Flora Europaea bzw. HELTMANN 1985 (dort weitere Literatur), verbindet, ergibt sich etwa folgendes. Für den Florendistrikt Marmarossicum sind zwei endemische Arten bezeichnend, die wohl sicher als Relikte (Paläoendemiten) anzusprechen sind: *Lychnis nivalis* KIT. und *Saussurea porcii* DEGEN. Weiters gibt es eine Reihe von Endemiten, denen offenbar der Charakter von „Kleinarten“, Subspecies oder Varietäten zukommt (mehr oder weniger Neoendemiten): z.B. *Minuartia verna* (L.) HIERN.

subsp. *oxypetala* (WOŁ.)HALLIDAY, *Armeria pocutica* PAWL., *Pulmonaria filarszkyana* JÁV. und *Ligularia carpathica* SCHOTT, NYMANN & KOTSCHY [oder nur Disjunktion von *L.glauca* (L.) O. HOFFM.?]. Kleinarten von *Alchemilla*, *Thymus* und *Hieracium* wurden für diese Aufzählung nicht berücksichtigt. Weitere, über das Marmarossicum (bzw. Pocutico-Marmarossicum) deutlich hinausreichende Endemiten [die in die unmittelbare Diskussion einzubeziehen wären, sollte *N. carpathica* doch noch in anderen Teilen der Ost-Karpaten gefunden werden, z.B. unter den Paläoendemiten *Heracleum carpathicum* PORC. und *Silene zawadzki* HERB., unter den Neoendemiten *Centaurea phrygia* L. subsp. *carpathica* (PORC.)DOSTÁL], sind den oben zitierten Listen zu entnehmen, insbesondere der übersichtlichen Darstellung in HELTMANN 1985.

Zu diesen Endemiten kommt noch eine Reihe von Arten mit bemerkenswerten Disjunktionen, die im Marmarossicum ein Teilareal haben und wegen der weiten Disjunktion relativ alte Typen darstellen. Als Beispiele seien *Gentiana pyrenaica* L. und *Leontodon croceus* HAENKE genannt.

Die nach gegenwärtigem Kenntnisstand im Marmarossicum endemische *N. carpathica* muß zweifellos auch zum alten, tertiären Grundstock der Karpatenflora gerechnet werden. Die besondere pflanzengeographische Stellung des Gebietes, insbesondere des Rodna- und Maramureş-Gebirges, wurde bereits von PAX 1898: 193, 1903: 21–22 und z.B. von HELTMANN 1985: 170–174 hervorgehoben; ob es allerdings sinnvoll ist, hier von Bildungszentren und nicht besser von Erhaltungszentren zu sprechen, darüber kann man diskutieren.

Vom Areal der *N. carpathica* sind die nächstliegenden der übrigen *Nigritella*-Vorkommen der Ost-Karpaten gegen 150 km in SE Richtung entfernt (Munţii Ceahlău, Munţii Hăşmaşul); in den S-Karpaten häufen sich dann *Nigritella*-Vorkommen (vgl. BELDIE 1972); es handelt sich um die diploide *N. rhellicani* TEPPNER & KLEIN und die tetraploide *N. miniata* (CRANTZ) JANCHEN, die beide im Marmarossicum nicht vorkommen.

5. Dank

Wir danken den Direktoren bzw. Kuratoren von Herbarien, die uns durch die Entlehnung von Herbarmaterial oder mit Auskünften unterstützt haben, sehr herzlich; es sind dies die Herbarien BP (Dr. D. KOVÁTS), KRAM (Dr. Z. MIREK), W (Hofr. Dr. H. RIEDL), WRSL (Dr. W. STOJANOWSKA) und WU (Dr. W. TILL). Für das Zeichnen von Abbildungen sind wir Frau M. A. MATHIAS und Herrn M. VIDONYE (Abb. 11) bzw. Herrn A. WILFLING (Abb. 8) sehr dankbar. Herrn Dr. I. CHORNEY (Chernivcy, Ukraine) danken wir für die Hilfe bei der Organisation der Exkursion und für Mitteilungen über seine Funde sehr herzlich.

6. Schrifttum

BELDIE A. 1972. *Nigritella* L.C. RICH. – In: SAVULESCU T., Flora Republ. social. România 12: 716–718.

- COLDEA G. 1990. Munții Rodnei. Studiu geobotanic. (Das Rodna Gebirge. Geobotanische Untersuchung). – București. (Rumänisch mit deutscher Zusammenfassung).
- 1991. Prodrome des associations végétales des Carpates du Sud-Est (Carpates roumaines). – Documents phytosociologiques (Camerino), nouv. Sér. 13: 317–539.
- Flora Europaea = TUTIN & al.
- GEORGESCU C. C. & DONIȚĂ N. 1965. La division floristique des Carpates de Roumanie. – I. – Rev. roum. Biol., Botanique 10(5): 357–369.
- HELTMANN H. 1985. Zum Endemismus des Südost-Karpatenraumes. – In: HELTMANN H. & WENDELBERGER G. (Eds.), Beiträge zur Pflanzengeographie des Südost-Karpatenraumes, p. 157–216. – Naturwissenschaftliche Forschungen über Siebenbürgen, Teil III. – Siebenbürgisches Archiv. Archiv des Vereins für siebenbürgische Landeskunde, dritte Folge, 20.
- 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.
- KOROTKOV K. O., MOROZOVA O. V. & BELONOVSKAJA E. A. 1991. The USSR vegetation syntaxa prodromus. (Engl. edition by G. E. VILCHEK). – Moscow.
- MEUSEL H., JÄGER E. & WEINERT E. 1965. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora, 1. – Jena.
- MIKULSKA J. & MADALSKI J. 1971. *Orchidaceae* (Pars 1). – In: MADALSKI J., Atlas flory Polskiej i ziem osciennych (Florae polonicae terrarumque adiacentium iconographia), 5(1). – Warszawa, Wrocław.
- PAWŁOWSKI B. 1936. Die Pflanzenassoziationen des Czywczyngebirges. – Comptes rendus IV. e Congr. Géographes Ethnographes slaves – Sofia, p. 150–152.
- 1937. Zagadnienie ochrony szaty roślinnej Gór Czywczyńskich. Le problème de la protection de la végétation des Monts de Czywczyn. – Ochrony Przyrody 17: 93–110.
- 1947. Caractéristique géobotanique générale des Monts de Czywczyn. – Bull. Acad. polon. Sci. Lett., Cl. Sci. math. natur., Sér. B, Sci. natur. (I), 1946: 71–108, tab. 2–5.
- 1970. Remarques sur l'endémisme dans la flore des Alpes et des Carpates. – Vegetatio 21: 181–243.
- & WALAS J. 1949. Zespoły roślin naczyniowych Gór Czywczyńskich. – Les associations des plantes vasculaires des Monts de Czywczyn. – Bull. Acad. polon. Sci. Lett., Cl. Sci. math. natur., Sér. B, Sci. natur. (I), 1948: 117–181, tab. 5–18.
- PAX F. 1898, 1908. Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen, 1, 2. – In: ENGLER A. & DRUDE O. (Eds.), Die Vegetation der Erde, 2, 10. – Leipzig.
- 1903. Die pflanzengeographische Gliederung Siebenbürgens. – Bot. Jahrb. 33 (3), Beiblatt bot. Jahrb. 73: 17–28.
- ROSSI W., CAPINERI R., TEPPNER H. & KLEIN E. 1987. *Nigritella widderi* (Orchidaceae-Orchideae) in the Apennines. – Phytion (Horn, Austria) 27(1): 129–138.
- SANDA V., POPESCU A. & DOLTU M. I. 1980. Cenotaxonomia și corologia grupărilor vegetale din România. – Studii și Comunicări 24:1–171. (Supl.). – Sibiu.
- Soó R. v. 1927. Orchideae novae europeae et mediteraneae. (Diagnoses combinationes et nomina nova). – Repert. Spec. nov. Reg. veg. 24: 25–37.

- Soó R. v. 1933. Analyse der Flora des historischen Ungarns. (Elemente, Endemismen, Relikte). – Arb. I. Abt. ungar. biol. Forschungsinst. 6: 173–194.
- 1944. A Radnai havasok hövényvilága. Die Pflanzenwelt der Radnaer Alpen. – Az Erdélyi Nemzeti Múzeum Növénytárának Kiadásá. – Kolozsvár. (33 Seiten, ungarisch mit deutscher Zusammenfassung).
- STOJKO S. M. & TASENKEWITSCH O. 1991. Pflanzengeographische Stellung und Schutz von Flora und Vegetation der Ukrainischen Karpaten. – Verh. zool.-bot. Ges. Österr. 128: 165–177.
- TEPPNER H. 1991a. Karyology and embryology of *Nigritella* (*Orchidaceae*). – 9th European Orchid Congress, Proceedings, Orto Botanico, Rome, April 11–14 1991, p. 14–15.
- 1991b. Embryologische Untersuchungen an *Nigritella* (*Orchidaceae*). – In: HAFELLNER J. (Ed.), 6. Österr. Botanikertreffen, Kurzf. Beitr., p. 50. – Graz.
- & KLEIN E. 1985a. Karyologie und Fortpflanzungsmodus von *Nigritella* (*Orchidaceae-Orchideae*), inkl. *N. archiducis-joannis* spec. nov. und zweier Neukombinationen. – Phytion (Horn, Austria) 25(1): 147–176.
- & — 1985b. *Nigritella widderi* spec. nov. (*Orchidaceae-Orchideae*). – Phytion (Horn, Austria) 25(2): 317–326.
- & — 1989. *Gymnigritella runei* spec. nova (*Orchidaceae-Orchideae*) aus Schweden. – Phytion (Horn, Austria) 29(2): 161–173.
- & — 1990. *Nigritella rhellicani* spec. nova und *N. nigra* (L.) RCHB. f. s. str. (*Orchidaceae – Orchideae*). – Phytion (Horn, Austria) 31(1): 5–26 (Vorausabdruck).
- & — 1993. *Nigritella gabasiana* spec. nova, *N. nigra* subsp. *iberica* subsp. nova (*Orchidaceae – Orchideae*) und deren Embryologie. – Phytion (Horn, Austria) 33(2): 179–209 (Vorausabdruck).
- TUTIN T. G. & al. 1964, 1968, 1972, 1976, 1989, 1993. Flora Europaea 1–5, 2nd. ed. 1. – Cambridge.
- WILMANS O. 1993. Ökologische Pflanzensoziologie. 5. Aufl. – Heidelberg, Wiesbaden.
- ZAGULSKY [= ZAGULSKIJ] M. N. & CHORNEY I. I. 1993. New location of *Nigritella nigra* RICH. (*Orchidaceae*) in Ukrainian Carpathians. – Ukr. bot. J. 50(2): 125–129.
- ZAPAŁOWICZ H. 1889. Roślinna Szata Gór Pokucko-Marmaroskich. – Akad. Umiejet. Krakowie. Sprawozdanie Komisji fizyjograficznej, 24. – Krakow.
- 1906. Conspectus florae Galiciae criticus, 1. – Cracoviae.
- 1909. Prof. PAXA „Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen“ zu stanoviska naszego przyrodoznawstwa (z mapa). – Les „Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen“ par le prof. F. PAX au point de vue de notre science naturelle (avec 1 carte). – Kosmos 34: 924–992.
- ZEMANEK B. 1991. The phytogeographical boundary between the East and West Carpathians – past and present. – Thaiszia (Košice) 1: 59–67.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: [34_2](#)

Autor(en)/Author(s): Teppner Herwig, Klein Erich, Drescher Anton, Zagulskij Michail

Artikel/Article: [Nigritella carpatica \(Orchidaceae-Orchideae\) ein Reliktendemit der Ostalpen. 169-187](#)