

Beiträge zur Kenntnis der Blütenmorphologie der Artengruppe *Nigritella miniata* s.l. (Orchidaceae) in den Ostalpen

Richard Lorenz & Giorgio Perazza

Abstract

Contributions to the knowledge of the flower morphology in the group of *Nigritella miniata* (Orchidaceae) in the Eastern Alps

Results of extensive biometric investigations in the eastern alpine group of *Nigritella miniata* s.l. as well as of hybridogenic taxa of *Gymnigritella* to clarify their taxonomic status are presented in comparison to *N. nigra* s.l. and *N. rhellicani*. For this purpose samples of type populations of *N. nigra* subsp. *austriaca*, *N. archiducis-joannis*, *N. bicolor*, *N. miniata* s.str., *N. minor*, *N. widderi* from Austria, of *N. buschmanniae*, *N. hygrophila*, *N. miniata* var. *dolomitensis* from Italy and *Gymnigritella runei* from Sweden have been compared to samples of *N. miniata* from other than type proveniences in Austria, Italy and Switzerland; further comparisons were carried out with *Gymnadenia conopsea* var. *alpina*, ×*Gymnigritella suaveolens* and *Nigritella rhellicani* from South Tyrol/Italy.

Data were processed by multivariate discriminant analysis and evaluated additionally by bivariate diagrams. Overall the status of species, in accordance with available published morphological, cariological, embryological and - partially - allozyme-data, is confirmed for *N. archiducis-joannis*, *N. buschmanniae*, *N. miniata* s.str., *N. minor* and *N. widderi*, of subspecies for *N. miniata* subsp. *stiriaca* and of variety for *N. miniata* var. *dolomitensis*. Recently described taxa *N. bicolor* and *N. hygrophila* however revealed insufficiently differentiated from *N. miniata* s.str. respectively from *N. miniata* var. *dolomitensis* to be classified as varieties or higher ranges. Interestingly *Gymnigritella runei* proved to be well differentiated, but morphologically nearer to *Nigritella* than to *Gymnadenia*, corresponding to its genome composition with three parts *Nigritella* and one part *Gymnadenia*. ×*Gymnigritella suaveolens* appeared not fully intermediate between its parent genera. Chromatic variants of *N. rhellicani* were confirmed to be morphologically equal to black variants, both however reasonably differentiated from *N. nigra* subsp. *austriaca*. Discriminant analysis of morphological data support the view that the genera *Nigritella* and *Gymnadenia* are sister groups.

Keywords: Orchidaceae; *Gymnigritella runei*, ×*Gymnigritella suaveolens*, *Nigritella archiducis-joannis*, *Nigritella bicolor*, *Nigritella buschmanniae*, *Nigritella hygrophila*, *Nigritella miniata* subsp. *miniata*, *Nigritella miniata* var. *dolomitensis*, *Nigritella miniata* subsp. *stiriaca*, *Nigritella minor*, *Nigritella nigra* subsp. *austriaca*, *Nigritella rhellicani*; *Nigritella widderi*, Flora of Austria; Italy, Switzerland, Sweden, biometry, taxonomy

1 Einleitung

Rote Kohlröschen siedeln auf Kalk und Dolomit im Ostalpenraum von der Zentralschweiz bis zum Wiener Schneeberg und besitzen Außenposten in den Karpaten (BAUMANN & KÜNKELE 1982: 182). Sie sind zum Unterschied von diploiden Schwarzen Kohlröschen tetraploid und pflanzen sich über Apomixis in Form von Nuzellarembryonie fort (TEPPNER & KLEIN 1985). Erstmals wies CRANTZ (1769: 487-488) auf rotblühende Kohlröschen am Wiener Schneeberg, der Rax und angrenzenden Gebirgen hin („in *albula-Schneeberg, in eius diversis iugis; in alpe Breynina, & aliis quatuor adjacentibus*“) und beschrieb sie als *Orchis miniata*. Über seine Zitate und die das Epitheton ergänzenden Angaben zur Blütenfarbe schloss er jedoch auch Schwarze Kohlröschen, *Nigritella rhellicani* und *N. nigra* subsp. *austriaca* mit ein (BAUMANN et al. 2002: 176-178; BAUMANN & LORENZ 2011: 1775). Wohl deshalb hat WETTSTEIN (1889: 312) über 100 Jahre später mit *Gymnadenia rubra* eine Neubeschreibung vorgenommen, die von RICHTER (1890: 278) in die Gattung *Nigritella* transferiert wurde. Seit JANCHEN (1959: 232) den Crantz'schen Namen umkombinierte, herrscht allerdings Uneinigkeit über den korrekten Namen des Roten Kohlröschens, *Nigritella rubra* oder *Nigritella miniata*. Zur Klärung der unbefriedigenden Situation wurde nach Typisierung beider Namen auf rotblühendes Material vom Wiener Schneeberg vorgeschlagen, den mehrheitlich angewandten Namen *G. rubra* (*N. rubra*) gegen *Orchis miniata* (*N. miniata*) zu konservieren (BAUMANN & LORENZ 2011). Dieser Vorschlag wurde mittlerweile vom zuständigen Komitee für die Nomenklatur von Gefäßpflanzen mehrheitlich nicht empfohlen (APPLEQUIST 2012: 1115), eine gegenteilige abschließende Entscheidung der zuständigen Nomenklatur-Sektion auf dem nächsten IAPT-Kongress (2017) ist nach allgemeiner Erfahrung nicht zu erwarten. Deshalb wird hier für das Rote Kohlröschen *N. miniata* (Crantz) Janch. als korrekter Name angewendet.

Im letzten Viertel des vergangenen Jahrhunderts haben eingehende felddbotanische, kariologische und embryologische Untersuchungen ± aufgehellter rot-/rosablühender Kohlröschen durch TEPPNER & KLEIN (1985a, 1985b, 1990) die Eigenständigkeit mehrerer in den österreichischen Alpen neu erkannter seltenerer polyploider Taxa aufgezeigt: *N. archiducis-joannis*, *N. miniata* subsp. *stiriaca* und *N. widderi*, die häufig zusammen mit *N. miniata*, aber kaum miteinander vorkommen. Allozymdaten bestätigten grundsätzlich die Eigenständigkeit zum einen der Gattung *Nigritella* gegenüber *Gymnadenia*, zum anderen dieser polyploiden Taxa (HEDRÉN et al. 2000) und zeigten mögliche Evolutionswege über hypothetische Vorfahren heutiger diploider Taxa wie *N. rhellicani* auf. Möglich erscheinen auch Weiterentwicklungen auf tetraploidem Niveau durch Mutation aber auch durch gelegentliche sexuelle Rekombinationen (HEDRÉN l.c., TEPPNER 2004). Zwei weitere polyploide Taxa, einmal *N. dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN 1998), zum anderen *N. buschmanniae* (TEPPNER & STER 1998), wurden aus den Dolomiten und der Brenta beschrieben. In den letzten Jahren wurden drei weitere neue Arten bekannt, davon zwei aus der Steiermark, mit *N. minor* ein sehr kleinblütiger kleinräumiger Endemit (FOELSCH & ZERNIG 2007) und mit *N. bicolor* ein im unteren Blütenkranz mehr oder weniger aufgehelltes, schmalpetaliges weitverbreitetes Taxon (FOELSCH 2010a). Als dritte Neuheit haben FOELSCH & HEIDTKE (2011) jüngst aus dem zentralen Verbreitungsgebiet von *N. miniata* var. *dolomitensis* als feuchtigkeitsliebend klassifizierte Pflanzen mit kürzerem Blütenstand als *N. hygrophila* beschrieben.

Die Bestimmung all dieser Taxa des rotblühenden polyploiden *Nigritella miniata*-Komplexes im Gelände ist angesichts der Kleinheit der Blüten und ihrer geringen morphologischen Differenzierung sowie der praktisch nicht unterscheidbaren vegetativen Organe und der nur im Labor bestimmbaren kariologischen Eigenschaften naturgemäß schwierig. Deshalb muss verstärkt auch auf qualitative Bestimmungshilfen zurückgegriffen werden wie Form des Blütenstandes, Form der Lippe, Färbung der Blüten, Papillenbesatz auf den unteren Brakteen und Blütezeit. So ist es nicht verwunderlich, dass Bearbeiter dieses Komplexes zu unterschiedlichen taxonomischen Bewertungen gekommen sind (BAUMANN et al. 2006, BOILLAT 2011, BUTTLER 1986, DELFORGE 2006, 2011, KREUTZ 2004, LORENZ 2004, LORENZ & PERAZZA 2004, PERAZZA 2009, TEPPNER 2004, 2008, WENKER 2007). Große Unsicherheit besteht vielfach bei Feldbotanikern und Liebhabern insbesondere bei den jüngst beschriebenen Taxa. Zwar liegen allen Protologen der neueren Taxa neben teils sehr ausführlichen verbalen Beschreibungen auch Messdaten der Blütenorgane zugrunde, letztere allerdings in statistisch unzureichender Anzahl. Umfassende vergleichende Untersuchungen der Blütenmorphologie liegen mit wenigen Ausnahmen, die zumindest partielle Aspekte beleuchten (GÖLZ & REINHARD 1986, MRKVICKA 1992, BRÜTSCH 2000, BOILLAT 2011), nicht vor. Wir haben in den letzten 15 Jahren zahlreiches Blütenmaterial aller o.a. Sippen für biometrische Untersuchungen gesammelt, zur Reduzierung von Jahr-zu-Jahr und Interpopulationsschwankungen meist von mehreren Populationen inklusive der Typuspopulationen der meisten Sippen und möglichst aus verschiedenen Jahren, und vermessen. Die im Folgenden aufgelisteten Taxa wurden dabei biometrisch überprüft:

Diploide Taxa:	<i>Nigritella rhellicani</i>
Tetraploide Taxa:	<i>Nigritella archiducis-joannis</i> <i>Nigritella bicolor</i> <i>Nigritella hygrophila</i> <i>Nigritella miniata</i> subsp. <i>miniata</i> var. <i>miniata</i> <i>Nigritella miniata</i> var. <i>dolomitensis</i> <i>Nigritella miniata</i> subsp. <i>stiriaca</i> <i>Nigritella minor</i> <i>Nigritella nigra</i> subsp. <i>austriaca</i> <i>Nigritella widderi</i>
Pentaploide Taxa:	<i>Nigritella buschmanniae</i>

Vorversuche zur Überprüfung der Eignung multivariater Diskriminanzanalysen in der Gattung *Nigritella* wurden unter Einschlußnahme von Stichproben aus den Gattungen *Gymnadenia* und *Gymnigritella* durchgeführt:

Gymnadenia conopsea var. *alpina*
×*Gymnigritella suaveolens*
Gymnigritella runei

Die Ergebnisse der Auswertungen werden in dieser Arbeit vorgelegt und hinsichtlich taxonomischer Schlußfolgerungen diskutiert.

2 Material und Methoden

2.1 Biometrische Daten (Tabellen 2-6)

Für unsere biometrischen Untersuchungen der polyploiden rot- bis hellblühenden *Nigritella*-Taxa haben wir uns auf die Blütenmorphologie beschränkt, da einerseits die Unterschiede vegetativer Organe zwischen *Nigritella*-Taxa bereits auf Artebene sehr gering sind und andererseits der Aufwand im Verhältnis zu durchaus möglichen nützlichen Ergebnissen zu hoch erschien. Für die Vermessung der Blütenorgane wurden von aufblühenden bis hochblühenden, hinsichtlich Habitus, Größe und Häufigkeit möglichst repräsentativ ausgewählten, insgesamt 670 Pflanzen je eine bis zwei Blüten aus dem unteren Blütenkranz entnommen und im frischen Zustand in die einzelnen Blütenorgane zerlegt. Diese wurden anschließend in planem Zustand unter hohem Druck zwischen saugfähigem Hygienepapier und steifen Graukartons im A6-Format ohne nennenswerte Schrumpfung (<5%) rasch getrocknet, anschließend auf weißen A4-Kartons unter einer transparenten Schutzfolie aufgezogen. Die Abmessungen von jeweils größter Länge/größter Breite beider seitlichen Petalen, aller drei Sepalen, Lippe, Brakteen, Ovarium, Gynostemium mit insgesamt 23 Messtrecken wurden mit einer Messlupe mit 0,1 mm-Skala ermittelt, die der zugehörigen Blütenstände mit Lineal mit 1 mm-Skala. Mittelwerte und Standardabweichungen wurden mittels Excel (Microsoft) in je einem eindeutig benannten und standardisierten Tabellenblatt pro Population und Jahr digital erfasst und einzeln oder gruppiert ausgewertet. Für Petalen und Seitliche Sepalen wurden für die statistischen Auswertungen die Mittelwerte der linken und rechten Organe eingesetzt. Die Messergebnisse werden mit Mittelwert und Standardabweichung für die Terra-typica-Populationen und die einzelnen regionalen Gruppen in den Tabellen 2-6 zusammengefasst. Die Einzelwerte aller vermessenen Blütenorgane werden in den Diagrammen Abb. 1-24 graphisch dargestellt und in Kap. 3.1 erläutert. Bei den Streudiagrammen ist zu beachten, daß in der Graphik programmbedingt nicht alle eingesetzten Wertepaare sichtbar sind, da bei gleicher Lage von Wertepaaren ein in der rechten Legende untenstehendes Taxon ein obenstehendes Taxon überlagert.

2.2 Statistische Auswertungen

Multivariate statistische Analysenverfahren haben sich bei morphotaxonomischen Fragestellungen als ein sehr gut geeignetes, objektives Mittel zur Prüfung von numerischen Beziehungen von Sippen bewährt und erlauben damit auch gewisse Rückschlüsse auf ihren Verwandtschaftsgrad (STUESSY 2009: 66). Dabei kommen vielfach Diskriminanzanalysen (DA) zur Anwendung, wenn eine größere Anzahl kontinuierlicher biometrischer Daten zur Verfügung steht (LOWE 2010: 544), die sich für taxonomische Untersuchungen bei Orchideen bereits bei mehreren Gattungen wie *Dactylorhiza*, *Epipactis*, *Ophrys*, *Platanthera* und *Serapias* als aussagekräftig erwiesen haben (TYTECA & GATHOYE 2000, CRISTAUDO et al. 2009, LORENZ et al. 2011, 2012, LOWE 2011). Für die hier durchgeführten Diskriminanzanalysen (Abb. 25 a,b-29 a,b) wurden ausschließlich Stichproben mit kompletten Datensätzen der in Tabelle 2-6 aufgelisteten Blütenmerkmale eingesetzt, d.h. Länge und Breite von Petalen, Sepalen, Lippe, Sporn, Brakteen sowie Ovariumlänge und Gynostemiumhöhe (Merkmale Nr. 61, 62, 63, 64, 23, 24, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 35, 36, 37, 38). Blütenstandsabmessungen (Merkmale Nr. 14, 15) wurden hierbei nicht eingesetzt, da diese nicht ausreichend bei vergleichbaren

Blühzustand erhoben werden konnten. Ebensovienig wurden für DA-Analysen Quotienten eingesetzt (Merkmale Nr. 77, 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 90, 91, 93, 94).

Die Ergebnisse der Diskriminanzanalysen werden für die stärksten Faktoren F1 und F2 als Punktdiagramme mit 95% Vertrauensbereich-Ellipsoiden in Abb. 25 a-29a dargestellt. Für die Erstellung der Dendrogramme nach agglomerativem hierarchischem Clustering (AHC) der untersuchten Sippen wurden die in den DA erhaltenen Mahalanobis-Distanzen verwendet, sie werden in Abb. 25b-29b dargestellt. Beide Analysen wurden mittels XLStat (Addinsoft) durchgeführt.

2.3 Herkunft und Bezeichnung der Stichproben

Neben dem botanischen Namen der einzelnen Taxa wird in Klammer der für die graphische Darstellung der statistischen Ergebnisse verwendete Kürzel sowie die Anzahl vermessener Pflanzen angegeben. Unter dem Tabellenblattnamen für die einzelnen Populationen/Jahre folgen Angaben zu Anzahl vermessener Blüten (in Klammer), Herkunft der untersuchten Pflanzen mit Land, Provinz, Ort, UTM-Koordinaten (MGRS-Format), Höhe, ggf. MTB, Habitat, Gesteinsuntergrund, Datum, Anzahl blühender Pflanzen, Blühzustand und Fundortnummer (FO x) sowie Beobachter (G. Perazza = GP, R. Lorenz. = RL). Die Benennung der Fotos auf den Bildtafeln der Abb. 48-64 mit a-f erfolgt in der Reihenfolge von links oben nach recht unten.

Gymnadenia conopsea var. *alpina* (Gcoal, n = 27)

Gcoal02, Gcoal02a (n = 16): Italien, Südtirol, Lungiarü, 0,8 km E Kreuzjoch, UTM_{ED1950} 32T QS 16.47.81, 2120 m ü.d.M, alpiner Magerrasen, Dolomit, 01.07.2003, > 1.000 Ex., Hochblüte, FO Lo 03.238d, GP & RL.

Gcoal03 (n = 11): Italien, Südtirol, Lungiarü, 1,5 km W Misci, UTM_{ED1950} 32T QS 16.67.81, 1730 m ü.d.M, Lärchenwiese, Kalk, 19.07.2006, ca. 50 Ex., Hochblüte, FO Lo 06. 243a, RL.

Gymnigritella runei (Gnrun typ, n = 24)

Gnrun01 (n = 12): Schweden, Västerbotten, Rönäs, Rödingsnäset, SwGrid_{WGS84} O1449600 N7308200, 810 m ü.d.M, Zwergstrauchheide, Schiefer, 18.07.2008, ca. 100 Ex., Hochblüte, FO Lo 08.245e, RL. Locus classicus.

Gnrun01a (n = 12): Schweden, Västerbotten, Rönäs, Rödingsnäset, SwGrid_{WGS84} O1449300 N7308200, 790 m ü.d.M, Zwergstrauchheide, Schiefer, 18.07.2008, ca. 100 Ex., Hochblüte, FO Lo 98.246e, RL. Locus classicus.

×*Gymnigritella suaveolens* (Gnsuav, n = 16)

Gnsuav01 (n = 5): Italien, Südtirol, Lungiarü, 1,2 km E Kreuzjoch, UTM_{ED1950} 32T QS 16.47.61, 2050 m ü.d.M, alpiner Magerrasen, Dolomit, 08.07.2009, ca. 30 Ex., Hochblüte, FO Lo 09.265, RL.

Gnsuav02 (n = 4): Italien, Südtirol, Lungiarü, 0,8 km E Kreuzjoch, UTM_{ED1950} 32T QS 16.47.80, 2100 m ü.d.M, alpiner Magerrasen, Dolomit, 14.07.1998, ca. 30 Ex., Hochblüte, FO Lo 98.422, RL.

Gnsuav03 (n = 7): Italien, Südtirol, Lungiarü, Munt de Vila, UTM_{ED1950} 32T QS 16.57.30, 2020 m ü.d.M, alpiner Mahd, Dolomit, 01.07.2003, ca. 15 Ex., Hochblüte, FO Lo 03.238d-e, GP & RL.

Nigritella archiducis-joannis (arch typ, n = 18)

Narch01 (n = 7): Österreich, Steiermark, Totes Gebirge, Tauplitzalm, Traweng, UTM_{WGSS4} 33T VN 27.52.97, 1980 m ü.d.M, alpiner Magerrasen, Kalk, 29.06.2003, ca. 60 Ex., aufblühend - Hochblüte, FO Lo 03.235a, GP & RL. Terra typica.

Narch01a (n = 6): Österreich, Steiermark, Totes Gebirge, Tauplitzalm, Traweng, UTM_{WGSS4} 33T VN 27.52.97, 1980 m ü.d.M, alpiner Magerrasen, Kalk, 12.07.2011, ca. 40 Ex., Hochblüte, abblühend - verblüht, FO Lo 11.229, RL. Terra typica.

Narch03 (n = 5): Österreich, Steiermark, Tauplitzalm, Lawinenstein, UTM_{WGSS4} 33T VN 27.22.01, 1900 m ü.d.M, alpiner Magerrasen, Kalk, 26.06.2003, ca. 40 Ex., Hochblüte, FO Lo 03.229, GP & RL. Terra typica.

Nigritella bicolor (bic typ, n = 16)

Nrubr21, Nrubr21a (n = 16): Österreich, Steiermark, Hochschwabgruppe, Tragöß, Trenchtling, Roß-/Edelweißboden, UTM_{WGSS4} 33T WN 06.33.-WN 06.24, 1760-1820 m ü.d.M, alpiner Magerrasen, Kalk, 29.06.2012, > 150 Ex., aufblühend - Hochblüte, FO Lo 12.165a-c, RL. Locus classicus.

Nigritella bicolor (bic ST, n = 46)

Nrubr10 (n = 8): Österreich, Steiermark (ST), Fladnitz, Teichalm, UTM_{WGSS4} 33T WN 34.65.12, 1450 m ü.d.M, alpiner Magerrasen, beweidet, Kalk, 27.06.2004, >50 Ex., Hochblüte, FO Lo 04.152b, RL.

Nrubr12 (n = 10): Österreich, Steiermark, Hochschwabgruppe, Aflenz, Bürgeralm, Höchstein, UTM_{WGSS4} 33T WN 17.71.35, 1775 m ü.d.M, alpiner Magerrasen, Kalk, 08.07.2004, >50 Ex., Hochblüte, FO Lo 04.170, RL.

Nrubr13, Nrubr13a (n = 16): Österreich, Steiermark, Hochschwabgruppe, Aflenz, Bürgeralm, Höchstein, UTM_{WGSS4} 33T WN 17.71.35, 1775 m ü.d.M, alpiner Magerrasen, Kalk, 01.07.2012, >50 Ex., aufblühend - Hochblüte, FO Lo 12.168, RL.

Nrubr15 (n = 12): Österreich, Steiermark, Totes Gebirge, Tauplitzalm, Traweng, UTM_{WGSS4} 33T VN 27.52.97, 1980 m ü.d.M, alpiner Magerrasen, Kalk, 12.07.2011, ca. 70 Ex., Hochblüte, abblühend - verblüht, FO Lo 11.229, RL.

Nigritella buschmanniae (bus typ, n = 32)

Nbusch01 (n = 7): Italien, Trentino, Brenta, Le Crosette, UTM_{ED1950} 32T PS 41.79.48, 2350 m ü.d.M, 9731/3, alpiner Magerrasen, Dolomit, 15.07.1998, ca. 150 Ex., aufblühend-Hochblüte, FO Lo 98.425, GP & RL. Locus classicus..

Nbusch01a (n = 7) Brenta, Rif. Tuckett, PS 41.58.45, 2210 m ü.d.M., 9731/3, 15.07.1998, ca. 20 Ex., Hochblüte, FO Lo 98.426c, GP & RL. Terra typica.

Nbusch02 (n = 7), Le Crosette, 01.08.2009, ca. 70 Ex., aufblühend - Hochblüte - abblühend, FO Lo 09.339, GP & RL. Locus classicus.

Nbusch03 (n = 11), Le Crosette, 15.07.2012, ca. 50 Ex., Hochblüte - abblühend, FO Lo 12.201, GP & RL. Locus classicus..

Nigritella hygrophila (hyg typ, n = 41)

Ndolo49 (n = 12): Italien, Trentino, Pordoijoch, UTM_{ED1950} 32T QS 15.52.34.70.14, 2190 m ü.d.M, 9536/2, alpiner Magerrasen neben kleinem Bachlauf, Dolomit, 05.07.2012, ca. 40 Ex., aufblühend - Hochblüte - abblühend, FO Lo 12.177a, RL. Locus classicus.

Ndolo50 (n = 5): Italien, Trentino, Pordoijoch, UTM_{ED1950} 32T QS 15.52.54.37.26, 2225 m ü.d.M, 9536/2, alpiner Magerrasen neben kleinem Bachlauf, Dolomit, 14.07.2011, ca. 50 Ex., Hochblüte - abblühend, FO Lo 11.241, GP & RL. Terra typica.

Ndolo51, Ndolo51a (n = 24): Italien, Trentino, Pordoijoch, UTM_{ED1950} 32T QS 15.52.54.36.84, 2220 m ü.d.M, 9536/2, alpiner Magerrasen neben kleinem Bachlauf, Dolomit, 05.07.2012, ca. 40 Ex., aufblühend - Hochblüte - abblühend, FO Lo 12.177b, RL. Terra typica.

Nigritella hygrophila (hyg BL, n = 32)

Ndolo52 (n = 8): Italien, Veneto (BL), Pordoijoch, UTM_{ED1950} 32T QS 15.62.99. – QS.15.62.89, 2210-2320 m ü.d.M, 9536/2, alpiner Magerrasen, neben und an der Böschung einer wechsel-feuchten Rinne ob Parkplatz Kriegerdenkmal, Dolomit, 14.07.2011, >100 Ex., Hochblüte - abblühend - verblüht, FO Lo 11.241, GP & RL. Terra typica.

Ndolo53, Nrubr53a (n = 24): Italien, Veneto (BL), Pordoijoch, UTM_{ED1950} 32T QS 15.62.99. – QS.15.62.89, 2210-2320 m ü.d.M, 9536/2, alpiner Magerrasen, neben und an der Böschung einer wechselfeuchten Rinne ob Parkplatz Kriegerdenkmal, Dolomit, 05.07.2012, >300 Ex., aufblühend - Hochblüte, FO Lo 12.176a-d, RL. Terra typica.

Nigritella miniata subsp. miniata var. miniata (mta typ, n = 36)

Nrubr01 (n = 12): Österreich, Niederösterreich, Wiener Schneeberg, 0.2S Elisabethkapelle, UTM_{WGSS4} 33T WN 68.29.56, 1760 m ü.d.M, alpiner Magerrasen, Kalk, 09.07.2004, >50 Ex., Hochblüte, FO Lo 04.172a, RL. Terra typica.

Nrubr02, Nrubr02a (n = 24): Österreich, Niederösterreich, Wiener Schneeberg, weitläufiges, welliges Gelände zwischen Dambachhütte und Steilanstieg zum Schneebergkamm, UTM_{WGSS4} 33T WN 69.10.82 - 69.10.28 - 69.00.99 - 69.00.72, 1800-1930 m ü.d.M, alpiner Magerrasen, Kalk, 09.07.2011, >150 Ex., Hochblüte, FO Lo 11.224-225, RL. Terra typica.

Nigritella miniata subsp. miniata var. miniata (mta TN, n = 25)

Nrubr60 (n = 20): Italien, Trentino (TN), M. Pasubio, Sella dei Campiluzzi, UTM_{ED1950} 32T PR 67.85.25, 2009 m ü.d.M, 0133/3, alpiner Magerrasen, Dolomit, 07.07.2012, >100 Ex., Hochblüte, GP.

Nrubr65 (n = 2): Italien, Trentino, Brenta, Le Crosette, UTM_{ED1950} 32T PS 41.79.48, 2350 m ü.d.M, 9731/3, alpiner Magerrasen, Dolomit, 15.07.2012, ca. 5 Ex., Hochblüte, FO Lo 12.201a, GP & RL.

Nrubr66 (n = 3): Italien, Trentino, Brenta, Le Crosette, 01.08.2009, ca. 15 Ex., Hochblüte - abblühend, FO Lo 09.339, GP & RL.

Nigritella miniata subsp. miniata var. miniata (mta LO, n = 31)

Nrubr40 (n = 5): Italien, Lombardei (LO-SO), Val Fraele, UTM_{ED1950} 32T NS 95.74.15, 1930 m ü.d.M, 9427/4, alpines Mahd, Kalk, 02.07.1995, ca. 50 Ex., aufblühend, FO Lo 95.368, RL.

Nrubr41 (n = 12): Italien, Lombardei (LO-SO), Valdidentro, Val Fraele, UTM_{ED1950} 32T NS 95.74.23, 1970 m ü.d.M, 9427/4, alpiner Magerrasen, Kalk, 07.07.2004, ca. 35 Ex., Hochblüte - abblühend, FO Lo 04.169, RL.

Nrubr42 (n = 10): Italien, Lombardei, Valdidentro, Val Fraele, UTM_{ED1950} 32T NS 95.74.06, 1960 m ü.d.M, 9427/4, alpiner Magerrasen, Kalk, 02.07.2011, ca. 70 Ex., abblühend, FO Lo 11.198, RL.

Nrubr45 (n = 4): Italien, Südtirol, Avigna, 0,4 SW Praviert, UTM_{ED1950} 32T PS 07.70.18, 2190-2240 m ü.d.M, 9328/1, alpine Rasenfragmente mit *Dryas octopetala*, Kalk, 18.07.1997, 13 Ex., Hochblüte, FO Lo 97.297, RL & F. Unterer.

Nigritella miniata* subsp. *miniata* var. *miniata (mta CH, n = 30)

- Nrubr50 (n = 8): Schweiz, Graubünden, 1,3 E Berninahaus, UTM_{WGS84} 32T NS 74.53.89, 2170 m ü.d.M, alpiner Magerrasen, Kalk, 06.07.2004, ca. 25 Ex., Hochblüte, FO Lo 04.165, RL.
- Nrubr51 (n = 10): Schweiz, Graubünden, Bernina, E Lagalb-Talstation, UTM_{WGS84} 32T NS 74.63.62, 2210 m ü.d.M, alpiner Magerrasen, Kalk, 01.07.2011, ca. 15 Ex., Hochblüte - abblühend, FO Lo 11.194, RL.
- Nrubr55 (n = 12): Schweiz, Ticino, Tessin, Lukmanierpass, UTM_{WGS84} 32T MS 85.45.87, 1890 m ü.d.M, alpiner Magerrasen, Kalk, 05.07.2004, ca. 25 Ex., aufblühend - Hochblüte, FO Lo 04.161a, RL.

Nigritella miniata* var. *dolomitensis (dolo typ, n = 52)

- Ndolo01 (n = 12): Italien, Südtirol, Fanes, 0,2 E Le de Limo, UTM_{ED1950} 33T TM 76.26.00, 2250 m ü.d.M, 9338/3, alpiner Magerrasen, Dolomit, 12.07.1999, >150 Ex., aufblühend - Hochblüte, FO Lo 99.334, GP, RL, H. Madl & R. Vettori. Terra typica.
- Ndolo02 (n = 10): Italien, Südtirol, Fanes, 1,2 WSW Col Bechei, UTM_{ED1950} 33T TM 76.25.59, 2410 m ü.d.M, 9338/3, alpiner Magerrasen, Dolomit, 05.07.2000, >120 Ex., aufblühend - Hochblüte, FO Lo 00.267d, RL. Locus classicus.
- Ndolo04, Ndolo04a (n = 16): 1,2 WSW Col Bechei, 21.7.2004, >150 Ex., Hochblüte, FO Lo 04.219, RL. Locus classicus.
- Ndolo05, Ndolo05a (n = 14): 0,6 SW Col Bechei, UTM_{ED1950} 33T TM 76.35.35, 2540 m ü.d.M., 9338/3, 14.07.2011, ca. 50 Ex., Hochblüte, FO Lo 11.238, GP & RL. Locus classicus.

Nigritella miniata* var. *dolomitensis (dolo SA, n = 44; dolo Dol = dolo SA + dolo BL)

- Ndolo20 (n = 12): Italien, Südtirol, Seiseralm, Grunser Bichl, UTM_{ED1950} 32T QS 05.25.02 - QS 05.25.21, 2090-2170 m ü.d.M., 9435/4, 28.06.2011, ca. 50 Ex., Knospending, aufblühend - Hochblüte, FO Lo 11.183, RL.
- Ndolo21 (n = 8): Grunser Bichl, 14.07.1999, >100 Ex., aufblühend, FO Lo 99.349, RL.
- Ndolo22 (n = 12): Grunser Bichl, 13.07.2004, >150 Ex., aufblühend - Hochblüte, FO Lo 04.187c-e, RL.
- Ndolo23 (n = 5+7): Italien, Südtirol, Seiseralm, 0,5- 1,0 km NW Rossezahnscharte, UTM_{ED1950} 32T QS 05.34.10 - QS 05.23.66, 2310-2460 m ü.d.M., 9435/4, 14.07.1999, ca. 50 Ex., Hochblüte, FO Lo 99.351a, RL, und 18.07.2012, ca. 10 Ex. abblühend, FO Lo 12.206c, RL, H. Madl & E. Obrist.

Nigritella miniata* var. *dolomitensis (dolo BL, n = 24)

- Ndolo30, Ndolo30a (n = 24): Italien, Veneto (BL), Valparolapass, UTM_{ED1950} 32T QS 25.97.43, 2190 m ü.d.M, 9437/4, alpiner Magerrasen, Dolomit, 04.07.2012, >100 Ex., Hochblüte, FO Lo 12.174, RL.

Nigritella miniata* subsp. *stiriaca (stir, n = 22)

- Nstir01 (n = 10): Österreich, Steiermark (ST), Fladnitz, Teichalm, UTM_{WGS84} 33T WN 34.65.12, 1450 m ü.d.M, alpiner Magerrasen, beweidet, Kalk, 27.06.2004, ca. 50 Ex., Hochblüte, FO Lo 04.152b, RL.
- Nstir05 (n = 12): Österreich, Salzburg (SZ), St. Wolfgang, Schafberg, UTM_{WGS84} 32T LT 89.22.00, 1450 m ü.d.M, alpiner Magerrasen, Kalk, 30.06.2004, ca. 100 Ex., Hochblüte, FO Lo 04.157, RL.

Nigritella minor (minor typ, n = 18)

Nminor01, Nminor 01a (n = 18): Österreich, Steiermark, Hochschwabgruppe, Tragöß, Trenchtling, Edelweißboden, UTM_{WGS84} 33T WN 06.24.81, 1820 m ü.d.M, alpiner Magerrasen, Kalk, 29.06.2012, > 60 Ex., Hochblüte - abblühend, FO Lo 12.165, RL. Locus classicus.

Nigritella nigra subsp. austriaca (aus typ, n = 24)

Naus01, Naus01a (n = 24): Österreich, Steiermark, Hochschwabgruppe, Tragöß, Trenchtling, Edelweißboden, UTM_{WGS84} 33T WN 06.24.81, 1820 m ü.d.M, alpiner Magerrasen, Kalk, 29.06.2012, > 1.000 Ex., aufblühend - Hochblüte - abblühend, FO Lo 12.165, RL. Terra typica.

Nigritella nigra subsp. austriaca (aus HÖ, n = 12)

Naus10 (n = 12): Österreich, Steiermark, Hochschwabgruppe, Aflenz, Bürgeralm, Höchstein, UTM_{WGS84} 33T WN 17.71.35, 1775 m ü.d.M, alpiner Magerrasen, Kalk, 26.06. 2003, ca. 100 Ex. aufblühend, FO Lo 03.226, GP & RL; 08.07.2004, ca. 100 Ex., Hochblüte, FO Lo 04.170, RL.

Nigritella rhellicani (rhel PU, n = 46, davon: s = dunkelblütig, n = 27; bt = buntblütig, n = 19)

Nrhel20 (n = 7s, 3bt): Italien, Südtirol, Seiseralm, Pufflatsch, UTM_{ED1950} 32T QS 05.08.59 - QS 05.09.72, 2100-2150 m ü.d.M., 9435/2, 16.07.1997, ca. 1.500 Ex., Hochblüte, FO Lo 97.290, RL.

Nrhel21 (n = 8s, 4bt): Pufflatsch, 32T QS 05.08.59 - QS 05.09.72, 2100-2150 m ü.d.M., 9435/2, 19.07.1999, ca. 1.000 Ex., Hochblüte - abblühend, FO Lo 99.364, RL.

Nrhel21 (n = 12s, 12bt): Pufflatsch, 32T PS 95.99.33 - QS 05.09.42, 2060-2130 m ü.d.M., 9435/2, 11.07.2012, >1.000 Ex., Hochblüte, FO Lo 12.193, RL.

Nigritella rhellicani (rhel ZA, n = 24, dunkelblütig)

Nrhel10, Nrhel10a (n = 24): Italien, Südtirol, Rein i.T., Knuttenalm-Ochsenlenke, UTM_{ED1950} 33T TN 80.08.06 - TN 70.98.35, 2350-2520 m ü.d.M., 9038/2, 19.07.2012, ca. 1.500 Ex., Hochblüte, FO Lo 12.211, RL.

Nigritella widderi (widd typ, n = 30)

Nwidd01 (n = 5): Österreich, Steiermark, Hochschwabgruppe, Tragöß, Trenchtling, S Edelweißboden, UTM_{WGS84} 33T WN 06.33.08, 1760 m ü.d.M, alpiner Magerrasen, Kalk, 29.06.2004, ca. 20 Ex., aufblühend, FO Lo 04.156, RL. Locus classicus.

Nwidd02, Nwidd02a (n = 15): Österreich, Steiermark, Hochschwabgruppe, Tragöß, Trenchtling, Edelweißboden, UTM_{WGS84} 33T WN 06.24.81, 1820 m ü.d.M, alpiner Magerrasen, Kalk, 29.06.2012, ca. 25 Ex., Hochblüte - abblühend, FO Lo 12.166b, RL. Locus classicus.

Nwidd05 (n = 10): Österreich, Steiermark, Hochschwabgruppe, Aflenz, Bürgeralm, Höchstein, UTM_{WGS84} 33T WN 17.71.35, 1775 m ü.d.M, alpiner Magerrasen, Kalk, 08.07.2004, ca. 40 Ex., Hochblüte, FO Lo 04.170, RL. Terra typica.

3 Ergebnisse

3.1 Biometrie der Blütenorgane (Streudiagramme, Histogramme Abb. 1-24, Abb. 30-47)

Die Messergebnisse der einzelnen Blütenorgane werden mit Mittelwert und Standardabweichung in Tabelle 2-6 zusammengefasst und in Abb. 1-24 in Punktdiagrammen, teils auch in Histogrammen dargestellt. Dabei werden einmal biometrische Daten vorwiegend aus Terra typica der bis Ende letzten Jahrhunderts aus dem Ostalpenraum bekannten und allgemein als Arten oder Unterarten anerkannten Taxa miteinander verglichen. Zum anderen werden Messdaten von *N. miniata* aus verschiedenen Herkünften mit Stichproben der in letzter Zeit von *N. miniata* abgetrennten Taxa untersucht. Abschließend werden die Messdaten der Stichproben von *Gymnadenia*, *Gymnigritella* und *N. nigra/rhellicani* verglichen. Beispielhafte Blütenanalysen im Maßstab 1:1 werden in Abb. 30-47 wiedergegeben. Allgemein zeigen die Werte aller geprüften Taxa eine deutliche Streuung, der Variationskoeffizient liegt meist zwischen 7-15%. Während dies für die diploide, sich sexuell reproduzierende *N. rhellicani* zu erwarten war, ist dies für die apomiktischen Taxa in diesem Ausmaß doch überraschend und bestätigt die bereits von BOILLAT (2011) und BOILLAT & BOILLAT (2011) dokumentierte erhebliche Streuung von *N. miniata* aus der Schweiz. DELFORGE (2011: 105) weist ebenfalls auf eine bemerkenswerte Streuung von *N. miniata* hin, allerdings ohne quantitative Daten mitzuteilen.

3.1.1 Petalen (Merkmale 61-62, Abb. 1, 4-12)

Die Petalen der Gattung *Nigritella* sind schmal lanzettlich, flach, häufig leicht rinnenförmig, die Länge variiert von ca. 3,5 bis ca. 7,5 mm, ihre Breite von ca. 0,9 bis 2,5 mm. Von den untersuchten Taxa, mit Ausnahme von *N. rhellicani* und *N. miniata* subsp. *stiriaca* alle aus Terra typica, besitzt *N. buschmanniae* die größten Petalen (MW \pm s = $6,2 \pm 0,5 \times 2,0 \pm 0,3$ mm), *N. minor* die kleinsten ($3,9 \pm 0,3 \times 1,1 \pm 0,13$ mm), *N. nigra* subsp. *austriaca* die relativ schmalsten ($6,3 \pm 0,3 \times 1,2 \pm 0,2$ mm). Aus Abb. 1 ist gut zu erkennen, dass sich *N. buschmanniae* deutlich, *N. archiducis-joannis* leicht zu höheren Werten absetzt. Ebenso deutlich setzt sich *N. minor* (s.a. Abb. 46) zu kleineren Werten ab, gefolgt von *N. rhellicani*. Praktisch keine Unterschiede sind zwischen *N. miniata* var. *miniata*, *N. miniata* var. *dolomitensis*, *N. miniata* subsp. *stiriaca* und *N. widderi* mit mittelgroßen Petalen zu erkennen. Innerhalb der Gruppe von *N. miniata* s.l. incl. *N. bicolor*, *N. miniata* var. *dolomitensis* und *N. hygrophila* überlappen die Breitenwerte der Petalen nahezu völlig (Abb. 4). Die Mittelwerte der steiermärkischen Populationen Teichalm, Höchstein und Traweng liegen mit 1,42 mm sehr nahe an der Typuspopulation vom Wiener Schneeberg (1,45 mm) und der Typuspopulation vom Trenchtling (1,59 mm), und insgesamt in der Mitte zwischen 1,24 mm (Trentino) und 1,59 mm (Schweiz).

BOILLAT (2011: 854) teilt für die in Graubünden vermessenen Pflanzen von *N. miniata* (sub *N. rubra*) mit $5,1-6,9 \times 1,3-2,3$ eine sehr vergleichbare Bandbreite mit, allerdings ohne Angabe von Mittelwert und Standardabweichung, die für direkte Vergleiche aussagekräftiger wären. FOELSCH & HEIDTKE (2011: 152-153) geben für *N. miniata* (sub *N. rubra*) aus der Steiermark Werte zwischen 1,3-1,8 mm an (MW 1,56 mit n=10), für *N. bicolor* mit 1,0-1,7 mm (MW 1,30 mm mit n=20) leicht niedrigere Werte (s. auch FOELSCH 2010a: 48). Beide Werte liegen in der von uns für *N. miniata* ermittelten Größenordnung, auch wenn die Petalenbreite vom Trenchtling um 0,3 mm unter dem von uns ermittelten Wert liegt.

WETTSTEIN (1889: 313) gibt für die Petalen und Sepalen ohne Differenzierung eine Breite von „ca. 2 mm“ an. Da es nach unseren Daten sicher erscheint, daß die Petalen von *N. miniata* s.str. (Wiener Schneeberg) wie die aller zu *N. miniata* gestellten Sippen und aller *Nigritella*-Sippen zusammen schmaler als die Sepalen sind (s. Kap. 3.1.2 und Tab. 2-5), muss auch die Angabe von WETTSTEIN in diesem Sinne interpretiert werden und nicht wie FOELSCH (2010: 45) als gleiche Breite.

3.1.2 Sepalen (Merkmale 23-24, 63-64; Abb. 2-6, 10-12)

Die Sepalen der Gattung *Nigritella* sind lanzettlich, flach bis leicht rinnenförmig, die Länge des Mittleren Sepals variiert von ca. 4 bis ca. 8 mm, ihre Breite von ca. 1,1 bis 3 mm, der Seitlichen Sepalen ca. 4,5-8,2 mm × 1,4-3,2 mm. Im Durchschnitt über alle von uns vermessenen Blüten sind die Seitlichen Sepalen (MW 6,58 × 2,06 mm) 7,8% länger und 11,9% breiter als das Mittlere Sepal (MW 6,11 × 1,84 mm), die Petalen (MW 5,57 × 1,44 mm) 8,7% kürzer und 21,5% schmaler. Für *N. miniata* (Österreich, Trentino, Lombardei, Schweiz) ergeben sich ähnliche Werte, die Seitlichen Sepalen (MW 6,51 × 2,01 mm) sind 7,6% länger und 11,5% breiter als das Mittlere Sepal (MW 6,05 × 1,80 mm), die Petalen (MW 5,62 × 1,45 mm) 7,1% kürzer und 19,6% schmaler.)

Wie bei den Petalen besitzt *N. buschmanniae* und *N. archiducis-joannis* die längsten Sepalen, erstere auch die breitesten, *N. minor* die kleinsten (Abb. 2, 3). Innerhalb der Gruppe von *N. miniata* s.l. incl. *N. bicolor*, *N. miniata* var. *dolomitensis* und *N. hygrophila* überlappen die Breitenwerte der Sepalen weitgehend (Abb. 4, 5), die Mittelwerte des mittleren und der seitlichen Sepalen liegen zwischen 1,68/1,92 mm (*N. miniata* Wiener Schneeberg) bis 2,06/2,27 mm (*N. miniata* Schweiz). *N. bicolor* (typ. Trenchtling und steiermärkische Populationen Teichalm, Höchststein und Traweng) liegen mit Werten von 1,79/1,97 und 1,82/2,00 genau dazwischen. Die Quotienten Petalenbreite/Sepalenbreite streuen von 0,6-1,1. *N. miniata* vom Wiener Schneeberg liegt mit 0,76 wie *N. bicolor* (0,82/0,72 Trenchtling/Steiermark) im Mittelfeld (Abb. 10). Eine Lücke (Hiatus) ist hier nicht feststellbar (Abb. 5, 6, 10). Unsere Stichproben können damit die ursprüngliche Angabe von FOELSCH (2010a: 48) über ein Verhältnis von ungefähr 1:2 und einem für *N. bicolor* charakteristischen Quotienten von 0,5 nicht bestätigen. FOELSCH & HEIDTKE (2011: 139) relativieren später die Eignung dieses Quotienten als Differentialmerkmal und verweisen neu auf „das auffallende, meist breite mittlere Sepalum ..., das ... als das hellste Blütenblatt bezeichnet werden kann“. In der Breite des mittleren Sepals unterscheidet sich *N. bicolor* aus Terra typica (MW 1,79 mm) jedoch nicht von *N. miniata* (z.B. Wiener Schneeberg: 1,68; Steiermark: 1,82, Lombardei: 1,77; Schweiz: 2,06 mm, s.a. Tab. 3, 4). Die Aufhellung des Perianths ist, wie unten unter Kap. 3.2 gezeigt werden kann, kein Alleinstellungsmerkmal für *N. bicolor*. Um auszuschließen, dass eine undifferenzierte heterogene Stichprobe von *N. bicolor* einen ggf. vorhandene Lücke (Hiatus) überdeckt, wurde die Verteilung der Petalenbreite und des Quotienten Petalenbreite/Sepalenbreite untersucht und in Histogrammen dargestellt (Abb. 7, 9, 11-12). In allen Fällen folgen die Stichproben näherungsweise einer Normalverteilung und zeigen nahe beieinander liegende Maxima. Damit kann ein Artefakt durch heterogenes Material ausgeschlossen werden. In Abb. 9 kann man weiter sehen, dass sich *N. rhellicani* und *N. nigra* subsp. *austriaca* in der Lage der Maxima von *N. miniata* s.l. deutlich absetzen.

3.1.3 Lippe (Merkmale 27-29, Abb. 13-14, 23-24)

Unsere Messwerte erhoben wir der höheren Messgenauigkeit und der besseren Vergleichbarkeit halber an der flach ausgebreiteten Lippe (s. Blütenanalysen Abb. 30-47). In diesem Zustand ist sie an der Basis schmal, verbreitert sie sich von der Basis nach vorne bis auf ca. $\frac{1}{3}$ der Gesamtlänge, verengt sich dann wieder und läuft in eine \pm ausgeprägte Spitze aus. An der breitesten Stelle zeigen sich bei allen Arten häufig Ansätze zur Dreilappigkeit, ein Merkmal, welches in der Gattung *Gymnadenia* deutlicher ausgeprägt ist. Traditionell hat die Gestalt der Lippe in der Gattung *Nigritella* eine größere Bedeutung bei der Bestimmung der Taxa im Gelände. Im natürlichen Zustand ist die *Nigritella*-Lippe an der Basis annähernd \pm schalen- bis nahezu dreiviertel-kugelförmig, von der sich nach hinten der kurze Sporn anschließt.

Die an der Basis bauchige Lippe von *N. miniata* s.str. ist im unteren Drittel ca. 1,5-2,5 mm über der Basis (TEPPNER & KLEIN 1985: 164) von der Unterseite her deutlich sattelförmig eingeschnürt und meist bis über das Gynostemium hinaus eingerollt und anschließend nach vorne weit geöffnet; öfters finden sich auch in der Epitypuspopulation Pflanzen mit weiter Lippenöffnung bei den unteren Blüten, die sich mit fortschreitender Anthese entgegen TEPPNER (2008: 1059) auch auf mittlere Blüten erstrecken kann (Abb. 54e, 55f). Bei *N. miniata* var. *dolomitensis* hingegen ist die Lippe am Grunde etwas breiter bauchig, unterseitig nach ca. 2-2,3 mm über der Basis sattelförmig eingeschnürt und kaum eingerollt, im Querschnitt halbkreisförmig oder flacher (TEPPNER & KLEIN 1998: 223), sodass der Blick auf das Gynostemium meist frei ist. Anschließend öffnet sich die Lippe weit ausladend zur Spitze hin. Auf der Fanes (Terra typica) und in anderen Dolomitengebieten finden sich auch häufig Pflanzen mit deutlich eingerollter Lippe (Abb. 56d, 59e, 60d), teils sogar auf ein und derselben Pflanze (LORENZ & PERAZZA 2004: 4, Fig. 6a2, 6a3 und 6b2, 6b3). Hierzu gehören auch einige der im Protolog abgebildeten Pflanzen (TEPPNER & KLEIN 1998: 225, Abb. 2, 4 und 5). Beide Varietäten zeigen in der Gestalt der Lippe eine merkbliche Variabilität.

Bei anderen Taxa wie *N. nigra* subsp. *austriaca*, *N. rhellicani*, *N. miniata* subsp. *stiriaca* und *N. widderi* öffnet sich die Lippe flacher werdend zur Fahne, ähnlich wie bei var. *dolomitensis*. Bei *N. minor* verengt sich die halbkugelförmige Basis wie bei *N. miniata* s.str. zu einer \pm geschlossenen Röhre, um dann nach dem ersten Drittel der Gesamtlänge sich ebenfalls zu einer flacher werdenden rinnigförmigen Fahne fortzusetzen. Bei *N. buschmanniae* und *N. archiducis-joannis* ist die Verengung oberhalb der Basis weniger ausgeprägt, die nicht völlig geschlossene, breite Röhre bleibt hingegen bis \pm zur halben Länge der Lippe erhalten und setzt sich dann rinnenförmig bis zur Spitze fort. Die Lippengestalt halten wir zwar als gut geeignet zur Orientierung bei der Bestimmung, wegen der \pm ausgeprägten Variabilität aber nicht für ein entscheidendes Kriterium zum Ausschluß von Alternativen.

Deutlicher noch als bei den Petalen unterscheiden sich die polyploiden Taxa in der Lippengröße (Abb. 13). Wiederum setzt sich *N. buschmanniae* mit der größten und vor allem breitesten Lippe nach oben (s.a. Abb. 36), die kleinblütige *N. minor* nach unten ab (s.a. Abb. 46). Auch *N. archiducis-joannis*, *N. miniata* var. *miniata* mit schmalerer und *N. widderi* mit kürzerer Lippe sind deutlich voneinander getrennt (s.a. Abb. 35, 37-40 und 47). *N. miniata* var. *dolomitensis* unterscheidet sich in der Lippengröße nicht von *N. miniata* var. *miniata*, *N. miniata* subsp. *stiriaca* nur geringfügig (s.a. Abb. 41-43 und 45). *N. nigra* subsp. *austriaca* (s.a. Abb. 31) ist vergleichbar groß wie *N. miniata*. Als eigenständig erweist sich *N. rhellicani* mit ihrer deutlich kürzeren Lippe (s.a. Abb. 30). Innerhalb der Gruppe von *N. miniata* s.l. zeigt sich keine Differenzierung (Abb. 14). Die Stichproben aus dem Trentino (MW $6,56 \times 4,14$ mm) tendieren zu geringfügig kleineren Werten (s.a. Abb. 44), die Schweizer Stichprobe (s.a. Abb. 40) zu etwas größeren Werten (MW $7,44 \times 4,89$ mm).

3.1.4 Sporn (Merkmale 30-31, Abb. 15)

Der Sporn aller *Nigritella*-Arten ist sehr klein ($1,0-1,8 \times 0,8-1,7$ mm), sack- bis kugelförmig, durchscheinend. Länge und Breite streuen sehr stark, die Werte der untersuchten Taxa überlappen größtenteils. Ihre Mittelwerte liegen eng beieinander (Abb. 15), *N. miniata* var. *dolomitensis* (MW $1,43 \times 1,30$ mm), *N. buschmanniae* (MW $1,36 \times 1,34$ mm) und *N. archiducis-joannis* (MW $1,43 \times 1,29$ mm) tendieren leicht nach oben, *N. minor* (MW $1,33 \times 1,01$ mm) leicht nach unten; alle anderen Taxa liegen dazwischen und unterscheiden sich kaum.

3.1.5 Brakteen (Merkmale 32-33, Abb. 16)

Die Brakteen aller *Nigritella*-Arten sind spitzlanzettlich, am Rande meist dunkelbraunrot gefärbt, lediglich bei *N. minor* bleiben die Ränder meist grün, gelegentlich leicht angetönt. Bei manchen Arten wie *N. rhellicani* sind die unteren Brakteen eng mit Papillen besetzt, andere wie *N. nigra* subsp. *austriaca* glatt. Für diese beiden Arten ist die An-/ Abwesenheit ein nützliches orientierendes Differentialmerkmal, aber nicht immer verlässlich. Bei den Roten Kohlröschen sind meist Papillen vorhanden, bei *N. minor* sind sie sehr schwach ausgeprägt.

N. buschmanniae (MW $11,9 \times 2,5$ mm) besitzt die größten, *N. minor* (MW $7,8 \times 1,4$ mm) die kleinsten Brakteen. Alle anderen liegen dazwischen und eng beieinander (Abb. 16).

3.1.6 Ovarium und Gynostemium (Merkmale 35-38, Abb. 17)

Das oval- bis kugelförmige Ovarium der Gattung *Nigritella* ist kurz und relativ breit ($3-5 \times 1,5-3$ mm). Länge (Abb. 17) und Breite steigen von *N. minor* und *N. miniata* subsp. *stiriaca* über *N. miniata* s.l. bis zu *N. buschmanniae* leicht an. Kaum Unterschiede ergeben sich für die Höhe des Gynostemiums.

3.1.7 Blütenstand (Merkmale 14-15, Abb. 18-22)

Die Blütenstände in der Gattung *Nigritella* haben in jeder Phase vom knospenden Zustand über Beginn der Blüte zur Hochblüte und Fruchtbildung mehr oder weniger charakteristische Profile. Dabei dauert insbesondere das Längenwachstum lange an. Deshalb ist es für statistische Zwecke erforderlich, Material möglichst in gleichem Zustand zu vermessen. Dies war uns nicht in allen Fällen möglich. Deshalb wurden unsere Werte für die sehr sensiblen multivariaten Analysen nicht eingesetzt (s.o.). Über die große Anzahl von Stichproben dürften sich Effekte ungleichmäßiger Bemusterung für die folgenden Betrachtungen jedoch ausreichend ausgleichen.

Aus Abb. 18 wird die Grundcharakteristik der *Nigritella*-Blütenstände gut erkennbar. Taxa mit großen (*N. archiducis-joannis*, *N. nigra* subsp. *austriaca*, *N. buschmanniae*, s.a. Abb. 52, 49 und 53) und mittelgroßen (*N. widderi*, s. Abb. 64), gleich breiten wie langen Blütenständen setzen sich deutlich von den Taxa mit länglicheren (*N. rhellicani*, *N. miniata* subsp. *stiriaca*, s.a. Abb. 48, 62) und schmalen Blütenständen (*N. minor*, s.a. Abb. 63) ab. *N. miniata* var. *miniata*, *N. miniata* var. *dolomitensis* und *N. miniata* subsp. *stiriaca* variieren bei mittlerer Breite stark in der Länge, letztere im aufblühenden Zustand bis zur Hochblüte nach oben stärker zugespitzt (s.a. Abb. 54-61 und 62). Die Verteilungen der Blütenstandsquotienten folgen gut einer Normalverteilung (Abb. 19).

Innerhalb der Gruppe von *N. miniata* s.l., incl. *N. bicolor*, *N. miniata* var. *dolomitensis*, *N. hygrophila*, streuen die Blütenstandsmaße stark und überlappen weitgehend (Abb. 20), auch bei Vergleich der einzelnen Populationen (Abb. 21). Bei der Population vom Pordoihoch ist keine weitergehende Verschiebung zu kürzeren Blütenständen als bei den *N. miniata* s.l. von anderen Provenienzen erkennbar. Bei Vergleich der Quotienten für Blütenstandslänge/-breite ergeben sich sehr ähnliche Verteilungen der Häufigkeit für alle geprüften Gruppen von *N. miniata* s.l. (Abb. 22). Eine Lücke (Hiatus) zwischen kürzeren, von HEIDTKE *N. hygrophila* zugeordneten Blütenständen und längeren, zu *N. bicolor* gestellten Blütenständen (in FOELSCH & HEIDTKE 2011: 134-135) hat sich bei unseren Untersuchungen nicht ergeben.

3.1.8 Blütenfarbe (teils mit Angabe der näherungsweise korrespondierenden RAL-FARBEN 2012)

CRANTZ (1769: 487) stellt mit dem Epitheton die Blütenfarbe „*miniata*“ [„mennigroth, hochroth, mit einer schwachen Beimischung von Fahlgelb“ (BISCHOFF 1839: 123)] in den Vordergrund und differenziert weiter „*Flos in his speciminibus, numerosa enim vidi, vivide, in aliis saturate purpureus, ... plurimis etiam purpurascens ... labellum ... minus quam petala coloratum, ...*“ [Blüte, ich habe zahlreiche gesehen, leuchtend, bei einigen gesättigt purpurrot, bei den meisten purpurrötlich, ... Lippe etwas schwächer gefärbt als die Petalen, ...]. Die hier vorgelegte Übersetzung der lateinischen Farbangaben „*saturate purpureus*“ [„gesättigt Purpurroth, ein dunkles Roth, bald etwas ins Bläuliche, bald ins Bräunliche spielend“], „*purpurascens*“ [„purpurrötlich, eine schwächere Abstufung von purpureus“] richtet sich nach BISCHOFF (1839: 115, 163), einem zwar nicht zeitgenössischen, aber für die Zeit von Crantz noch durchaus repräsentativen Fachautor. Die Angabe „*aliis saturate purpureus*“ bezieht sich dabei auf den kleineren Teil der von Crantz in seinem Exkursionsgebiet beobachteten Pflanzen, damit wohl auf die am Schneeberg seltene *Nigritella nigra* subsp. *austriaca*. In späterer Literatur wird die Blütenfarbe von *N. miniata* Crantz (*miniatus*, a, um = mennigrot) leicht unterschiedlich dargestellt.

WETTSTEIN (1889: 313-314) beschreibt die Blütenfarbe seiner *Gymnadenia rubra* in deutscher Sprache als „*rosenroth, an den Enden der Perigonzipfel dunkler roth, gegen die Basis derselben weisslich*“ und auf Lateinisch mit „*Perianthium roseum, laciniis apicem versus obscurioribus, basin versus albescens*“. Er weist hier deutlich auf partiell aufgehellte Blütenblätter hin (FOELSCH 2010a: 50, hält diesen Hinweis als „wahrscheinliche Quelle der heute so überbewerteten Auffassung, dass der Blütenstand (!) von *N. rubra* und *N. miniata* var. *dolomitensis* im Laufe der Anthese verblasst“). Die meisten der späteren Autoren haben die Blütenfarbe von *N. miniata* (*N. rubra*) lediglich als einfarbig beschrieben, entweder als rosa (SCHULZE 1894: 44.1, HEGI 1909: 366), rubinrot (DANESCH & DANESCH 1968: 169; TEPPNER & KLEIN 1985: 164, VÖTH 1999: 116), intensiv, leuchtend rubinrot („*intense, luminous ruby-red*“, DELFORGE 2006: 168), leuchtend rubinrot mit leicht blauvioletttem Stich (BAUMANN et al. 2006: 136), intensiv rubinrot (REINHARD et al. 1994: 164; KLEIN & KERSCHBAUMSTEINER 1996: 100), intensiv rubinrot (kirschrot) (PERKO 2004: 186), rein karminrot (TEPPNER & STER 1996: 286, TEPPNER & KLEIN 1998: 224) oder leuchtend ziegelrot (BAUMANN & KÜNKELE 1982: 182).

Wir selbst konnten während zweier Exkursionen auf dem Wiener Schneeberg in den Jahren 2004 und 2011 die Farbcharakterisierung von CRANTZ und WETTSTEIN bestätigen. Der Blütenstand knospender Pflanzen (Abb. 54c) besitzt insgesamt eine rötliche Färbung:

Die einzelnen Knospen sind rosa bis hellrot, bei den unteren Knospen kann man gegen die Basis bereits eine leichte Aufhellung ins Weißliche feststellen. Der Gesamteindruck wird durch die dunkleren grannenartigen Brakteen ins Karminrot (ähnlich RAL 3002) oder das etwas dunklere Rubinrot (ähnlich RAL 3003) bis ins intensivere Purpurrot (ähnlich RAL 3004) verschoben. Bei halbaufgeblühten Blütenständen verstärkt sich der Kontrast zwischen dunkler, purpurfarbener Spitze und rosafarbenen, leicht blau-/violettstichigen offenen Blüten (ähnlich RAL 3017, Rosé bis RAL 4003, Erikaviolett), deren untere basalseitig leicht aufgehellt sind (ähnlich RAL 3015, Hellrosa) (Abb. 54f) und sich bis zur Hochblüte noch deutlich ins Weißliche verschieben. Ähnliche, lediglich um Nuancen abweichende Blütenfarben und mehr oder weniger starke Aufhellungen der unteren Blüten konnten wir in allen von uns untersuchten Populationen von *N. miniata* incl. *N. miniata* var. *dolomitensis*, *N. bicolor* und *N. hygrophila* von Niederösterreich über die Steiermark, Dolomiten, Veltlin, Graubünden bis ins Ticino feststellen (s. Abb. 55d, e, 56b,d, 57e, 58e, 59c).

Nach KLEIN (1996: 59) können solche Aufhellungen im Laufe der Anthese durch Zunahme kataboler (farbabbauender) Enzyme bei gleichzeitiger Abnahme anaboler (farbaufbauender) Enzyme bewirkt werden, er selbst konnte sie bei *N. miniata* allerdings nur selten beobachten. BOILLAT & BOILLAT (2010: 491) haben Pflanzen von *N. miniata* mit deutlich aufgehellten unteren Blütenkränzen aus dem Berninagebiet unter *N. rubra* als f. *rosea* beschrieben (l.c.: 495-496, Fig.s 2-9), hierzu ist auch *Nigritella nigra* var. *rosea* Vis. & Sacc. ex Goiran 1883 vom Monte Baldo, den Lessinischen Bergen nördlich Verona und vom M. Alba (im Pasubio-Gebiet) zu stellen (PERAZZA & DECARLI 2005: 228), sie tritt auch im Veltlin auf (s. Abb. 57e). FOELSCH (2010a: 61) hat den Kontrast zwischen aufgehellten unteren Blüten und intensiver gefärbten oberen Blüten als „zweifärbig, nach der abgestuften Färbung des Blütenstandes“ bezeichnet, obwohl es sich hierbei im Grunde nur um eine unterschiedliche Farbintensität, aber nicht um verschiedene Farben handelt. Diese „Zweifärbigkeit“ ist nach FOELSCH (2010a: 60) selbst sehr variabel, nicht durchschlagend und stelle auch nicht das Hauptmerkmal zur Abtrennung von *N. bicolor* dar.

Auch bei den heller roten bis weißlichen polyploiden ostalpinen Taxa *N. archiducis-joannis*, *N. buschmanniae*, *N. miniata* subsp. *stiriaca* und *N. widderi* spielen solche anabolen/katabolen Gleichgewichtsprozesse eine große Rolle und führen hier zu relativ konstanten Farbcharakteristika, die felddotisch nützliche orientierende Differentialmerkmale bilden. Die Knospen von *N. archiducis-joannis* sind dunkel fleischfarben, die offenen Blüten heller fleischfarben bis leuchtend lila mit etwas fleckiger Farbverteilung auf der Fläche und etwas dunkleren Spitzen der Perigonblätter (Abb. 52). *N. buschmanniae* besitzt eine ähnliche, jedoch dunklere Grundfärbung mit deutlich purpurgetönten Knospen und regelmäßiger, von der Spitze zur Basis zunehmender Aufhellungen der Blüten, insbesondere der Tepalen (Abb. 53).

Insgesamt ist bei der Bewertung der Blütenfarbe der Einfluß von Tageszeit und Lichtverhältnissen zu beachten. Bei analogen und digitalen Fotos und ihren Reproduktionen kann eine Vielzahl von Faktoren zu unterschiedlichen Ergebnissen führen. Die häufig warme Tönung früherer Diafilme mag auch nicht ohne Einfluß auf die Farbcharakterisierung in älteren Werken gewesen sein. Für besonders kritisch betrachten wir Farbvergleiche von im Internet zur Verfügung gestellten Farbbildungen.

3.2 Diskriminanzanalysen (Abb. 25-29)

Die Vielzahl der hier standardisiert erhobenen biometrischen Daten erlaubt es erstmals, die Blütenmorphologie einer komplexen Gruppe der Gattung *Nigritella* mit multivariaten statistischen Methoden zu untersuchen. Vorversuche mit gut differenzierten Taxa aus den Gattungen *Gymnadenia*, *Gymnigritella* und *Nigritella* sollten die Eignung der Diskriminanzanalyse auch für diese Gattungen aufzeigen.

3.2.1 Vergleich von *Gymnadenia conopsea* mit *Nigritella nigra* s.l. und *Gymnigritella* (Abb. 25)

Für die Vorversuche zur Überprüfung der Eignung von Diskriminanzanalysen für morphologische und letztendlich auch taxonomische Fragestellungen in der Gattung *Nigritella* wurden mit *Gymnadenia conopsea* var. *alpina* und *Nigritella rhellicani* sowie *N. nigra* subsp. *austriaca* unzweifelhaft eigenständige Taxa eingesetzt, die sich entweder blütenmorphologisch und vegetativ stark unterscheiden oder verschiedene Ploidie-Level aufweisen. Zusätzlich interessierte die Frage, wie sich in diesem Umfeld hybridogene Taxa der Gattung *Gymnigritella* verhalten. Wünschenswert wäre auch der Einschluß von *N. nigra* subsp. *nigra*; es standen uns jedoch nicht ausreichend Daten zur Verfügung. Wie aus Abb. 25a und b ersichtlich ist, setzt sich *Gymnadenia conopsea* var. *alpina* deutlich von den beiden schwarzen *Nigritella*-Arten ab und bestätigt die morphologischen Überlegungen von WUCHERPFENNIG (2002) zur Eigenständigkeit der Gattung *Nigritella*. Die beiden diploiden und tetraploiden *Nigritella*-Arten werden relativ gut getrennt. Während bei *N. nigra* subsp. *austriaca* die Typuspopulation vom Trenchtling sich leicht von der zweiten Stichprobe vom Hochtstein absetzt (s.a. Abb. 49), zeigt die Diskriminanzanalyse bei *N. rhellicani* keine relevanten Unterschiede zwischen der Zentralalpenpopulation Knuttenalm und der Pufplatsch-Population und innerhalb dieser zwischen den schwarzen und bunten hellblütigen Spielarten (s.a. Abb. 48). Dies bestätigt die Ergebnisse von GÖLZ & REINHARD (1986: 40-41).

Übereinstimmend mit den Beschreibungen von \times *Gymnigritella suaveolens* bei REICHENBACH fil. (1851: 133-134, tab. 114) und GERBAUD & SCHMID (1999: 36-44) stellt sich die Gruppe der Hybriden *Gymnadenia conopsea* var. *alpina* \times *N. rhellicani* aus Lungiarü ziemlich intermediär (s.a. Abb. 50). *Gymnigritella runei* (s.a. Abb. 51) wiederum steht näher zu *Nigritella* und reiht sich zwischen \times *Gymnigritella suaveolens* und *Nigritella nigra* subsp. *austriaca* ein. Dies ist im Hinblick auf deren Genom-Zusammensetzung sehr gut zu erklären. Das Genom der tetraploiden \times *Gymnigritella suaveolens* besteht als F1-Hybrid zu gleichen Teilen aus *Gymnadenia* und *Nigritella* und liegt damit intermediär. Im Genom der tetraploiden *Gymnigritella runei* hingegen verhalten sich die Anteile von *N. nigra* subsp. *nigra* und *Gymnadenia conopsea* nach Allozymstudien wie 3:1 (HEDRÉN 1999, HEDRÉN et al. 2000), ihre Gestalt wird somit mehr durch das Erbe von *Nigritella* geprägt.

3.2.2 Vergleich von *Nigritella miniata* mit ostalpinen polyploiden Taxa (Abb. 26, 27)

Die in Abb. 26a dargestellte Diskriminanzanalyse mit *Gymnadenia conopsea* var. *alpina* zeigt einmal eine klare Differenzierung zwischen *Gymnadenia* und allen verglichenen *Nigritella*-Taxa. Innerhalb der *Nigritella*-Taxa ist die Differenzierung selbst mit den größten Faktoren F1 und F2 deutlich geringer. Gut visualisiert werden die Verhältnisse durch das Dendrogramm der Mahalanobis-Distanzen (Abb. 26b). *N. minor* setzt sich am klarsten

ab, gefolgt von *N. nigra* subsp. *austriaca*. Die etwas größerblütigen Arten *N. archiducis-joannis*, *N. buschmanniae* gruppieren sich zusammen, *N. widderi* folgt ihnen. *N. miniata* subsp. *stiriaca* bildet mit *N. miniata* var. *miniata* und der sich von letzterer praktisch nicht mehr unterscheidenden *N. miniata* var. *dolomitensis* eine weitere Gruppe. Ohne Schwestergruppe *Gymnadenia* als externem Standard (Abb. 27b) bestätigen sich die Befunde, die Unterschiede treten etwas klarer hervor.

3.2.3 Vergleich von *N. miniata* var. *miniata* mit *N. bicolor*, *N. miniata* var. *dolomitensis*, *N. hygrophila* (Abb. 28, 29)

Zur Untersuchung der Verhältnisse von *N. miniata* zu den neu beschriebenen Arten *N. bicolor* und *N. hygrophila* testeten wir zunächst die Typuspopulation von *N. miniata* s.str. (s.a. Abb. 54) mit *N. bicolor* (Stichprobe Steiermark gesamt, Abb. 55), *N. miniata* var. *dolomitensis* (Dolomiten gesamt, Abb. 59, 60) und *N. hygrophila* (Pordoijsch gesamt, Abb. 61) und zusätzlich gegen die bereits bestätigt gut trennenden Taxa *N. nigra* subsp. *austriaca*, *N. buschmanniae* und *N. minor* (s.a. Abb. 63). Während letztere erwartungsgemäß eine gute Diskriminanz zeigen (Abb. 28a), werden die Sippen der *N. miniata* s.l.-Gruppe in der Diskriminanzanalyse nicht getrennt. Im Dendrogramm (Abb. 28b) werden alle diese drei Taxa auf niedrigem Niveau der Typuspopulation von *N. miniata* untergeordnet. Eine Wiederholung der Analyse mit den Teilpopulationen von *N. miniata* (s.a. Abb. 56, 57 und 58), *N. bicolor*, *N. miniata* var. *dolomitensis* und *N. hygrophila* ergibt keine bessere Trennung einzelner Populationen (Abb. 29a). Im Gegenteil werden diese im Dendrogramm (Abb. 29b) nicht, wie man vielleicht vermuten könnte, regional strukturiert angeordnet, sondern unregelmäßig. Dies bedeutet letztendlich in Übereinstimmung mit den oben berichteten Ergebnissen der biometrischen Untersuchungen, dass *N. bicolor* und *N. hygrophila* morphologisch nicht auf Varietätsniveau oder höher von *N. miniata* s.str. ausgeschieden werden können. Für *N. miniata* var. *dolomitensis* erscheint die Rangstufe der Varietät für Pflanzen mit gut ausgeprägter, dem Protolog entsprechender weitausladender, offener Lippe vertretbar, eine höhere Bewertung kann mangels anderer Unterschiede nicht begründet werden.

3.3 Übersicht quantitativer und qualitativer Eigenschaften der polyploiden rotblühenden *Nigritella*-Taxa

Die Unterschiede in der Artengruppe von *Nigritella miniata* s.l. in den Ostalpen werden in Tabelle 1 für die Parameter Blütenmorphologie, Farbe und Allozymdaten (nach HEDRÉN et al. 2000: 255, Fig. 3) skaliert von 0-1-2 zusammengestellt. Die Höhe der Summenwerte gibt einen guten Eindruck für den Grad der Eigenständigkeit der betrachteten Taxa. Da für *N. miniata* var. *dolomitensis*, *N. bicolor*, *N. hygrophila* und *N. minor* keine Allozym- oder andere molekulargenetische Daten vorliegen, ist die Zusammenstellung jedoch nicht vollständig. Deshalb werden in einer separaten Zeile auch die Summenwerte (Summe BF) für die Parameter Blütenmorphologie und Blütenfarbe alleine wiedergegeben.

Die hohen Summenwerte von >35 für *N. buschmanniae* und *N. widderi* weisen auf deren ausgeprägte Eigenständigkeit hin, gefolgt von *N. archiducis-joannis* (32,5) und *N. miniata* subsp. *stiriaca* (31). *N. minor* mit 26,5 ist danach auch als eigenständig anzusehen. Der niedrigere Wert kommt vor allem wegen des Fehlens von Allozymdaten zusammen.

Diesselbe Ursache ist auch für die niedrigen Werte der Gruppe von *N. miniata* (grau unterlegte Felder in der Matrix) verantwortlich, die sich untereinander allerdings kaum unterscheiden. Ohne *N. bicolor*, *N. miniata* var. *dolomitensis* und *N. hygrophila* und unter Berücksichtigung der Allozymdaten (HEDRÉN et al. l.c.) weist, wie aus den dies berücksichtigenden Summenwerten (Summe mta) ersichtlich ist, auch *N. miniata* (19) vergleichbare Werte wie die anderen Taxa (19-21) auf, die die Eigenständigkeit von *N. archiducis-joannis*, *N. buschmanniae*, *N. miniata* s.str., *N. miniata* subsp. *stiriaca* und *N. widderi* bestätigen.

Tabelle 1: Matrix zum Vergleich der polyploiden rot-hellblütigen *Nigritella*-Taxa der Ostalpen für die Parameter Blütenmorphologie, Farbe und Allozymdaten (nach HEDRÉN et al. 2010: 255, Fig. 3) skaliert von 0-1-2. Dabei bedeutet 0 = kein Unterschied, 1 = mittelgroßer, erkennbarer Unterschied, 2 = großer, deutlicher Unterschied. Für fehlende Daten wird ein x eingesetzt. In der Ecke rechts oberhalb der Diagonale sind die Einzelwerte der drei Parameter eingetragen, in der Ecke links unterhalb der Diagonale die Summenwerte.

Matrix zum Vergleich der polyploiden rot-hellblütigen <i>Nigritella</i> -Taxa der Ostalpen									
Parameter Blütenmorphologie – Farbe – Allozymdaten									
Taxa	<i>arch</i>	<i>bus</i>	<i>minor</i>	<i>widd</i>	<i>mta</i>	<i>bic</i>	<i>dolo</i>	<i>hyg</i>	<i>stir</i>
<i>arch</i>	–	2-0,5-2	2-2-x	2-2-1	1-2-2	1-2-x	1-2-x	1-2-x	1-2-2
<i>bus</i>	4,5	–	2-1-x	1-2-2	2-1-2	2-1-2	2-1-2	2-1-2	2-2-2
<i>minor</i>	4 x	3 x	–	2-2-x	2-0,5-x	2-1-x	2-1-x	2-1-x	2-2-x
<i>widd</i>	5	5	4 x	–	2-2-2	2-1-2	2-2-2	2-2-2	2-1-2
<i>mta</i>	5	5	2,5 x	6	–	0-0,5-x	0-0,5-x	0-0-x	0,5-2-0,5
<i>bic</i>	3 x	5	3 x	5	0,5 x	–	0-0,5-x	0-0,5-x	1-2-x
<i>dolo</i>	3 x	5	3 x	6	0,5 x	0,5 x	–	0-0-x	0,5-2-x
<i>hyg</i>	3 x	5	3 x	6	0 x	0,5 x	0	–	0,5-2-x
<i>stir</i>	5	6	4 x	5	3	3 x	2,5	2,5	–
	<i>arch</i>	<i>busch</i>	<i>minor</i>	<i>widd</i>	<i>mta</i>	<i>bic</i>	<i>dolo</i>	<i>hyg</i>	<i>stir</i>
Summe gesamt	32,5	38,5	26,5	42	22,5	20,5	20	20	31
Summe BF	25,5	24,5	26,5	29	16	16,5	16,5	16	24,5
Summe mta	19,5	20,5	-	21	19	-	-	-	19

Tabelle 2: Biometrische Daten der Blütenorgane von *Gymnadenia* und *Gymnigritella* [Messdaten in mm].

Taxon	M	<i>G. conopsea alp</i>		<i>Gymn. runei</i>		<i>Gn xsuaveolens</i>	
Herkunft	e	Lungiarü		Rönäs		Lungiarü	
	r	Südtirol		Västerbotten		Südtirol	
Name Tabellenblatt / blätter	k	Gcoal02-03		Gnrun01-01a		Gnsuav01-03	
Populationskürzel	m	Gcoal		Gnrun typ		Gnsuav	
Anzahl Blüten/Blütenstände [n]	al	27	3	24	24	16	1
Mittelwert/Standardabweichung	Nr.	MW	s	MW	s	MW	s
Petalen Länge	61	4,90	0,49	7,02	0,42	5,05	0,57
Petalen Breite	62	3,27	0,59	1,90	0,16	2,69	0,38
Seitliche Sepalen Breite	63	6,37	0,61	8,08	0,35	6,52	0,65
Seitliche Sepalen Länge	64	3,05	0,50	2,58	0,26	2,78	0,34
Mittleres Sepal Breite	23	5,12	0,47	7,58	0,44	5,58	0,62
Mittleres Sepal Länge	24	3,03	0,52	2,43	0,21	2,56	0,30
Lippen Länge	27	6,37	0,62	8,83	0,40	6,09	0,79
Lippen Breite (ausbreitet)	28	6,16	0,89	5,64	0,60	5,88	0,74
Abstand LipBas-max-Lip.breite	29	4,26	0,61	3,38	0,40	2,84	0,40
Sporn Breite	30	15,4	2,11	2,25	0,26	4,53	0,70
Sporn Länge	31	1,29	0,25	1,49	0,20	1,40	0,26
Brakteum Länge	32	14,0	3,29	11,9	0,91	11,9	1,74
Brakteum Breite	33	3,49	0,76	2,14	0,20	2,46	0,30
Ovarium Länge	35	8,46	0,93	5,09	0,24	5,69	0,71
Ovarium Breite	36	3,03	0,43	2,74	0,41	2,90	0,55
Gynostemium Länge	37	2,59	0,43	2,04	0,24	1,93	0,32
Gynostemium Höhe	38	1,68	0,27	1,16	0,18	1,31	0,20
Blütenstand Länge	14	49,3	5,51	21,7	2,19	32,0	
Blütenstand Breite	15	18,5	0,50	22,4	1,25	21,0	
Blütenstand Länge : Breite	77	2,67	0,36	0,97	0,14	1,52	
Petalen Länge : Breite	81	1,52	0,18	3,71	0,36	1,92	0,38
Seitl. Sepalen Länge : Breite	82	2,13	0,31	3,17	0,36	2,38	0,41
Mittl. Sepal Länge : Breite	83	1,73	0,30	3,14	0,31	2,22	0,42
Seitl. Sepal L: Mittl. Sepal L	84	1,25	0,07	1,07	0,05	1,17	0,07
Seitl. Sepal B: Mittl. Sepal B	85	1,01	0,10	1,06	0,09	1,09	0,11
Seitl. Sepal L: Petal L	86	1,30	0,08	1,15	0,06	1,29	0,08
Mittl. Sepal L: Petal L	87	1,05	0,06	1,08	0,05	1,11	0,05
Petal B : Seitl. Sepal B	90	1,08	0,16	0,74	0,06	0,97	0,12
Petal B : Mittl. Sepal B	91	1,09	0,17	0,79	0,07	1,06	0,13
Lippen Länge : Lippen Breite	93	0,91	0,14	1,58	0,18	1,04	0,13
Lip L : Abst LipBas-maxLipBreit	94	1,52	0,21	2,65	0,30	2,16	0,29

Tabelle 3: Biometrische Daten der Blütenorgane von *Nigritella nigra* s.l. und *N. miniata* (Schweiz) [Messdaten in mm].

<i>Nigr.</i>	<i>rhellicani</i>		<i>rhellicani</i> schw		<i>rhellicani</i> bunt		<i>austriaca</i>		<i>miniata</i>	
Her-	Rein i.T.		Puflatsch		Puflatsch		Hochschwab		Bernina, Luc.	
kunft	Südtirol		Südtirol		Südtirol		Steiermark		Graub.,Ticino	
Name	Nrhel10-10a		Nrhel20s-25		Nrhel20bt-25a		Naus01-10		Nrubr50-55	
Pop.kü	rhel ZA		rhel s		rhel bt		mta typ		mta CH	
[n/n]	24	24	27	27	19	19	36	36	30	34
Merkm	MW	s	MW	s	MW	s	MW	s	MW	s
61	5,15	0,56	5,01	0,43	5,13	0,50	6,33	0,33	6,14	0,34
62	1,27	0,21	1,28	0,17	1,37	0,19	1,16	0,15	1,59	0,22
63	6,33	0,68	6,26	0,54	6,25	0,63	6,89	0,40	7,04	0,55
64	1,91	0,27	2,00	0,24	1,99	0,41	1,89	0,14	2,27	0,27
23	5,88	0,61	5,67	0,56	5,65	0,65	6,88	0,44	6,40	0,55
24	1,76	0,30	1,75	0,24	1,84	0,39	1,70	0,20	2,06	0,30
27	5,86	0,84	5,71	0,62	5,74	0,56	7,69	0,52	7,44	0,58
28	3,96	0,59	4,01	0,53	3,98	0,44	4,68	0,36	4,89	0,55
29	1,82	0,31	1,84	0,24	1,79	0,28	2,43	0,49	2,53	0,31
30	1,26	0,18	1,31	0,16	1,28	0,23	1,29	0,14	1,42	0,20
31	1,02	0,13	1,01	0,13	1,05	0,11	1,04	0,14	1,29	0,20
32	9,5	1,86	10,1	1,63	9,6	1,47	11,4	0,96	11,5	1,56
33	1,82	0,37	1,81	0,30	1,84	0,33	1,86	0,24	1,82	0,29
35	3,53	0,45	3,62	0,50	3,62	0,41	4,11	0,47	3,70	0,60
36	2,61	0,39	2,86	0,37	2,94	0,45	2,54	0,29	2,76	0,46
37	1,72	0,21	1,70	0,20	1,66	0,21	1,72	0,36	1,95	0,26
38	1,03	0,10	1,10	0,16	1,13	0,18	1,04	0,12	1,14	0,16
14	19,6	3,17	22,5	3,57	20,8	2,51	19,1	2,21	21,1	2,57
15	17,0	2,37	18,1	1,72	17,3	2,00	20,0	1,93	18,1	1,86
77	1,16	0,16	1,25	0,17	1,22	0,17	0,96	0,10	1,17	0,12
81	4,16	0,81	3,96	0,56	3,79	0,45	5,53	0,72	3,93	0,48
82	3,34	0,37	3,16	0,35	3,21	0,47	3,67	0,33	3,12	0,31
83	3,41	0,58	3,30	0,54	3,14	0,46	4,10	0,50	3,17	0,54
84	1,08	0,08	1,11	0,08	1,11	0,06	1,00	0,07	1,10	0,09
85	1,10	0,12	1,16	0,18	1,09	0,11	1,12	0,14	1,11	0,11
86	1,23	0,09	1,25	0,09	1,22	0,07	1,09	0,06	1,15	0,07
87	1,14	0,06	1,13	0,08	1,10	0,07	1,09	0,07	1,04	0,08
90	0,67	0,10	0,65	0,10	0,70	0,09	0,62	0,09	0,70	0,08
91	0,73	0,12	0,75	0,15	0,76	0,10	0,69	0,09	0,78	0,10
93	1,49	0,16	1,44	0,22	1,45	0,19	1,65	0,12	1,54	0,17
94	3,26	0,44	3,14	0,37	3,25	0,47	3,28	0,66	2,98	0,37

Tabelle 4: Biometrische Daten der Blütenorgane von *Nigritella miniata* (Österreich, Italien)
[Messdaten in mm].

<i>Nigr.</i>	<i>miniata</i>		<i>bicolor</i>		<i>bicolor</i>		<i>miniata</i>		<i>miniata</i>	
Her-	W.Schneeberg		Teich, Höch, Traw		Trenchtling		Pasubio-Brenta		Val Fraele, Av.	
kunft	Niederösterreich		Steiermark		Steiermark		Trentino		Lombardia	
Name	Nrubr01-02a		Nrubr10-15		Nrubr21-21a		Nrubr60-66		Nrubr40-45	
Pop.kü	mta typ		bic ST		bic typ		mta TN		mta LO	
[n/n]	36	36	46	49	16	16	25	10	31	27
Merkm	MW	s	MW	s	MW	s	MW	s	MW	s
61	5,57	0,32	5,37	0,55	5,63	0,43	5,20	0,51	5,91	0,39
62	1,45	0,15	1,42	0,20	1,59	0,14	1,24	0,15	1,48	0,14
63	6,27	0,42	6,35	0,58	6,69	0,46	6,14	0,54	6,70	0,42
64	1,92	0,22	2,00	0,33	1,97	0,29	1,82	0,26	2,05	0,31
23	6,00	0,45	5,93	0,51	6,29	0,39	5,70	0,67	6,10	0,58
24	1,68	0,16	1,82	0,32	1,79	0,22	1,67	0,22	1,77	0,33
27	7,24	0,59	6,68	0,63	6,62	0,51	6,56	0,64	7,13	0,45
28	4,27	0,33	4,48	0,49	4,54	0,55	4,14	0,39	4,58	0,51
29	2,78	0,32	2,43	0,38	2,26	0,27	2,14	0,38	2,67	0,34
30	1,37	0,18	1,36	0,21	1,59	0,19	1,21	0,17	1,40	0,24
31	1,13	0,17	1,17	0,19	1,11	0,11	1,09	0,16	1,20	0,16
32	10,4	0,92	11,0	1,09	12,1	1,49	10,3	1,22	10,4	1,13
33	1,49	0,31	1,65	0,36	1,91	0,46	1,71	0,48	1,55	0,32
35	3,77	0,42	3,54	0,44	3,91	0,51	3,48	0,44	3,88	0,49
36	2,46	0,36	2,49	0,32	2,50	0,40	2,36	0,43	2,86	0,49
37	1,67	0,25	1,90	0,34	2,01	0,22	1,85	0,21	1,89	0,17
38	1,23	0,19	1,08	0,14	1,10	0,15	1,12	0,13	1,13	0,15
14	20,4	3,37	21,5	3,16	21,4	3,32	20,7	4,10	21,6	2,44
15	16,9	1,44	16,2	1,76	17,8	1,80	17,6	2,55	16,5	1,36
77	1,21	0,19	1,34	0,23	1,20	0,12	1,17	0,18	1,32	0,18
81	3,88	0,49	3,85	0,67	3,56	0,30	4,21	0,33	4,03	0,55
82	3,31	0,44	3,25	0,59	3,43	0,37	3,42	0,43	3,34	0,49
83	3,59	0,35	3,35	0,66	3,56	0,39	3,43	0,37	3,52	0,49
84	1,05	0,08	1,07	0,08	1,07	0,08	1,08	0,08	1,11	0,09
85	1,15	0,15	1,11	0,14	1,11	0,16	1,09	0,11	1,17	0,16
86	1,13	0,08	1,19	0,08	1,19	0,07	1,19	0,07	1,14	0,08
87	1,08	0,08	1,11	0,08	1,12	0,08	1,10	0,09	1,03	0,08
90	0,76	0,09	0,72	0,10	0,82	0,09	0,69	0,09	0,73	0,09
91	0,87	0,12	0,80	0,13	0,90	0,10	0,75	0,07	0,85	0,13
93	1,70	0,17	1,50	0,20	1,47	0,13	1,59	0,12	1,57	0,13
94	2,63	0,34	2,79	0,42	2,95	0,32	3,12	0,34	2,71	0,36

Tabelle 5: Biometrische Daten der Blütenorgane von *Nigritella miniata* var. *dolomitensis* aus den Dolomiten [Messdaten in mm].

<i>Nigr.</i>	<i>dolomitensis</i>		<i>dolomitensis</i>		<i>dolomitensis</i>		<i>hygrophila</i>		<i>hygrophila</i>	
Her-	Col Bechei		Seiseralm		Valparolapass		Pordoijoch		Pordoijoch	
kunft	Südtirol		Südtirol		Veneto		Veneto		Trentino	
Name	Ndolo01-05a		Ndolo20-23		Ndolo30-30a		Ndolo52-53a		Ndolo49-51a	
Pop.kü	dolo typ		dolo SA		dolo BL		hyg PBL		hyg typ	
[n/n]	52	60	44	25	24	24	32	33	41	41
Merkm	MW	s	MW	s	MW	s	MW	s	MW	s
61	5,62	0,41	5,78	0,47	5,91	0,34	5,68	0,39	5,42	0,46
62	1,52	0,18	1,35	0,13	1,57	0,19	1,40	0,16	1,43	0,14
63	6,73	0,48	6,79	0,49	6,97	0,38	6,79	0,46	6,46	0,40
64	1,95	0,21	2,08	0,15	2,26	0,18	2,05	0,17	2,22	0,25
23	6,22	0,47	6,23	0,49	6,54	0,44	6,27	0,53	5,88	0,49
24	1,72	0,27	1,86	0,23	2,10	0,25	1,73	0,22	1,91	0,23
27	7,12	0,66	7,05	0,63	7,16	0,51	7,02	0,54	6,80	0,47
28	4,54	0,41	4,34	0,41	4,62	0,46	4,27	0,52	4,55	0,39
29	2,50	0,37	2,22	0,32	2,28	0,29	2,34	0,37	2,40	0,34
30	1,43	0,20	1,38	0,12	1,47	0,12	1,31	0,16	1,38	0,18
31	1,30	0,21	1,17	0,13	1,27	0,15	1,15	0,14	1,20	0,20
32	11,6	1,26	11,2	1,17	12,7	1,45	10,5	1,51	11,1	1,56
33	1,75	0,30	1,64	0,28	1,98	0,36	1,62	0,32	1,78	0,37
35	3,90	0,43	3,54	0,64	4,03	0,25	3,63	0,56	3,76	0,45
36	2,71	0,62	2,60	0,36	2,95	0,34	2,55	0,51	2,83	0,43
37	1,85	0,29	1,81	0,18	1,86	0,20	1,78	0,25	2,06	0,20
38	1,25	0,16	1,12	0,13	1,12	0,13	1,11	0,14	1,17	0,13
14	20,4	3,24	19,8	2,37	23,8	3,68	23,2	3,94	23,7	4,21
15	17,1	1,86	18,3	1,51	18,4	2,36	17,1	2,37	17,6	1,47
77	1,19	0,16	1,08	0,14	1,30	0,11	1,37	0,24	1,35	0,19
81	3,75	0,44	4,31	0,49	3,82	0,51	4,09	0,46	3,83	0,44
82	3,48	0,34	3,28	0,31	3,10	0,22	3,32	0,32	2,94	0,32
83	3,69	0,57	3,39	0,48	3,16	0,41	3,69	0,56	3,11	0,39
84	1,08	0,07	1,09	0,06	1,07	0,05	1,09	0,06	1,10	0,08
85	1,15	0,15	1,13	0,13	1,09	0,13	1,20	0,13	1,17	0,14
86	1,20	0,07	1,18	0,08	1,18	0,06	1,20	0,05	1,20	0,08
87	1,11	0,07	1,08	0,07	1,11	0,05	1,10	0,06	1,09	0,07
90	0,78	0,08	0,65	0,06	0,69	0,06	0,68	0,07	0,65	0,07
91	0,90	0,15	0,74	0,10	0,75	0,09	0,82	0,12	0,75	0,09
93	1,58	0,18	1,63	0,20	1,56	0,16	1,66	0,16	1,50	0,14
94	2,89	0,40	3,23	0,46	3,17	0,33	3,05	0,45	2,88	0,41

Tabelle 6: Biometrische Daten der Blütenorgane polyploider Taxa der Artengruppe von *N. miniata* s.l. (Steiermark, Salzburg, Trentino) [mm].

<i>Nigr.</i>	<i>stririaca</i>		<i>arch.-joannis</i>		<i>buschmanniae</i>		<i>minor</i>		<i>widderi</i>	
Her-	Teicha, Schafb		Tauplitz		Brenta		Trenchtling		Hochschwab	
kunft	Steierm. Salzb.		Steiermark		Trentino		Steiermark		Steiermark	
Name	Nstir01-05		Narch01-03		Nbusch01-03		Nmin01-01a		Nwidd01-05	
Pop.kü	stir		arch typ		bus typ		minor typ		widd typ	
[n/n]	22	22	18	24	32	19	18	18	30	34
Merkm	MW	s	MW	s	MW	s	MW	s	MW	s
61	5,25	0,37	6,05	0,37	6,16	0,48	3,85	0,25	5,11	0,35
62	1,45	0,13	1,72	0,17	1,95	0,25	1,14	0,13	1,43	0,14
63	6,60	0,38	7,03	0,39	7,09	0,55	5,02	0,25	6,24	0,60
64	2,06	0,23	1,97	0,17	2,62	0,34	1,63	0,18	2,16	0,15
23	5,84	0,41	6,96	0,58	6,62	0,53	4,59	0,42	5,61	0,47
24	1,82	0,26	1,92	0,21	2,37	0,33	1,58	0,17	1,82	0,22
27	6,56	0,36	7,47	0,61	7,54	0,52	4,58	0,34	6,21	0,51
28	4,55	0,41	5,57	0,26	6,36	0,87	3,23	0,23	5,27	0,35
29	2,45	0,22	2,84	0,40	2,80	0,39	1,51	0,28	2,33	0,38
30	1,35	0,18	1,43	0,16	1,36	0,16	1,33	0,18	1,31	0,15
31	1,11	0,16	1,29	0,22	1,34	0,21	1,01	0,11	1,12	0,17
32	10,5	1,17	10,6	1,05	11,9	2,86	7,8	0,88	9,7	0,79
33	1,89	0,28	1,77	0,30	2,47	0,48	1,35	0,28	1,76	0,31
35	3,43	0,41	4,13	0,68	4,33	0,46	3,37	0,38	3,60	0,35
36	2,48	0,36	2,63	0,28	3,24	0,51	2,08	0,40	2,10	0,16
37	1,64	0,19	1,89	0,22	2,03	0,34	1,52	0,18	1,96	0,24
38	1,02	0,13	1,11	0,11	1,24	0,17	1,07	0,17	1,17	0,15
14	23,5	2,86	20,0	2,12	20,2	1,98	19,2	3,07	16,3	2,06
15	18,1	1,34	19,7	1,69	20,1	1,48	13,7	1,11	17,3	1,36
77	1,30	0,14	1,02	0,11	1,00	0,08	1,40	0,17	0,95	0,13
81	3,64	0,28	3,55	0,39	3,19	0,37	3,40	0,34	3,60	0,45
82	3,24	0,34	3,59	0,33	2,73	0,26	3,10	0,29	2,90	0,27
83	3,27	0,43	3,64	0,36	2,83	0,33	2,93	0,37	3,14	0,53
84	1,13	0,07	1,01	0,07	1,07	0,09	1,10	0,11	1,11	0,08
85	1,15	0,14	1,04	0,15	1,11	0,15	1,04	0,13	1,21	0,19
86	1,26	0,08	1,17	0,09	1,15	0,07	1,31	0,08	1,22	0,09
87	1,11	0,06	1,15	0,10	1,08	0,06	1,19	0,10	1,10	0,06
90	0,71	0,06	0,88	0,11	0,75	0,08	0,71	0,10	0,67	0,08
91	0,81	0,09	0,90	0,12	0,83	0,11	0,73	0,09	0,80	0,10
93	1,45	0,13	1,34	0,11	1,21	0,18	1,42	0,14	1,18	0,11
94	2,70	0,26	2,66	0,32	2,73	0,33	3,10	0,50	2,73	0,44

4 Taxonomisch-nomenklatorische Schlussfolgerungen in der Gruppe von *N. miniata* s.l.

Zusammenfassend lassen sich aus den Ergebnissen unseren Untersuchungen in Verbindung mit den Protologen der betrachteten Taxa und den Allozym-Daten von HEDRÉN et al. (2000) folgende Schlußfolgerungen ziehen:

- *Nigritella archiducis-joannis*, *N. buschmanniae*, *N. miniata* s.str., *N. minor* und *N. widderi* stellen blütenmorphologisch gut getrennte, im Gelände farblich gut unterscheidbare Sippen dar, die sich, soweit molekularbiologische Befunde vorliegen, als genetisch eigenständig erwiesen haben. Ihre Einstufung als Art erscheint hierdurch gerechtfertigt, insbesondere für die pentaploide *N. buschmanniae*.
- *Nigritella miniata* subsp. *stiriaca* setzt sich blütenmorphologisch nur schwach von *N. miniata* s.str. ab, ist farblich jedoch deutlich verschieden. Genetisch liegt eine ausgeprägte Affinität zur Nominatsippe vor, die Einstufung als Unterart erscheint angebracht.
- *Nigritella miniata* var. *dolomitensis* unterscheidet sich von *N. miniata* s.str. blütenmorphologisch nur durch die mehr oder weniger offene, aber nicht konstante Form der Lippe. Die Lippe von *N. miniata* s.str. ist typischerweise über der Basis meist verengt, gelegentlich aber auch deutlich geöffnet. Farblich ist kein durchgehender Unterschied vorhanden, embryologisch ist die Varietät anderen apomiktischen Arten vergleichbar, molekularbiologische Daten liegen bislang nicht vor. Die Einstufung als Varietät erscheint somit sachgerecht.
- *Nigritella bicolor* unterscheidet sich blütenmorphologisch nicht von *N. miniata* s.str., farbliche Unterschiede beziehen sich nur auf mehr oder weniger starke Aufhellungen der unteren Blütenkränze, die auch bei *N. miniata* s.str. in ihrem gesamten Verbreitungsgebiet in variierendem Ausmaß auftreten. Molekularbiologische Daten liegen nicht vor. Die Synonymisierung mit *N. miniata* s.str. wird vorgeschlagen.
- *Nigritella hygrophila* unterscheidet sich blütenmorphologisch nicht von *N. miniata* var. *dolomitensis*; für die Sippe als charakteristisch beschriebene kurze Blütenstände treten auch bei *N. miniata* var. *miniata* und var. *dolomitensis* auf; sie schließen immer nahtlos an mittelgroße und große Blütenstände an. Farblich liegt *N. hygrophila* voll in der Variabilität von *N. miniata* var. *miniata* und var. *dolomitensis*. Molekularbiologische Daten liegen nicht vor. Ihre Synonymisierung mit *N. miniata* var. *dolomitensis* wird vorgeschlagen.
- *Nigritella rhellicani* und *N. nigra* subsp. *austriaca* unterscheiden sich blütenmorphologisch ausreichend, kariologisch sowie embryologisch deutlich und lassen sich im Gelände auch wegen ihrer unterschiedlichen Blütezeit meist gut auseinanderhalten. Die Trennung von *N. rhellicani* und *N. nigra* s.l. auf Artebene erscheint hierdurch gerechtfertigt.
- Die bunt- bis hellblühenden Pflanzen der berühmten Puflatsch-Population von *Nigritella rhellicani* lassen sich blütenmorphologisch und phänologisch nicht von den dunkel-("schwarz")-blühenden Pflanzen trennen.
- *Gymnadenia conopsea* var. *alpina* unterscheidet sich blütenmorphologisch sehr deutlich von *Nigritella rhellicani* und *N. nigra* subsp. *austriaca*. Diskriminanzanalysen unterstützen die nach Allozymdaten bestätigte Eigenständigkeit beider Gattungen und untermauern die Argumentation von HEDRÉN et al. (2000) entgegen BATEMAN et al. (1998).

- *Gymnigritella runei* liegt blütenmorphologisch näher an der Gattung *Nigritella* als an *Gymnadenia*. Dies ist in Übereinklang mit der Zusammensetzung des Genoms.
- ×*Gymnigritella suaveolens* nimmt blütenmorphologisch keine völlig intermediäre Stellung zwischen den Gattungen *Gymnadenia* und *Nigritella* ein. Einzelne Blütenmerkmale liegen näher an *Nigritella*.

Die Umsetzung dieser Befunde führt zu folgender taxonomischer Liste, in der Typusdaten, die wichtigsten Synonyme, zwei neue nomenklatorische Kombinationen, kurze Angaben zur Verbreitung und zu weiterführender Literatur sowie ergänzende Anmerkungen zu einigen Taxa aufgeführt sind.

4.1 Taxonomische Liste der rotblühenden polyploiden *Nigritella*-Taxa im Ostalpenraum

- Nigritella archiducis-joannis* Teppner & E. Klein, *Phyton* (Horn) 25(1): 168. 1985.
 Holotypus: Österreich, Nördliche Kalkalpen, Totes Gebirge, Tauplitzalm, ca. 1970 m s.m., 03.08.1984, leg. H. Teppner (GZV).
 ≡ *Gymnadenia archiducis-joannis* (Teppner & E. Klein) Teppner & E. Klein, *Phyton* (Horn) 38(1): 222. 1998.
 ≡ *Nigritella rubra* subsp. *archiducis-joannis* (Teppner & E. Klein) H. Baumann & R. Lorenz, *J. Eur. Orch.* 37(3): 717. 2005.

Literatur: FOELSCH 2011, VÖTH 2004, ZELESNY 2008.

Verbreitung: Nördliche Kalkalpen, Obersteiermark, Südliche Kalkalpen, Karawanken und Julische Alpen, Slowenien.

- Nigritella buschmanniae* Teppner & Ster, *Phyton* (Horn) 36(2): 278. 1996.
 Holotypus: Italien, Ostalpen, Südliche Kalkalpen, Etschbucht-Gebirge, Brenta-Gruppe, O Madonna di Campiglio, le Crosette, ca. 2375 m, Dolomit; ± S exponierter Hang mit mäßig tiefgründigem Rasen mit *Sesleria varia*, *Carex sempervirens*, ...; 15.07.1996; leg. H. Teppner, Th. & Ch Ster (FI). Isotypen: GZU und Herb. Teppner.
 ≡ *Gymnadenia buschmanniae* (Teppner & Ster) Teppner & E. Klein, *Phyton* (Horn) 38(1): 222. 1998.
 ≡ *Nigritella rubra* subsp. *buschmanniae* (Teppner & Ster) H. Baumann & R. Lorenz, *J. Eur. Orch.* 37(3): 717. 2005.

Literatur: BAUMANN et al. 2006, PERAZZA & DECARLI 2005, PERAZZA 2009.

Verbreitung: Endemit der Brenta, Trentino.

- Nigritella miniata* (Crantz) Janch., *Phyton* (Horn) 8: 232. 1959 (cit. pag. basionymi "488" pro "487" err. corrig., ICBN_{Vienna} Art. 33.5).

subsp. *miniata* var. *miniata*

Basionym: *Orchis miniata* Crantz, *Stirp. Austr. Fasc.*, ed. 2: 487. Jan-Jun 1769.

Lectotypus: [icon] 25. *Orchis palmata angustifolia alpina, nigro flore*, Séguier, *Pl. Veron.* 2: t. 15, fig. 17. 1745. (BAUMANN & LORENZ, *Taxon* 60(6): 1775. 2011).

- Epitypus: [icon] Rotes Kohlröschen (*Nigritella rubra*), Stapfia 65: fig. 33. 1999. (BAUMANN & LORENZ, Taxon 60(6): 1775. 2011).
- ≡ *Gymnadenia miniata* (Crantz) Hayek, Fl. Steiermark 2(2): 133. 1956.
 - ≡ *Nigritella miniata* (Crantz) Janch., Cat. Fl. Austr. 1(4): 866. 1960 (isonym).
 - = *Gymnadenia rubra* Wettst., Ber. Deutsch. Bot. Ges. 7: 312. 1889 [prop. cons. nom. (BAUMANN & LORENZ, Taxon 60(6): 1775-1776. 2011), non recomm. (APPLEQUIST 2012: 1115)]. Lectotypus: *Nigritella rubra*, Austria Niederösterreich, Schneeberg, 5 Jul 1884, leg. Wettstein, WU No. 0060140 (BAUMANN & LORENZ, Taxon 60(6): 1775. 2011).
 - ≡ *Nigritella rubra* (Wettst.) K. Richter, Pl. Eur. 1: 278. 1890.
 - ≡ *Gymnadenia nigra* subsp. *rubra* (Wettst.) H. Sund., Eur. medit. Orch. ed. 3: 41. 1980. nom. inval. (bas. non rite cit., ICBN Art. 33.6 (a), Ex. 11)
 - ≡ *Nigritella nigra* subsp. *rubra* (Wettst.) Beauverd, Bull. Soc. Bot. Genève 17: 337. 1925.
 - = *Nigritella angustifolia* var. *rosea* Lindl., Gen. Sp. Orch. 281. 1835 (nom. nud.).
 - = *Nigritella angustifolia* var. („β“) *rosea* Vis. & Sacc., Cat. piante vasc. Veneto: 57. 1869, nom. nud. [Herkunft: „nel Bassanese, Trivigiano e Bellunese“]
 - ≡ *Nigritella nigra* var. *rosea* Vis. & Sacc. ex Goiran, Nuov. Giorn. Bot. Ital. 15: 38. 1883. [Anm.: 1. an dieser Stelle hat Goiran den invaliden Namen *N. angustifolia* var. („β“) *rosea* Vis. & Sacc. (nom. nud.) durch Hinzufügen einer knappen Beschreibung in italienischer Sprache („La varietà a fiori rosei e porporascenti è più rara, essa si trova qua e là assieme alla forma tipica: io la ho raccolta nel M. Baldo in Cerbiol!, nei M. Lessini agli Spiazzoi!, e nel M. Alba“) validiert. 2. inhaltlich meint Goiran die heutige, im Gebiet verbreitete *N. miniata*. 3. die neue Varietät ist trotz des illegitimen Artnamens legitim].
 - ≡ *Nigritella rhellicani* var. *rosea* (Vis. & Sacc. ex Goiran) Teppner & Klein, Phytion (Horn) 31(1): 10. Vorausabdruck 09.11.1990.
 - = *Nigritella bicolor* W. Foelsche, J. Eur. Orch. 42(1): 60. 2010.
 - ≡ *Gymnadenia bicolor* (W. Foelsche) W. Foelsche & O. Gerbaud in Gerbaud., O., Bull. Soc. Franc. d'Orchidoph. Rhone-Alp. 11(24): 23. 2011.
 - = *Nigritella rubra* f. *rosea* C. & V. Boillat, f. nov., J. Eur. Orch. 42(3/4): 491.
 - ≡ *Gymnadenia rubra* var. *rubra* f. *rosea* (C. Boillat & V. Boillat) P. Delforge, Natural. belges 92 (Orchid. 24): 108. 2011.

Literatur: ARBEITSKREISE HEIMISCHE ORCHIDEEN 2005, BAUMANN & KÜNKELE 1982, PERAZZA 1992, 2009, RAVNIK 2002, REINHARD et al. 1990, RÖSLER 2003, VÖTH 2004.

Verbreitung: Alpen vom Tessin bis Niederösterreich, rumänische Karpaten.

Anmerkung zu *Nigritella bicolor*: FOELSCH (2010a) gibt zur Abgrenzung seiner *N. bicolor* von *N. miniata* s.str. zwei wesentliche Merkmale an: einmal der auffallend aufgehellte untere Blütenkranz im Gegensatz zum einfarbigen Blütenstand von *N. miniata* (l.c.: 34, 48), zum anderen die auffallend breiten Sepalen, „... den breitesten dieser drei Sippen ...“ (l.c.: 47), gemeint sind *N. bicolor*, *N. miniata* und *N. miniata* var. *dolomitensis* und weiter „... ein Petalum etwa halb so breit wie ein breites Sepalum ...“ (l.c.: 48). FOELSCH selbst stuft jedoch die Bedeutung der beiden (einzigen!) Differentialmerkmale ab, erstmals im Protolog selbst: „es wird ausdrücklich darauf hingewiesen, dass ... die mehr oder weniger ausgeprägte Zweifarbigkeit ... nicht die Hauptmerkmale von *N. bicolor* sind, und dass ein kurzer Blick auf Sepalen und Petalen des untersten Blütenkranzes viel eher eine eindeutige Bestimmung ermöglicht.“ (l.c. 60). Ein Jahr später schränken FOELSCH & HEIDTKE (2011: 139) die Bedeutung des zweiten Differentialmerkmals, der Sepalenbreite deutlich ein: „... Petalen deutlich schmaler als die Sepalen, wenn auch nicht immer nur

halb so breit ...“. Bereits BOILLAT (2011) hat für die Schweizer Vorkommen im Vergleich zu unveröffentlichten Daten vom Wiener Schneeberg von Gölz & Reinhard nachgewiesen, dass die Angaben von Foelsche zum Verhältnis Petalenbreite zu Sepalenbreite von 0,5 nicht zutreffen. Unsere hier vorgelegten Messdaten aus dem erweiterten Untersuchungsgebiet, die insgesamt gut mit den wenigen von WETTSTEIN (1889: 313) angegebenen Werten übereinstimmen (bei sachlicher Interpretation auch mit den mit ca. 2 mm Breite notierten Petalen, s. detaillierte Anmerkungen zur Breite der Tepalen in Kap. 3.1.1 und 3.1.2), bestätigen dies vollumfänglich, das Verhältnis ist z.B. bei der Trenchtling-Population $0,8-0,9 \pm 0,1$, s. Tab.3), sodass wir dem Vorschlag von BOILLAT (l.c.: 860) folgen und *N. bicolor* in die Synonymie von *N. miniata* s.str. stellen.

Nigritella miniata* subsp. *miniata* var. *dolomitensis (Teppner & E. Klein) H. Baumann, R. Lorenz & Perazza comb. et stat. nov.

Basionym: *Gymnadenia dolomitensis* Teppner & E. Klein, Phytion (Horn) 38(1): 223. 1998.
Holotypus: Italien, Südtirol, Östliche Dolomiten, Limojoch (Passo di Limo), Col Bechei („Becchei“) di Sopra, 2460 m, flachgründige Rasen ...; 26.07.1997; leg. J. Claessens & J. Kleynen (FI). Isotypus: GZU.

≡ *Nigritella dolomitensis* (Teppner & E. Klein) Hedrén, E. Klein & Teppner, Phytion (Horn) 40(2): 243. 2000.

≡ *Nigritella rubra* subsp. *rubra* var. *dolomitensis* (Teppner & E. Klein) R. Lorenz & Perazza, GIROS Notizie 27: 8. 2004.

≡ *Nigritella rubra* subsp. *dolomitensis* (Teppner & E. Klein) D. Wenker & S. Wenker, Jahresber. Naturwiss. Vereins Wuppertal 60: 195. 2007.

≡ *Gymnadenia rubra* var. *dolomitensis* (Teppner & E. Klein) P. Delforge, Natural. belges 92 (Orchid. 24): 108. 2011.

= *Nigritella hygrophila* W. Foelsche & Heidtke, J. Eur. Orch. 43(1): 143-144. 2011.

≡ *Gymnadenia hygrophila* (W. Foelsche & Heidtke) W. Foelsche, Heidtke & O. Gerbaud in Gerbaud., O., Bull. Soc. Franc. d'Orchidoph. Rhone-Alp. 11(24): 23. 2011.

Literatur: ALT 2012, BAUMANN et al. 2006, FOELSCHKE 2010a, LORENZ & PERAZZA 2005, PERAZZA 2009.

Verbreitung: Dolomiten (Provinzen Südtirol, Trentino und Belluno) und Südbayern. Es scheint, dass die var. *dolomitensis* mit offenen Lippen im zentralen Teil der Dolomiten gegen var. *miniata* dominiert und zu den Arealrändern nach Süden, Westen und Osten hin über Zwischenformen zunehmend durch letztere ersetzt wird (LORENZ & PERAZZA 2005: 7). Die längere Zeit umstrittene Anwesenheit in Bayern dürfte jetzt zweifelsfrei bestätigt sein (ALT 2012).

Anmerkung zu *Nigritella hygrophila*: Das Gebiet in der Terra typica von *N. hygrophila* umfasst im Wesentlichen die südorientierten sonnigen Wiesenhänge am Fuße der Sella oberhalb des Pordoijochs (FOELSCHKE & HEIDTKE 2011: 136 geben irrtümlich eine lange beschattete NW-Lage an). Diese sind durch mehrere Erosionsrinnen durchzogen, die zur Schneeschmelze oder bei Regen Wasser führen. Nur wenige dieser Rinnen wie die als „locus classicus“ ausgewählte Rinne können als Bächlein bezeichnet werden, die auch zwischen Regenereignissen geringe Mengen Wasser führen. In den mehr oder weniger steinigen Hangbereichen zwischen den Erosionsrinnen treten in vereinzelt Senken Quellhorizonte auf, an denen auch *D. majalis* subsp. *alpestris* vorkommt. Rote Kohlröschen besiedeln in lockeren kleinen bis sehr kleinen Gruppen oder Einzelpflanzen sowohl die

über den Erosionsrinnen gelegenen Hangflächen wie auch die Böschungen der Rinnen oder Bächleins, kaum an den tiefsten Stellen derselben oder in den Quellhorizonten. In beiden Geländetypen ist jeweils das gesamte Spektrum der Variabilität der *Nigritella miniata* s.l. von kleinen bis großen Blütenständen mit \pm aufgehellten unteren Blüten und \pm offenen Blütenlippen zu beobachten. Entgegen Heidtke (in FOELSCH & HEIDTKE 2011: 135) konnten wir bei mehreren Begehungen zur Blütezeit (erste Julihälfte 2008, 2009, 2011, 2012) keine ökologische Differenzierung der verschiedenen Blütenstandsformen beobachten. Ohne eine erkennbare Lücke (Hiatus) (Abb. 20-22) halten wir die Ausgliederung von Pflanzen mit kürzeren Blütenständen für wissenschaftlich unzulässig. Damit scheidet das nach FOELSCH & HEIDTKE (2011: 139) „wichtigste, weil fast immer eindeutige Merkmal .. gedrungene Form des Blütenstandes ... Infloreszenzen annähernd so lang wie breit ...“ als Differentialmerkmal aus. Wie oben in Kap. 3.1.7 erläutert, lässt auch die Blütenmorphologie der Pordoiipflanzen keine Auftrennung in zwei Taxa auf Art- oder Unterartniveau zu. Auch die anderen im Protolog aufgeführten Unterschiede wie „meist einfarbig mittelrot bis dunkel rubinrot, manchmal an der Basis ein wenig aufgehellt“ oder „Mittleres Sepalum oft schmal und nicht deutlich herabgebogen wie bei *N. bicolor*“ oder „Lippen tailliert, aber nicht so stark eingerollt wie bei *N. rubra*“ liegen völlig in der Variationsbreite von *N. miniata* s.l. im Dolomitenraum und zeigen gleichzeitig die schwach ausgeprägte Eigenständigkeit von *N. miniata* var. *dolomitensis* auf.

FOELSCH & HEIDTKE (2011: 148) geben für die von ihnen vermessenen Pordoiipflanzen den Quotienten Blütenstandslänge : Breite mit 0,90-1,06 (MW 0,99 mit $n=12$) an. Pflanzen mit kurzen Blütenständen mit ähnlich niedrigen Werten haben wir beidseits des Pordoijschs auch beobachten können, allerdings waren sie mehrfach in ihrer Entwicklung durch Wuchsstockungen gehemmt (Abb. 61c), die möglicherweise durch Infektionen ausgelöst wurden. Solche Pflanzen haben wir für unsere Auswertungen nicht berücksichtigt. Die von FOELSCH & HEIDTKE im Protolog abgebildeten Blütenstände (l.c. 1159, Abb. 8, 10) haben ein Verhältnis Länge:Breite von 1,14 (halb aufgeblüht, Abb. 8) und 1,27 (Hochblüte Abb. 10) und liegen damit voll in der von uns beobachteten Bandbreite von $1,37 \pm 0,24$ (BL) oder $1,25 \pm 0,19$ (TN), s.a. Tab. 5. Pflanzen mit kurzem („gedrungenem“) Blütenstand sind auch am Col Bechei zu beobachten (Abb. 59a, e; s.a. DELFORGE 2006: 169, Abb. oben)

Nigritella miniata* subsp. *stiriaca (K.Rech. & L.Rech.) H. Baumann, R. Lorenz & Perazza, comb. nov.

Basionym: *Gymnadenia rubra* var. *stiriaca* K. Rech. & L. Rech., Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark 42: 148. 1906.

Holotypus: Österreich, Aussee, Saarstein, 23. Juni 1904, leg. Lily Favarger (G) [TEPPNER & KLEIN 1985: 159.]

≡ *Gymnadenia miniata* var. *stiriaca* (K. Rech. & L. Rech.) Hayek, Fl. Steiermark 2(2): 133. 1956.

≡ *Gymnadenia stiriaca* (K. Rech. & L. Rech.) Teppner & E. Klein, Phytion (Horn) 38(1): 222. 1998.

≡ *Nigritella stiriaca* (K. Rech. & L. Rech.) Teppner & E. Klein, Phytion (Horn) 25(1): 159. 1985.

≡ *Nigritella rubra* subsp. *stiriaca* (K. Rech. & L. Rech.) H. Baumann & R. Lorenz, J. Eur. Orch. 37(3): 718. 2005.

Literatur: FOELSCH 2007, SCHMID & SCHMID 2000, VÖTH 2004.

Verbreitung: Österreichische Kalkalpen, Salzkammergut, Dachstein, Grazer Bergland.

Nigritella minor W. Foelsche & Zernig, *Joanea-Bot.* 6: 10-11. 2007.

Holotypus: Österreich, Steiermark, Hochschwab-Gruppe; Bezirk Bruck a.d. Mur, Tragöß, Trenchtling, Edelweißboden, 1820 m ü.d.M., MTB 8456/3, 15°02'15"E 47°31'49"N; tiefgründiger alpiner Magerrasen über Kalk, 25.06.2007, leg. W. Foelsche, GJO Nr. 27.208.
≡ *Gymnadenia minor* (W. Foelsche & Zernig) W. Foelsche, Zernig & O. Gerbaud in Gerbaud., Bull. Soc. Franc. d'Orchidoph. Rhone-Alp. 11(24): 23. 2011.
≡ *Gymnadenia rubra* var. *rubra* f. *minor* (W. Foelsche & Zernig) P. Delforge, *Natural. belges* 92 (Orchid. 24): 107. 2011.

Literatur: FOELSCH 2010b; KLEIN & KERSCHBAUMSTEINER 1996: 101, Abb. oben links (s.loc., sub. *N. miniata*).

Verbreitung: Die endemische Art ist bislang ausschließlich vom Trenchtling in der Hochschwabgruppe (Steiermark) bekannt.

Nigritella widderi Teppner & E. Klein, *Phyton* (Horn) 25(2): 318. 1985.

Holotypus: 09.07.1985, leg. H. Teppner (GZU). Herkunft: Ostalpen, Nördliche Kalkalpen, Steiermark, Hochschwab-Gruppe, Trenchtling, ca. 1770 m; flachgründige Rasen mit *Carex sempervirens* und *Sesleria varia*.
≡ *Gymnadenia widderi* (Teppner & E. Klein) Teppner & E. Klein, *Phyton* (Horn) 38(1): 222. 1998.
≡ *Nigritella rubra* subsp. *widderi* (Teppner & E. Klein) H. Baumann & R. Lorenz, *J. Eur. Orch.* 37(3): 718. 2005.

Literatur: ARBEITSKREISE HEIMISCHE ORCHIDEEN 2005, ERNET & FOELSCH 1991, ROSSI et al. 1987, PERAZZA 2005, 2009, VÖTH 2004.

Verbreitung: Nördliche Kalkalpen, Bayern bis Niederösterreich; Südliche Kalkalpen im Grazer Bergland; Belluneser Dolomiten; Zentral-Apennin.

Anmerkung: HERR-HEIDTKE & HEIDTKE (2006) berichten von einem Neufund von *N. widderi* am Pordoijoch. Bei einem zufälligen Zusammentreffen von R. Lorenz mit den Autoren am gemeldeten Fundort auf der Westseite des Pordoijochs am 10.07.2009 konnten alle Exemplare vermeintlicher *N. widderi* übereinstimmend ± hellblütiger, ± offenblütiger *N. miniata* var. *dolomitensis* zugeordnet werden. Später wurde *N. widderi* vom Pordoijoch als verschollen gemeldet (HEIDTKE in FOELSCH & HEIDTKE 2011: 135). Das Vorkommen von *N. widderi* am Pordoijoch ist unseres Erachtens auszuschließen.

Gymnigritella runei Teppner & E. Klein, *Phyton* (Horn) 29(2): 163. 1989.

Holotypus: Schweden, Lappland, Västerbotten, Tärnaby, Artfjället, Rödingsnäset, ca. 790 m s.m., 13.07.1987, leg. H. Teppner, E. Klein, O. & M. Rune (S).
≡ *Gymnadenia runei* (Teppner & E. Klein) Ericsson, *Svensk bot. Tidskr.* 91: 142. 1997.
≡ *Nigritella nigra* subsp. *runei* (Teppner & E. Klein) H. Baumann & R. Lorenz, *J. Eur. Orch.* 37(3): 717. 2005.

Literatur: BAUMANN et al. 2006, GERBAUD & GERBAUD 2009, HEDRÉN 1999.

Verbreitung: Skandinavischer Endemit, Schwedisches Lappland.

5 Diskussion

Vor Beginn unserer Untersuchungen der Blütenmorphologie konnten wir nicht sicher sein, ob Probennahme, Präparierung und Vermessung von *Nigritella*-Blüten wegen der kleinen Dimensionen ausreichend gut durchgeführt werden können, um mit statistischen Methoden zu reproduzierbaren und aussagekräftigen Ergebnissen zu kommen. Die gute Übereinstimmung der Messwerte von Stichproben verschiedener Populationen eines Taxons, teils auch derselben Population aus verschiedenen Jahren bestätigte die Machbarkeit ausführlicher vergleichender Untersuchungen in der Gattung *Nigritella*.

Trotz der geringen Abmessungen der Blütenorgane der verschiedenen *Nigritella*-Taxa konnten gute morphologische Differenzierungen zwischen allgemein unstrittigen Taxa der Artengruppe von *N. miniata* s.l. erkannt werden. Diese waren in guter Übereinstimmung mit Zuordnungen nach publizierten morphologischen, teils auch biometrischen, kariologischen, embryologischen und bisher vorliegenden molekulargenetischen Befunden, so für *N. archiducis-joannis*, *N. buschmanniae*, *N. miniata* s.str. und *N. widderi*. Nach Allozym-Daten schwächer differenzierte Taxa wie *N. miniata* subsp. *stiraca* erwiesen sich auch blütenmorphologisch weniger deutlich von der Nominatsippe abgesetzt. Für die viel diskutierte taxonomische Einstufung von *N. dolomitensis* zeigten die quantitativen blütenmorphologischen Befunde mit erneut überprüften qualitativen Merkmalen die geringe Differenzierung von *N. miniata* und bestätigten eine früher vorgenommene Einstufung als Varietät. Die kürzlich neu beschriebenen Arten *N. bicolor* und *N. hygrophila*, für die ausführliche qualitative, aber nur in geringem Maße durch harte quantitative Daten untermauerte Beschreibungen vorlagen, und für die bereits gut untersuchte endemische *N. minor* konnten die umfangreichen neuen biometrischen Befunde einen wichtigen Beitrag zur Klärung ihres Status beitragen und ermöglichten einerseits die Zuordnung von *N. bicolor* und *N. hygrophila* zu bereits bekannten Taxa oder bestätigten andererseits bei *N. minor* ihre klare Eigenständigkeit.

Ebenso nützlich erwies sich die Erfassung biometrischer Daten bei der Untersuchung von *N. nigra* subsp. *austriaca* und *N. rhellicani* und der hybridogenen Taxa \times *Gymnigritella suaveolens* und *Gymnigritella runei*. Auch hier ergab sich eine gute Parallelität mit Ergebnissen aus methodisch völlig verschiedenen Untersuchungen. Schlußendlich konnte ein Vergleich mit einem Taxon der Gattung *Gymnadenia* orientierend die teils umstrittene Eigenständigkeit der beiden Gattungen bestätigen.

Zusammenfassend haben die Ergebnisse unserer Untersuchungen sowohl die Nützlichkeit als auch die Notwendigkeit biometrischer Untersuchungen bei der Klärung von taxonomischen Fragestellungen bei europäischen Orchideen parallel zu anderen insbesondere molekularbiologischen Methoden aufgezeigt.

Zusammenfassung

Die Ergebnisse umfangreicher biometrischer Untersuchungen zur Klärung des taxonomischen Status der zur Artengruppe *Nigritella miniata* s.l. gestellten Taxa aus dem Ostalpenraum und hybridogener Taxa von *Gymnigritella* im Vergleich zu *N. nigra* s.l. und *N. rhellicani* werden mitgeteilt. Dabei wurden Stichproben der Typuspopulationen von *N. nigra* subsp. *austriaca*, *N. archiducis-joannis*, *N. bicolor*, *N. miniata* s.str., *N. minor*, *N. widderi* aus Österreich, von *N. buschmanniae*, *N. hygrophila* und *N. miniata* var. *dolomitensis* aus Italien und *Gymnigritella runei* aus Schweden eingesetzt. Vergleichsproben von *N. miniata* kamen aus Österreich, Italien und der Schweiz zum Einsatz. Für *Gymnadenia conopsea* var. *alpina*, *×Gymnigritella suaveolens* und *Nigritella rhellicani* wurden Populationen in Südtirol/Italien bemustert.

Die Auswertung erfolgte mit Hilfe multivariater Diskriminanzanalysen und bivariater Diagramme. Insgesamt konnte die Eigenständigkeit der Arten *N. archiducis-joannis*, *N. buschmanniae*, *N. miniata* s.str., *N. minor* und *N. widderi* in Übereinstimmung mit publizierten Daten zu Morphologie, Kariologie und Embryologie sowie teils zu Allozym-Daten bestätigt werden, während für *N. miniata* subsp. *stiriaca* die Einstufung als Unterart und für *N. miniata* var. *dolomitensis* als Varietät gerechtfertigt erscheint. *N. bicolor* und *N. hygrophila* erwiesen sich als zu gering von *N. miniata* s.str. respektive *N. miniata* var. *dolomitensis* differenziert, um als Varietät oder höher geführt werden zu können. Die tetraploide *Gymnigritella runei* nimmt eine sehr eigenständige Position zwischen den Gattungen *Gymnadenia* und *Nigritella* ein, steht aber in Übereinstimmung mit der Zusammensetzung ihres Genoms aus drei Teilen *Nigritella* und einem Teil *Gymnadenia* morphologisch näher an *Nigritella* als an *Gymnadenia*. *×Gymnigritella suaveolens* ist nicht völlig intermediär zwischen den Eltern-gattungen, Farbvarianten von *N. rhellicani* unterscheiden sich morphologisch nicht von der schwarzen Nominatsippe, beide setzen sich jedoch einigermaßen deutlich von *N. nigra* subsp. *austriaca* ab. Die Abtrennung der Gattung *Nigritella* als Schwestergruppe von *Gymnadenia* wird durch Diskriminanzanalysen der Blütenmorphologischen Daten untermauert.

Riassunto

Contributi alla conoscenza della morfologia florale delle specie del gruppo di *Nigritella miniata* (Orchidaceae) nelle Alpi Orientali

Si relaziona sui risultati di ampi e approfonditi esami biometrici condotti nelle Alpi orientali sulle entità afferenti al „gruppo“ di *Nigritella miniata* s.l., allo scopo di chiarire il loro status tassonomico, e su taxa ibridogeni di *Gymnigritella* confrontati con *N. nigra* s.l. e *N. rhellicani*. Sono stati analizzati campioni delle popolazioni tipo di *N. nigra* subsp. *austriaca*, *N. archiducis-joannis*, *N. bicolor*, *N. miniata* s.str., *N. minor*, *N. widderi* dell'Austria, di *N. buschmanniae*, *N. hygrophila* e *N. miniata* var. *dolomitensis* dell'Italia e di *Gymnigritella runei* della Svezia. In aggiunta, per confronto, sono stati esaminati altri reperti di *N. miniata* provenienti da Austria, Italia e Svizzera. I campioni di *Gymnadenia conopsea* var. *alpina*, *×Gymnigritella suaveolens* e *Nigritella rhellicani* provengono da popolazioni dell'Alto Adige/Südtirol (Italia).

L'interpretazione si avvale di analisi di discriminanza multivariate e di diagrammi bivariati. Nell'insieme, in accordo con i dati già pubblicati su morfologia, cariologia ed embriologia, così come con i dati parziali sugli allozimi, è confermata l'autonomia di *N. archiducis-joannis*, *N. buschmanniae*, *N. miniata* s.str., *N. minor* e *N. widderi* al rango di specie, mentre appaiono giustificate la classificazione come sottospecie per *N. miniata* subsp. *stiriaca* e come varietà per *N. miniata* var. *dolomitensis*. Invece, *N. bicolor* e *N. hygrophila* si differenziano troppo poco da *N. miniata* s.str. o, rispettivamente, da *N. miniata* var. *dolomitensis* per poter essere considerate anche solamente come varietà. *Gymnigritella runei* è pure chiaramente autonoma, ma morfologicamente più vicina

a *Nigritella* che a *Gymnadenia*, in coerenza col suo genoma che è composto da 3 parti di *Nigritella* e 1 di *Gymnadenia*. ×*Gymnigritella suaveolens* non è esattamente intermedia fra i genitori. Le varianti cromatiche di *N. rhellicani* morfologicamente non mostrano alcuna differenza da quella “nera” ma tutte si distinguono abbastanza nettamente da *N. nigra* subsp. *austriaca*. Infine, i dati sulla morfologia florale rafforzano la separazione del genere *Nigritella* da *Gymnadenia*.

Dank

Für die Mitteilung von Fundangaben sowie für fruchtbare Diskussionen danken wir herzlichst Herrn Dietrich Bergfeld (Karlsruhe). Bei Herrn Harald Baumgartner (Kehl-Kork) bedanken wir uns für Hinweise auf Vorkommen von roten Kohlröschen in der Schweiz, bei den Herren Aldo Casata (Böblingen) und Dr. Erich Klein (Hart-Purgstall) für Fundangaben in Österreich, bei Herrn Dr. Herbert Diekjobst (Oberhambach) und Frau Cajsa Nilsson (Naturum Tärnaby) für Fundangaben in Schweden. Bei den Herren Dietrich Bergfeld (Karlsruhe), Siegfried Erhardt (Illertissen), Prof. Mikael Hedrén (Lund) und Werner Hiller (Göppingen) bedanken wir uns für die kritische Durchsicht des Manuskriptentwurfs. Nicht zuletzt ergeht unser herzlicher Dank an den anonymen Gutachter und Herrn Dr. Heinrich Schatz (Innsbruck) für deren wertvolle inhaltliche und formale Hinweise sowie an Frau Helga Veleba (Brixen) für die sorgfältige Gestaltung des Layouts.

Literatur

- ALT H.C., 2012: Dolomiten-Kohlröschen - *Nigritella dolomitensis* (Teppner & Klein) Hedrén, E. Klein & Teppner (2000). In: http://www.aho-bayern.de/taxa/ni_dolo.html (31.10.2012).
- APPLEQUIST W.L., 2012: Report of the Nomenclature Committee for Vascular Plants: 64. *Taxon*, 61(5): 1108-1117.
- ARBEITSKREISE HEIMISCHE ORCHIDEEN (Hrsg.), 2005: Die Orchideen Deutschlands. Uhlstädt-Kirchhasel.
- BATEMAN R.M., PRIDGEOON A.M. & CHASE M.W., 1997: Phylogenetics of subtribe *Orchidinae* (*Orchidoideae*, *Orchidaceae*) based on nuclear ITS sequences. 2. Infrageneric relationships and reclassification to achieve monophyly of *Orchis* sensu stricto. *Lindleyana*, 12(3): 113-141.
- BAUMANN H. & KÜNKELE S., 1982: Die wildwachsenden Orchideen Europas. Franckh'sche Verlags-handlung, Stuttgart.
- BAUMANN H., KÜNKELE S. & LORENZ R., 2002: Taxonomische Liste der Orchideen Deutschlands. *J. Eur. Orch.*, 34(1): 129-206.
- BAUMANN H., KÜNKELE S. & LORENZ R., 2006: Die Orchideen Europas mit angrenzenden Gebieten. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- BAUMANN H. & LORENZ R., 2005: Beiträge zur Taxonomie europäischer und mediterraner Orchideen. *J. Eur. Orch.*, 37(3): 705-743.
- BAUMANN H. & LORENZ R., 2011: (2037) Proposal to conserve the name *Gymnadenia rubra* (*Nigritella rubra*) against *Orchis miniata* (*Orchidaceae*). *Taxon*, 60(6): 1775-1776.
- BISCHOFF W., 1839: Wörterbuch der beschreibenden Botanik oder die Kunstaussdrücke, welche zum Verstehen der phytographischen Schriften nothwendig sind. Schweizerbart, Stuttgart.
- BOILLAT C. & BOILLAT V., 2010: Une forme *rosea* pour *Nigritella rubra* (Wettstein) K. Richter. *J. Eur. Orch.*, 42(3/4): 487-496.
- BOILLAT V., 2011: *Nigritella rubra*: Eine andere Deutung des WETTSTEIN-Artikels „Untersuchungen über *Nigritella angustifolia*“ von 1889. *J. Eur. Orch.*, 43(4): 847-862.
- BOILLAT V. & BOILLAT C., 2011: *Nigritella bicolor* W.Foelsche in der Schweiz – Wo finden wir in der Schweiz diese Art? *AGEO Mitteilungen*, 2011(1): 29-33.
- BRÜTSCH J.-P., 2000: Die Gattung *Nigritella* Rich. *Bauhinia*, 14/2000: 21-32.
- BUTTLER K.P., 1986: Orchideen. Mosaik Verlag, München.
- CRANTZ H.J.N., 1769: *Stirpium Austriacarum* ed. 2, Fasciculi VI, "ed.1".
- CRISTAUDO A., GALESI R. & LORENZ R., 2009: Über zwei stabilisierte Hybridpopulationen aus der Gattung *Serapias* auf Sizilien. *J. Eur. Orch.*, 41(3/4): 587-610.
- DANESCH O. & DANESCH E., 1968: Orchideen Europas. Mitteleuropa, ed. 2. Hallwag, Bern und Stuttgart.
- DELFORGE P., 2006: *Orchids of Europe, North Africa and the Middle East*. A&C Black, London.
- DELFORGE P., 2011: *Gymnadenia rubra* Wettstein 1889 et la taxonomie des nigritelles apomictiques. *Natural. belges*, 92 (*Orchid.* 24): 87-116.
- ERNET D. & FOELSCH W., 1991: Widders Kohlröschen, *Nigritella widderi* Teppner & Klein, auch im Grazer Bergland. *Not. Flora Steiermark*, 12: 9-33.
- FOELSCH W., 2007: *Nigritella stiriaca* – 100 Jahre Steirisches Kohlröschen. *Joannea-Bot.*, 6: 65-115.
- FOELSCH W., 2010a: *Nigritella bicolor*, ein neues apomiktisches Kohlröschen der Alpen, des Dinarischen Gebirges und der Karpaten. *J. Eur. Orch.*, 42(1): 31-82.
- FOELSCH W., 2010b: Die Gattung *Nigritella* Rich. *AGEO Mitt.*, 2010(3): 30-34.
- FOELSCH W., 2011: Das Erzherzog-Johann-Kohlröschen, *Nigritella archiducis-joannis* Teppner & E. Klein, und die Kohlröschen-Arten Österreichs. *Joannea Botanik*, 9: 61-95.
- FOELSCH W. & HEIDTKE U.H.J., 2011: *Nigritella hygrophila* spec. nov. und die roten Kohlröschen am Pordojoch in den östlichen Dolomiten (Italien). *J. Eur. Orch.*, 43(1): 131-160.
- FOELSCH W. & ZERNIG K., 2007: *Nigritella minor* spec. nova (*Orchidaceae*), ein neues Kohlröschen aus der Steiermark. *Joannea-Bot.*, 6: 5-22.
- GERBAUD M. & GERBAUD O., 2009: Considérations sur quelques orchidées des genres *Gymnadenia* et *Pseudorchis* (*Orchidaceae*/Orchideae) du centre de la péninsule scandinave (*G. nigra*, *G. runei*, *G. conopsea* et *P. albida* subsp. *straminea*). *L'Orchidophile*, 40(1): 17-34.
- GERBAUD O. & SCHMID W., 1999: Les hybrides des genres *Nigritella* et/ou *Pseudorchis* / Die Hybriden der Gattungen *Nigritella* und/oder *Pseudorchis*. *Cah. Soc. Franç. d'Orchidophilie*, 5. SFO / AHO Bayern.

- GÖLZ P. & REINHARD H.R., 1986: Statistische Untersuchungen an alpinen und skandinavischen Orchideen. Jahresber. Naturwiss. Vereins Wuppertal, 39: 36-47.
- HEDRÉN M., 1999: Kommentarer om bruddkullan och dess ursprung. Sv. Bot. Tidskr., 93: 145-151.
- HEDRÉN M., KLEIN E. & TEPPNER H., 2000: Evolution of Polyploids in the European Orchid Genus *Nigritella*: Evidence from Allozyme data. Phytion (Horn), 40: 239-275.
- HEGI G., 1908-1909: Illustrierte Flora von Mittel-Europa, vol. 2. A. Pichler's Witwe & Sohn, Wien.
- HERR-HEIDTKE D. & HEIDTKE U.H.J., 2006: *Nigritella widderi* Teppner & Klein in den Dolomiten und *×Dactilitella „toureensis“* (Godfery) Janchen in Osttirol. J. Eur. Orch., 38(1): 195-202.
- HERR-HEIDTKE D. & HEIDTKE U.H.J., 2010: Zur Variabilität von *Nigritella rubra* am Pordoijoch (Dolomiten, Italien). J. Eur. Orch., 42(1): 21-30.
- KLEIN E., 1996: Die Blütenfärbung in der Gattung *Nigritella* (Orchidaceae-Orchideae) und ihre taxonomische Relevanz, inkl. einer Neukombination. Phytion (Austria), 36(1): 53-62.
- KLEIN E. & KERSCHBAUMSTEINER H., 1996: Die Orchideen der Steiermark. Graz.
- KREUTZ C.A.J., 2004: Kompendium der Europäischen Orchideen / Catalogue of European Orchids. Kreuz Publishers, Landgraaf.
- JANCHEN E., 1959: Beiträge zur Benennung, Verbreitung und Anordnung der Farn- und Blütenpflanzen Österreichs, V. Phytion (Horn), 8(3-4): 230-240. 1959.
- LORENZ R., 2004: Zu den Gattungen *Epipactis* und *Nigritella* in Südtirol. 3. Tagung Zoologische und botanische Forschung in Südtirol, Naturmuseum Südtirol, Bozen: 31-32.
- LORENZ R., AKHALKATSI M., BAUMANN H., CORTIS P., COGONI A. & SCRUGLI A., 2012: *Platanthera kuenkelei* s.l. auf Sardinien und in Georgien, eine für Europa neue Art – ein Beitrag zu ihrer Taxonomie. J. Eur. Orch., 44(1): 3-62.
- LORENZ R., MADL H., OBRIST E., SÖLVA A. & STOCKNER W., 2011: Zur Artengruppe von *Epipactis helleborine* (Orchidaceae) in Südtirol (Italien) – Supplement. Gredleriana, 11: 45-70.
- LORENZ R. & PERAZZA G., 2004: Studio sulla sistematica delle Nigritelle rosse nelle Dolomiti. GIROS Notizie, 27: 1-9.
- LOWE M.R., 2010: Studies in *Ophrys* L. sectio *Pseudophrys* Godfery - I. *Ophrys forestieri* and *O. malacitana* spec. nov. J. Eur. Orch., 42(3/4): 541-562.
- LOWE M.R., 2011: Studies in *Ophrys* L. sectio *Pseudophrys* Godfery - II. *Andrena flavipes* Pz. pollinated taxa. J. Eur. Orch., 43(3): 455-497.
- MĚKVIČKA A.Ch., 1992: Die Arten der Gattung *Nigritella* in den Ostalpen. Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ., 24(4): 644-652.
- PERAZZA G. & DECARLI PERAZZA M., 2005: Cartographia Orchidee Tridentino (COT): mappatura delle orchidee spontanee in provincia di Trento (Italia settentrionale), aggiornamento generale. Ann. Mus. Civ. Rovereto, 20/2005: 153-339.
- PERAZZA G., 1992: Orchidee spontanee in Trentino-Alto Adige, riconoscimento e diffusione. LXXXVII Pubblicazione dei Musei Civici di Rovereto. Calliano.
- PERAZZA G., 2001: Le "*Nigritella*" rosse del Trentino-Alto Adige (Northern-Italy). J. Eur. Orch., 33(1): 487-494.
- PERAZZA G., 2005: *Nigritella widderi* Teppner & E. Klein 1985 nelle Dolomiti Bellunesi, prima segnalazione per il versante italiano delle Alpi (Italia Settentrionale). GIROS Notizie, 30: 25-27.
- PERAZZA G., 2009: Genere *Nigritella*. In: GIROS (Dir. sci. P. GRÜNANGER): Orchidee d'Italia. Il Castello, Cornaredo (MI).
- PERKO M. L., 2004: Die Orchideen Kärntens. Arge Naturschutz, Klagenfurt.
- RAL-FARBEN 2012: http://www.hdf-hamborn.de/Download/RAL-Farben_Coloral.pdf
- RAVNIK V., 2002: Orhideje Slovenije. Ljubljana.
- REICHENBACH H.G. fil., 1850-1851: Die Orchideen der deutschen Flora nebst denen des übrigen Europa, des ganzen russischen Reichs und Algiers. Leipzig.
- REINHARD H.R., GÖLZ P., PETER R. & WILDERMUTH H., 1990: Die Orchideen der Schweiz und der angrenzenden Gebiete. Fotorotar, Egg.
- RICHTER K., 1890: Plantae Europaeae – Enumeratio systematica et synonymica plantarum phanerogamicarum in Europa sponte crescentium vel mere inquilinarum, tom. 1. Leipzig.

- RÖSLER R., 2003: Zur Chorologie der Orchideen Rumäniens. J. Eur. Orch., 35(2): 243-306.
- ROSSI W., CAPINERI R., TEPPNER H. & KLEIN E., 1987: *Nigritella widderi* (Orchidaceae – Orchideae) in the Apennines. Phytion (Austria), 27(1): 129-138.
- SCHMID H.E. & SCHMID T., 2000: Die Verbreitung von *Nigritella stiriaca* (K.Rech.) Teppner & E. Klein in Österreich. Not. Flora Steiermark, 16: 35-36.
- SCHULZE M., 1894: Die Orchidaceen Deutschlands, Deutsch-Österreichs und der Schweiz. Jena.
- STUESSY T.F., 2009: Plant Taxonomy, ed. 2. New York.
- TEPPNER H., 2004: A review of new results in *Nigritella* (Orchidaceae). Sprawozdania z Posiedzeń Komisji Naukowych, 46(2): 111-116.
- TEPPNER H., 2008: Kohlröschen, Kohlröserl, (schw.): „Männertreu“ /*Nigritella*. In: Fischer, M., Oswald, K. & W. Adler: Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol, ed. 3, Linz: Land Oberösterreich, Biologiezentrum der Oberösterr. Landesmuseen: 1058-1060.
- TEPPNER H. & 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.
- TEPPNER H. & KLEIN E., 1985b: *Nigritella widderi* spec. nov. (Orchidaceae-Orchideae). Phytion (Horn, Austria), 25(2): 317-326.
- TEPPNER H. & KLEIN E., 1990: *Nigritella rhellicani* spec. nova und *N. nigra* (L.) Rchb. f. s. str. (Orchidaceae-Orchideae). Phytion (Horn, Austria), 31(1): 5-26.
- TEPPNER H. & KLEIN E., 1998: Etiam atque etiam – *Nigritella* versus *Gymnadenia*: Neukombinationen und *Gymnadenia dolomitensis* spec. nova (Orchidaceae-Orchideae). Phytion (Horn, Austria), 38(1): 220-224.
- TEPPNER H. & STER T., 1996: *Nigritella buschmanniae* spec. nova. (Orchidaceae-Orchideae). Phytion (Horn, Austria), 36(2): 277-294.
- TYTECA D. & GATHOYE J.-L., 2000: Morphometric analyses of the *Dactylorhiza majalis* group in France and Western Europe – with description of *Dactylorhiza parvimajalis* Tyteca & Gathoye spec. nov. J. Eur. Orch., 32(3/4): 471-511.
- VÖTH W., 1999: Lebensgeschichte und Bestäuber der Orchideen am Beispiel von Niederösterreich. Stapfia, 65: 1-257.
- VÖTH W., 2004: Verbreitungskarten von in Österreich anzutreffenden *Gymnadenia*-, *Nigritella*-, *×Gymnigritella*-, *×Pseudadenia*- und *×Pseuditella*-Arten (Orchidaceae). Linzer biol. Beitr., 36(1): 493-519.
- WENKER D., 2007: Die Gattung *Nigritella* – Rückkehr zu taxonomischer Stabilität. Jahresber. Naturwiss. Vereins Wuppertal, 60: 177-250.
- WETTSTEIN R. von, 1889: Untersuchungen über „*Nigritella angustifolia* Rich.“- Ber. Deutsch. Bot. Ges., 7: 306-317.
- WUCHERPENNIG W., 2002: *Nigritella*: Gattung oder Untergattung?- Jahresber. Naturwiss. Vereins Wuppertal, 55: 46-61.
- ZELESNY H., 2008: *Nigritella rubra* subsp. *archiducis-joannis* in Slowenien und Bemerkungen zu *Nigritella rubra*. J. Eur. Orch., 40(3): 587-598.

Adresse der Autoren:

Dr. Richard Lorenz
Leibnizstr. 1
D-69469 Weinheim, Deutschland
lorenz@orchids.de

Giorgio Perazza
Via Coslop, 21
I-38068 Rovereto (TN)
giorgioerazza@alice.it

eingereicht: 05. 11. 2012
angenommen: 24. 11. 2012

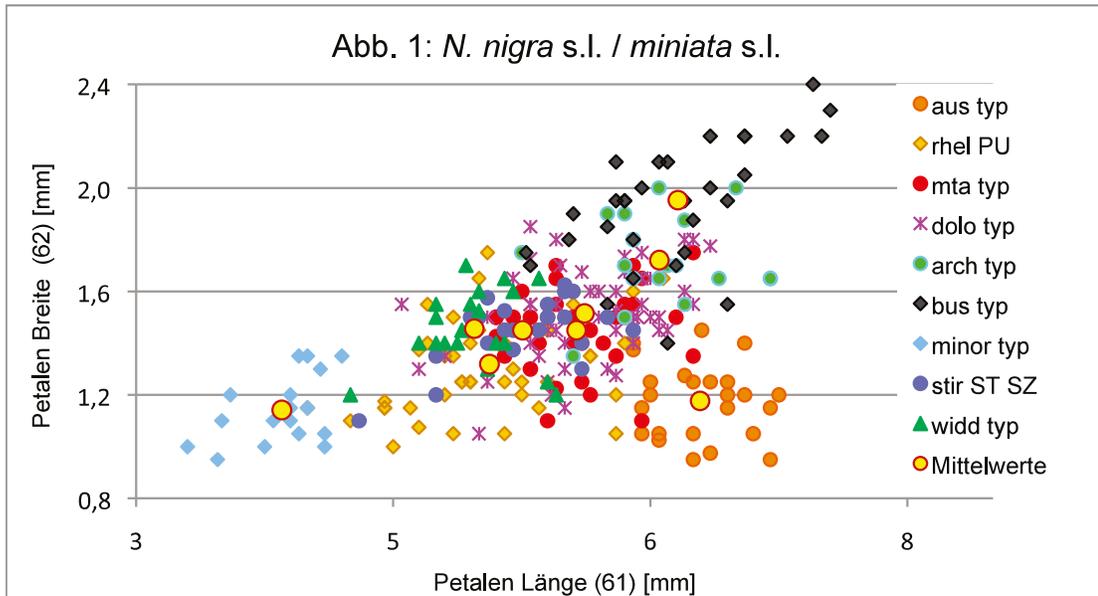


Abb. 1: *N. buschmanniae* und *N. archiducis-joannis* setzt sich zu höheren, *N. minor* und *N. rhellicani* zu niedrigeren Werten ab. *N. nigra* subsp. *austriaca* besitzt die relativ schmalsten Petalen, setzt sich deutlich von *N. rhellicani* ab. Die weiteren Taxa liegen in der Mitte und unterscheiden sich an den Mittelwerten gut zu sehen ist, sich nicht voneinander.

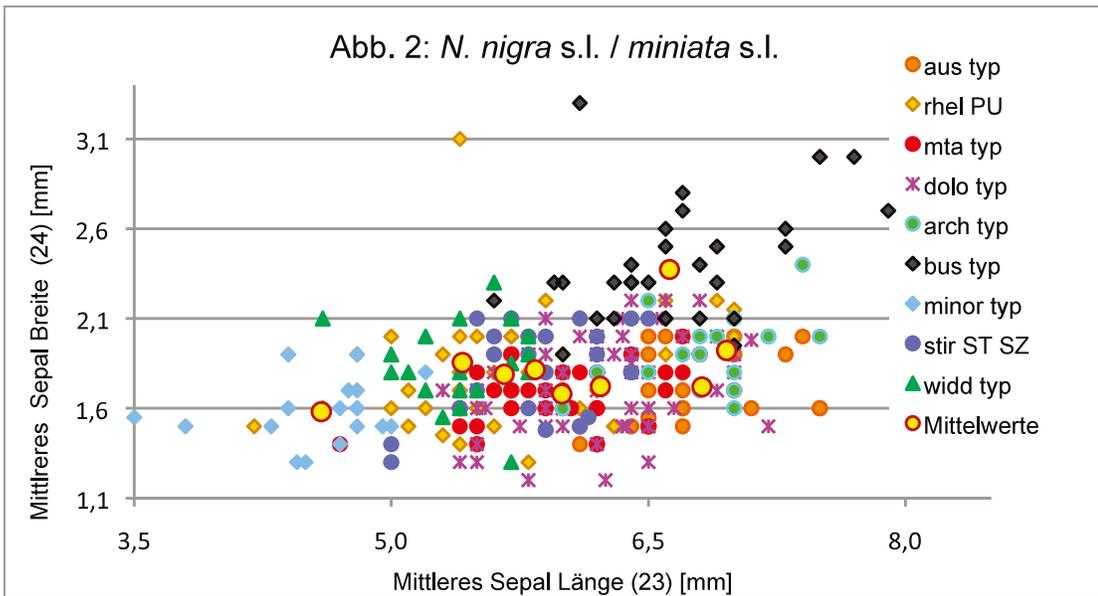


Abb. 2: Bei den Abmessungen des Mittleren Sepals setzen sich wiederum *N. buschmanniae* nach oben und *N. minor* nach unten ab, alle anderen Taxa liegen dazwischen und unterscheiden sich untereinander kaum.

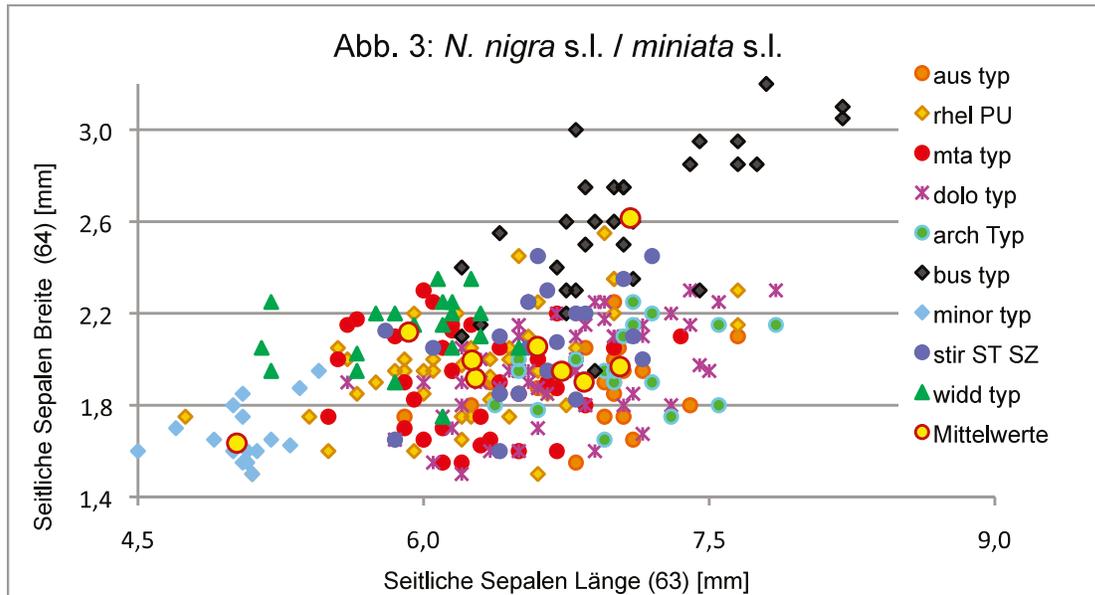


Abb. 3: Ein vergleichbares Bild ergibt sich bei den Abmessungen der Seitlichen Sepalen mit deutlicher Differenzierung von *N. buschmanniae* und *N. minor*.

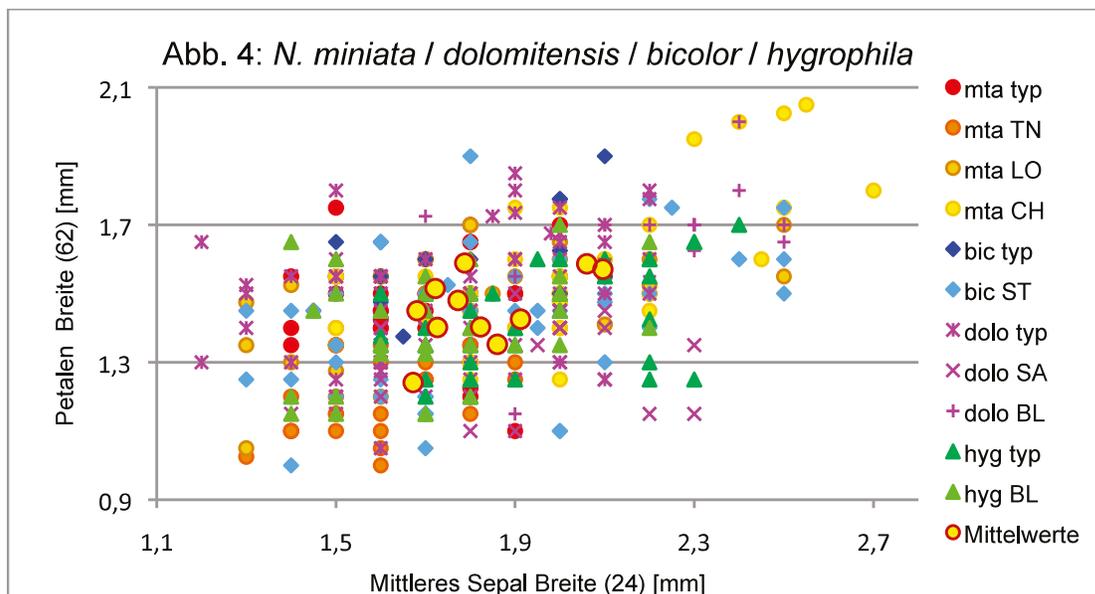


Abb. 4: In der Gruppe von *N. miniata* ergibt sich keine Differenzierung in der Breite der Petalen und des Mittleren Sepals. *N. bicolor* aus Terra typica und anderen steirischen Herkünften setzt sich nicht durch schmalere Petalen ab. *N. miniata* aus der Schweiz tendiert teils zu leicht höheren Werten.

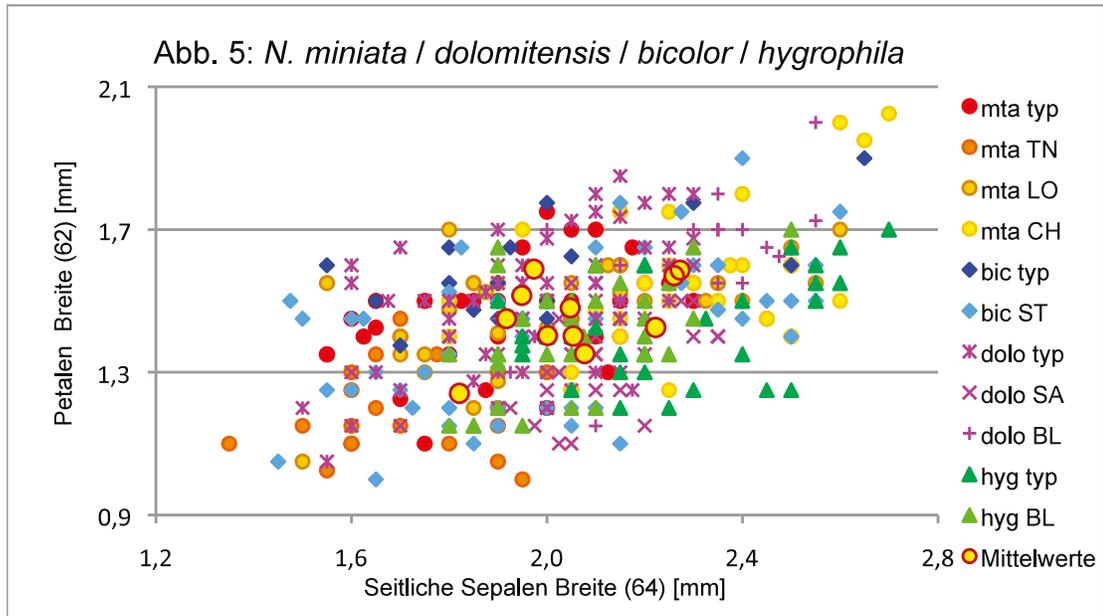


Abb. 5: Für die Breite der Seitlichen Sepalen ergibt sich ein vergleichbares Bild wie in Abb. 4. Auch hier setzt sich *N. bicolor* nicht von *N. miniata* ab.

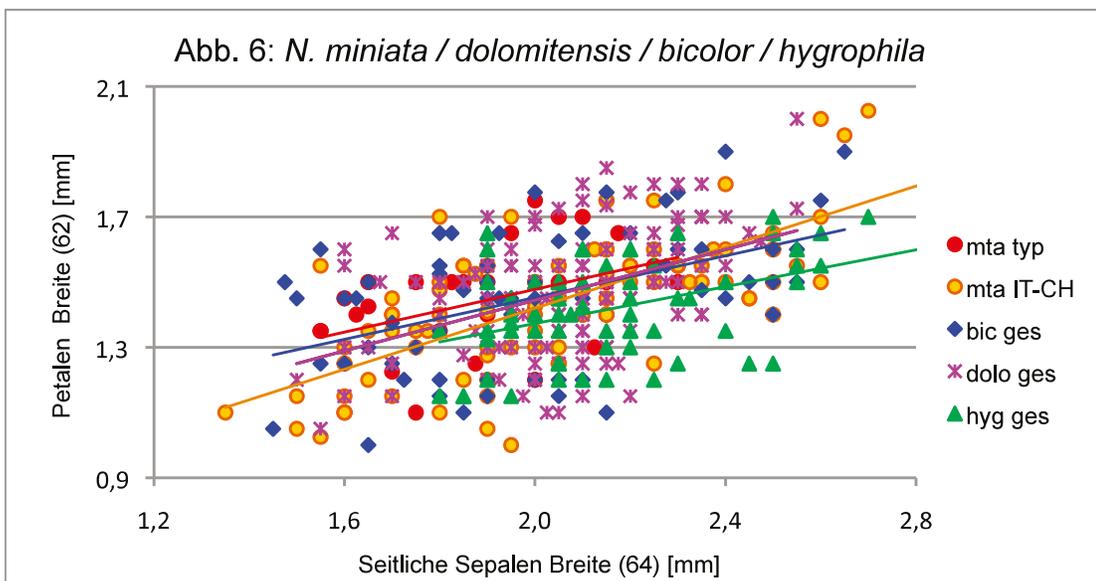


Abb. 6: Für die zu Gruppen zusammengefassten Populationen aus Abb. 5 ergeben die Trendlinien keine deutlichen Unterschiede. Die Korrelationskoeffizienten r nach Bravais/Pearson liegen zwischen 0,44 (hyg ges), 0,45 (dolo ges), 0,46 (mta typ), 0,48 (bic ges) und 0,69 (mta IT-CH) und zeigen eine mäßige bis deutliche Korrelation an.

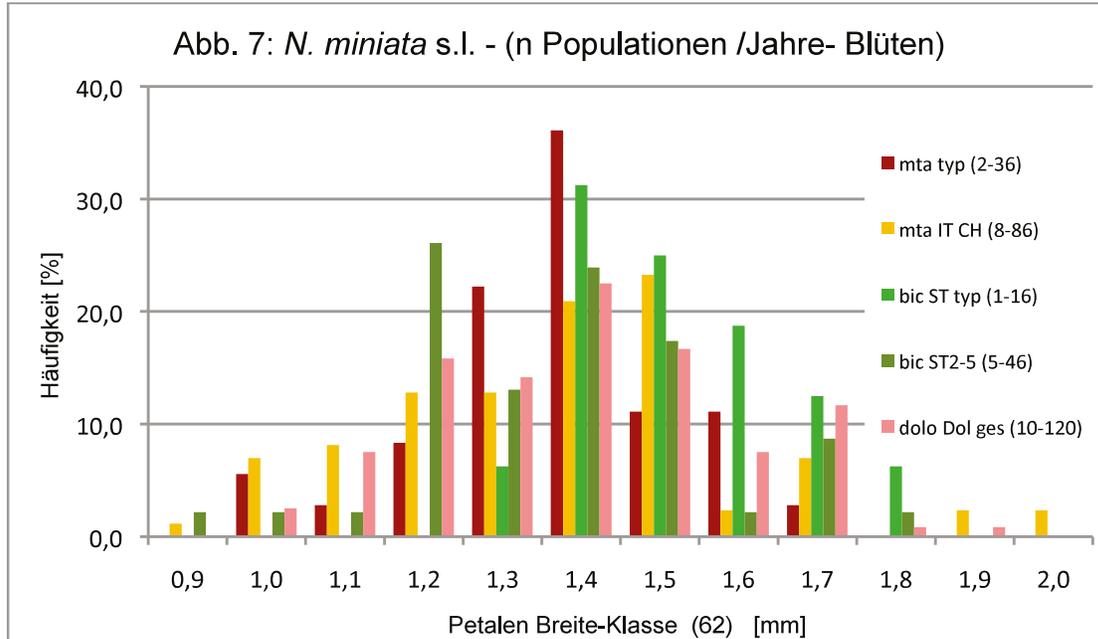


Abb. 7: Im Vergleich der Verteilung der Petalenbreite von *N. bicolor* mit *N. miniata* aus Terra typica oder aus Italien oder Schweiz und *N. miniata* var. *dolomitensis* aus den Dolomiten incl. Terra typica ergibt sich eine gute Übereinstimmung in Form und Lage der Maxima.

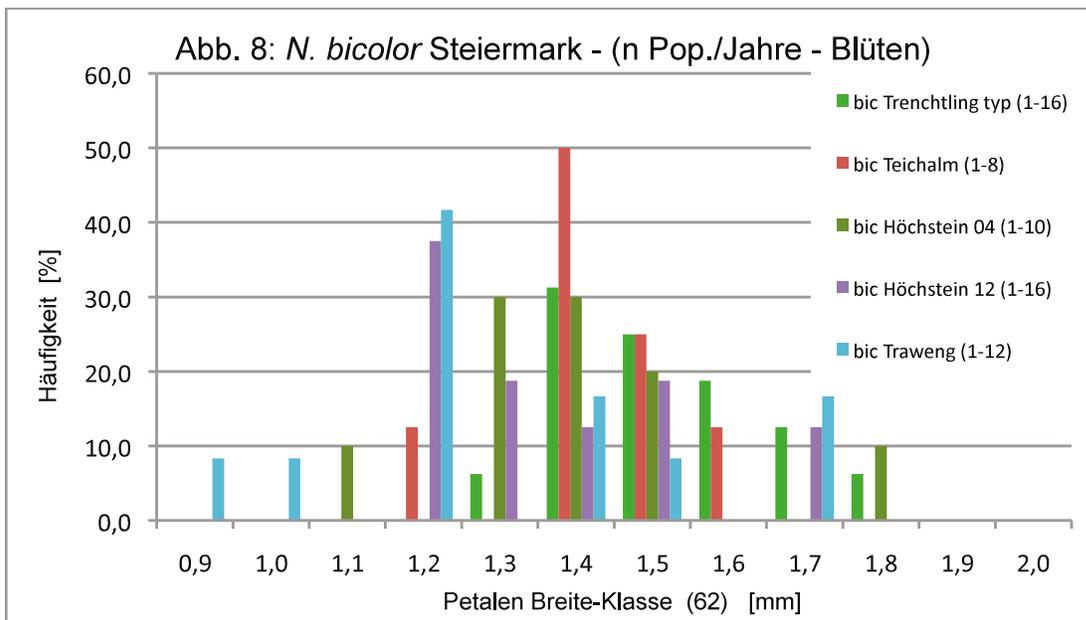


Abb. 8: Die Petalenbreite der einzelnen steirischen Populationen von *N. bicolor* ergibt eine vergleichbare und deutlich erkennbare Annäherung an eine Normalverteilung und bestätigt Homogenität der Stichprobe.

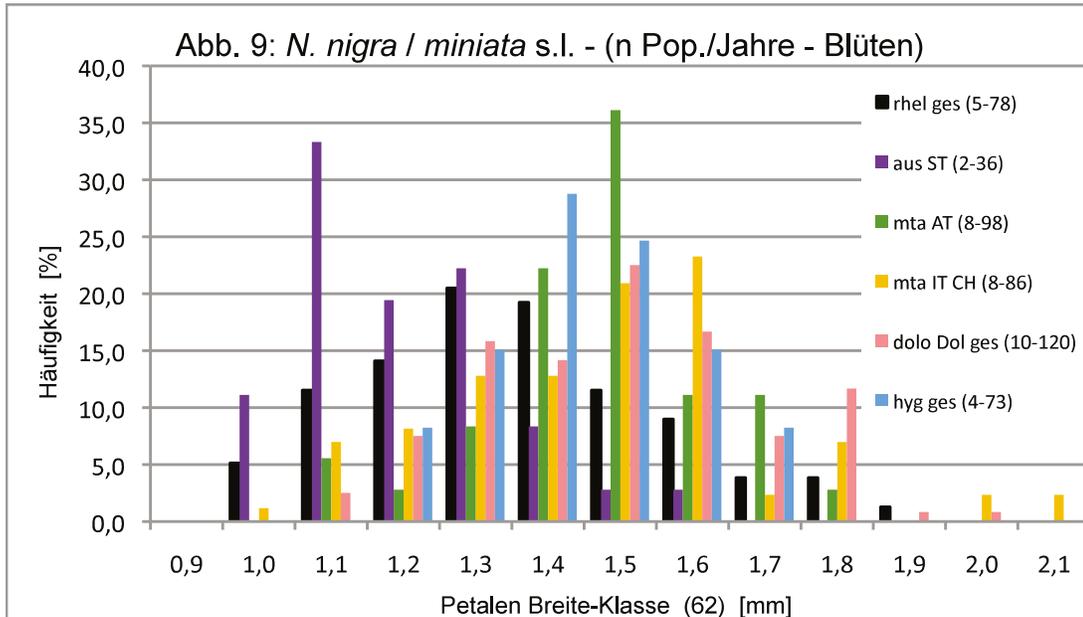


Abb. 9: Die Verteilung der Petalenbreite von *N. nigra* subsp. *austriaca* und *N. rhellicani* unterscheidet sich deutlich von *N. miniata* s.l.

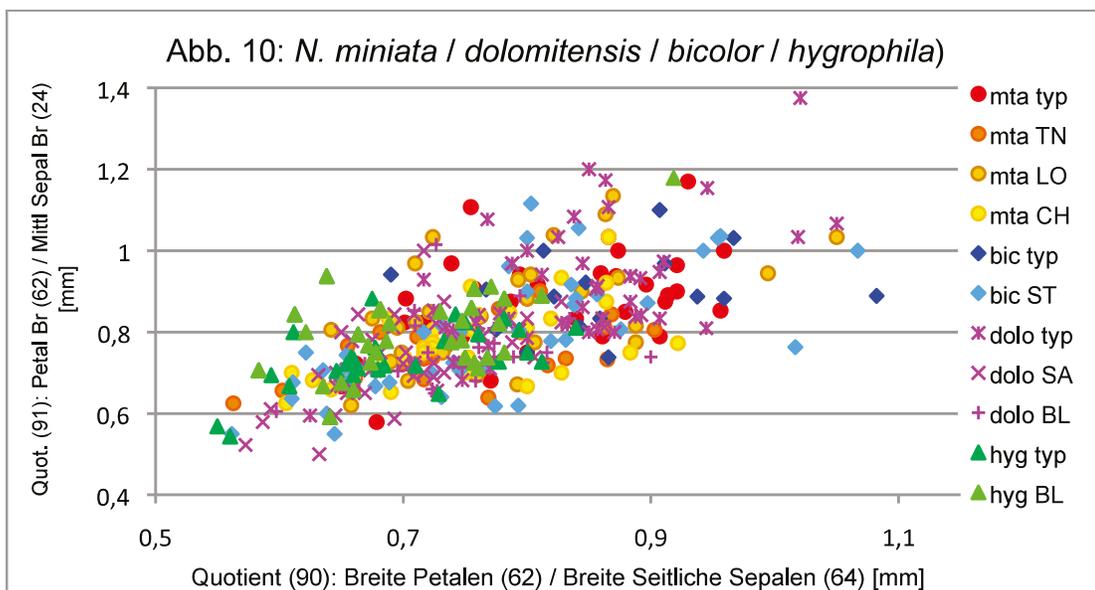


Abb. 10: Die Quotienten Petalenbreite : Seitliche Sepalenbreite von *N. miniata* s.str., *N. bicolor*, *N. miniata* var. *dolomitensis*, *N. hygrophila* sind breit gestreut und überlagern sich nahezu völlig. *N. hygrophila* ist geringfügig zu kleineren Werten verschoben.

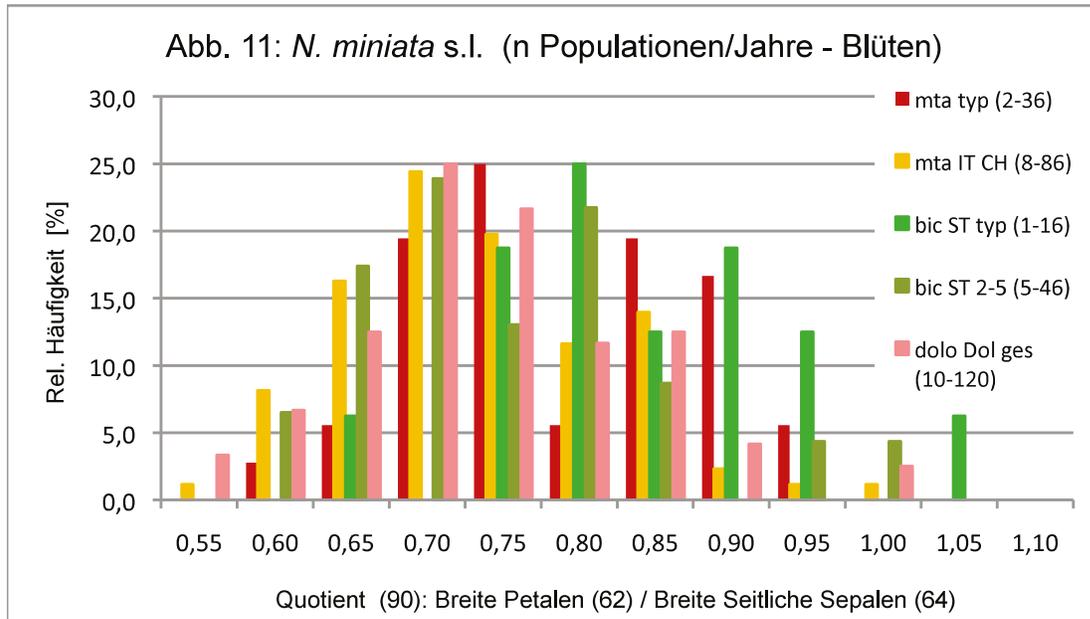


Abb. 11: Die Verteilung der Quotienten Petalenbreite : Seitliche Sepalenbreite von *N. miniata* s.str., *N. bicolor*, *N. miniata* var. *dolomitensis*, *N. hygrophila* folgt relativ gut einer Normalverteilung. *N. miniata* (Italien-Schweiz) zeigt aufgrund leicht höherer Sepalenbreite (Schweiz) einen leichten Trend zu niedrigeren Werten.

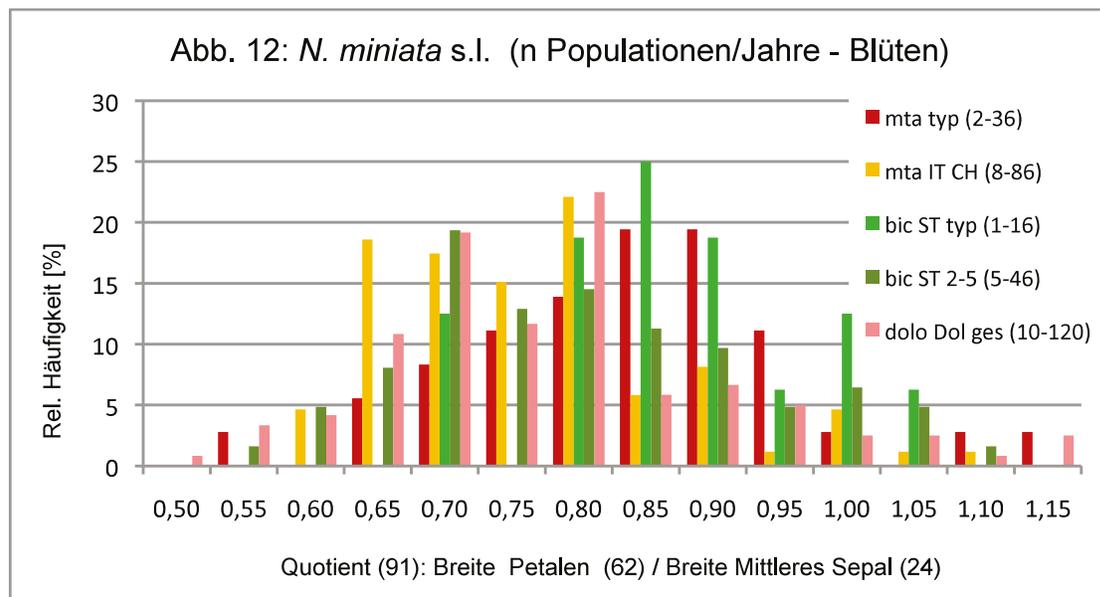


Abb. 12: Die Verteilung der Quotienten Petalenbreite : Mittlere Sepalenbreite von *N. miniata* s.str., *N. bicolor*, *N. miniata* var. *dolomitensis*, *N. hygrophila* folgt wie die Quotienten Petalenbreite : Seitliche Sepalenbreite gut einer Normalverteilung.

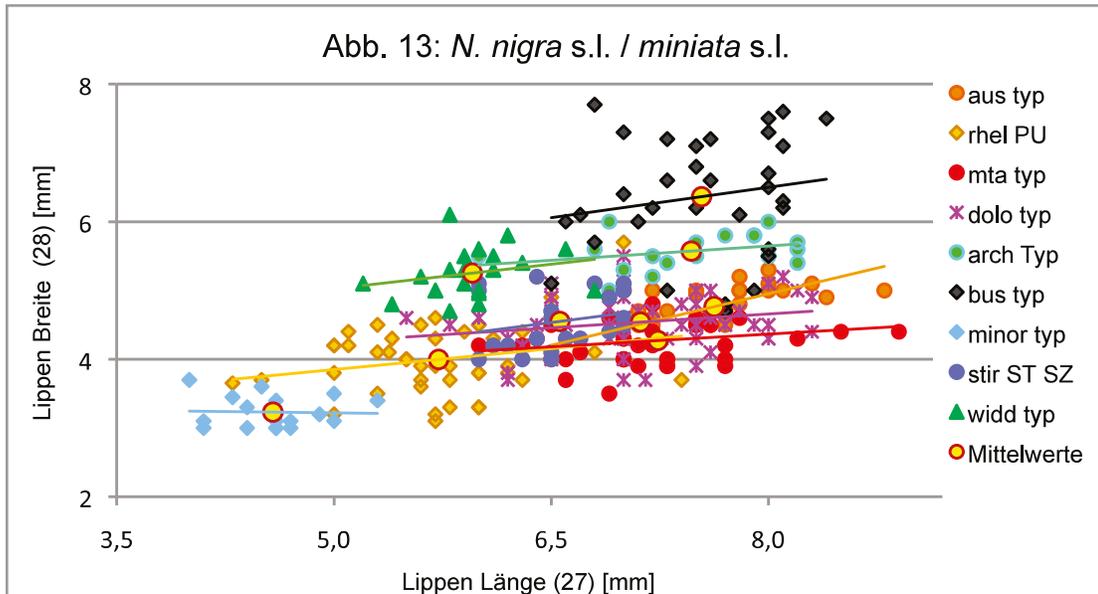


Abb. 13: Eine deutliche Differenzierung ergibt sich in der Lippengröße. *N. nigra* subsp. *austriaca* und *N. miniata* var. *dolomitensis* setzen sich nicht, *N. miniata* subsp. *stiriaca* kaum von *N. miniata* s.str. ab. Die Korrelation ist meist schwach ($r=0-0,4$, bei *N. nigra* subsp. *austriaca* deutlich mit $r=0,7$).

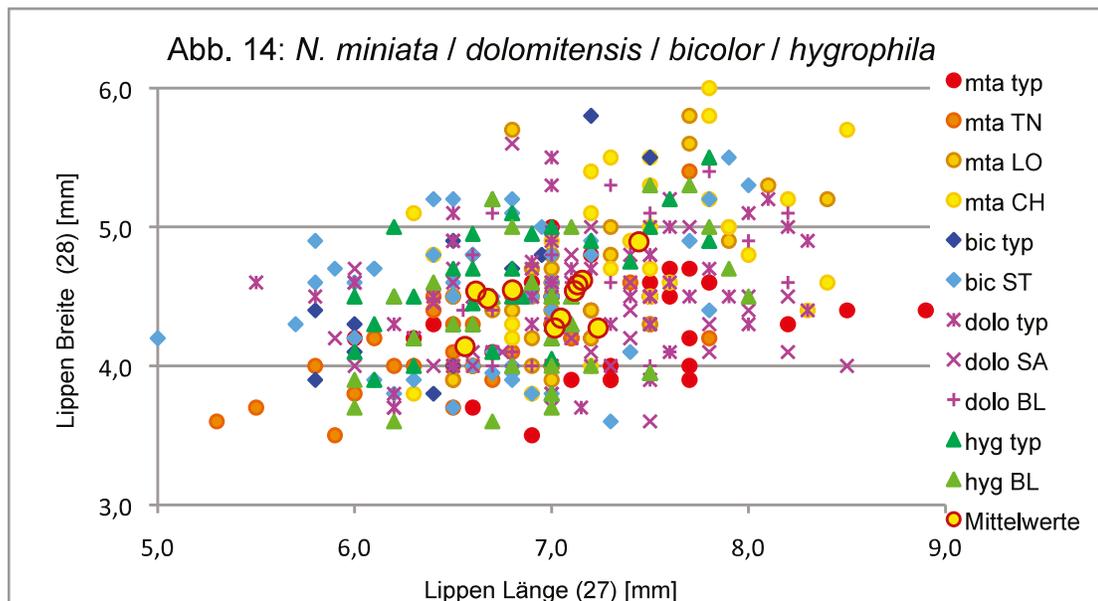


Abb. 14: Die Lippenmaße von *N. miniata* s.str., *N. bicolor*, *N. miniata* var. *dolomitensis*, *N. hygrophila* streuen stark und überlappen nahezu vollständig. Die Werte der Proben aus der Schweiz tendieren leicht nach oben.

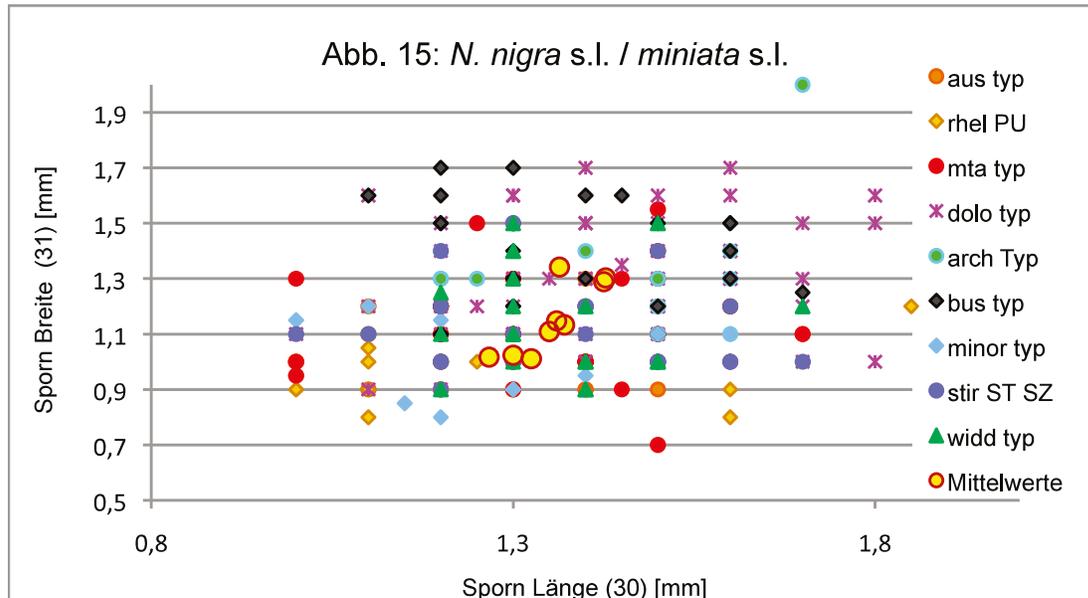


Abb. 15: Bei den Abmessungen des Sporns setzen sich *N. miniata* var. *dolomitensis*, *N. buschmanniae* und *N. archiducis-joannis* leicht nach oben, *N. minor* leicht nach unten ab, alle anderen Taxa liegen dazwischen und unterscheiden sich kaum.

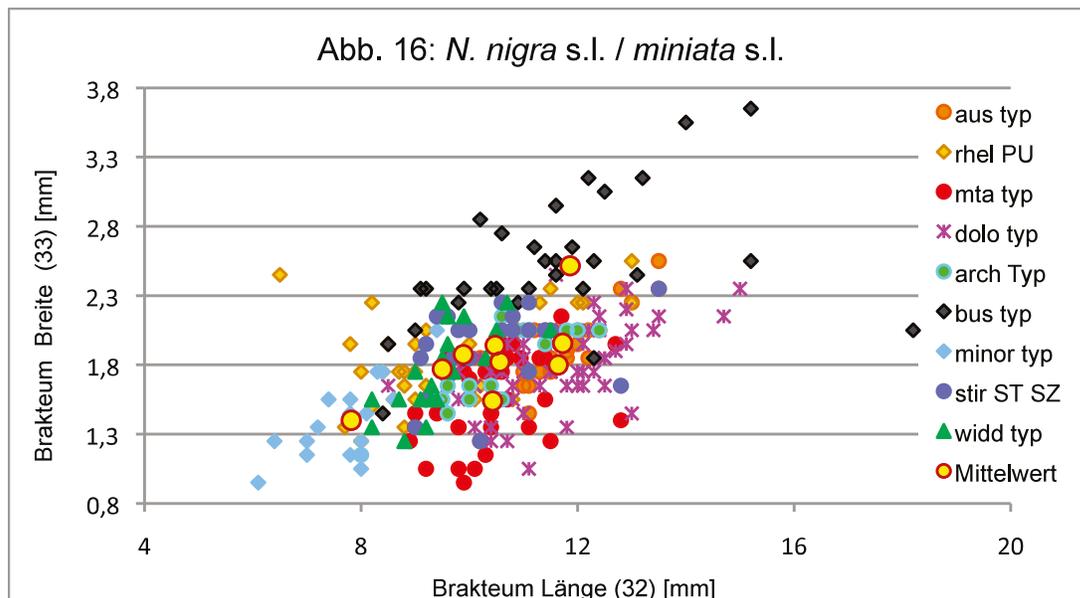


Abb. 16: Bei den Abmessungen des Brakteums setzen sich wiederum *N. buschmanniae* nach oben und *N. minor* nach unten ab, alle anderen Taxa liegen dazwischen und unterscheiden sich untereinander kaum bis gar nicht.

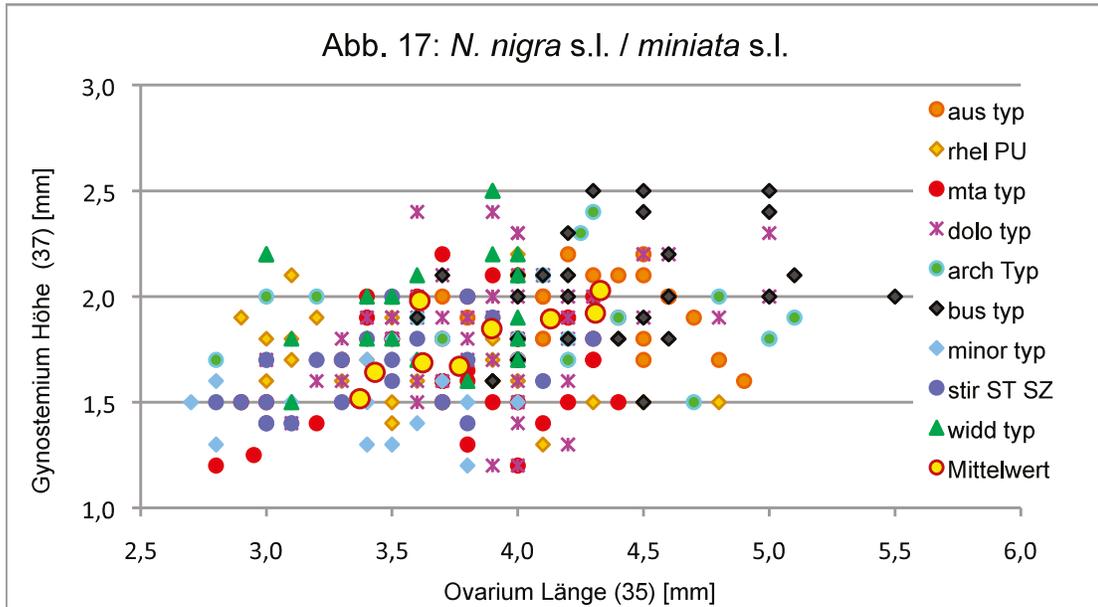


Abb. 17: Bei starker Streuung ergeben sich nur geringe Differenzierungen. *N. buschmanniae* tendiert nach oben, *N. minor* und *N. miniata* subsp. *stiriaca* nach unten.

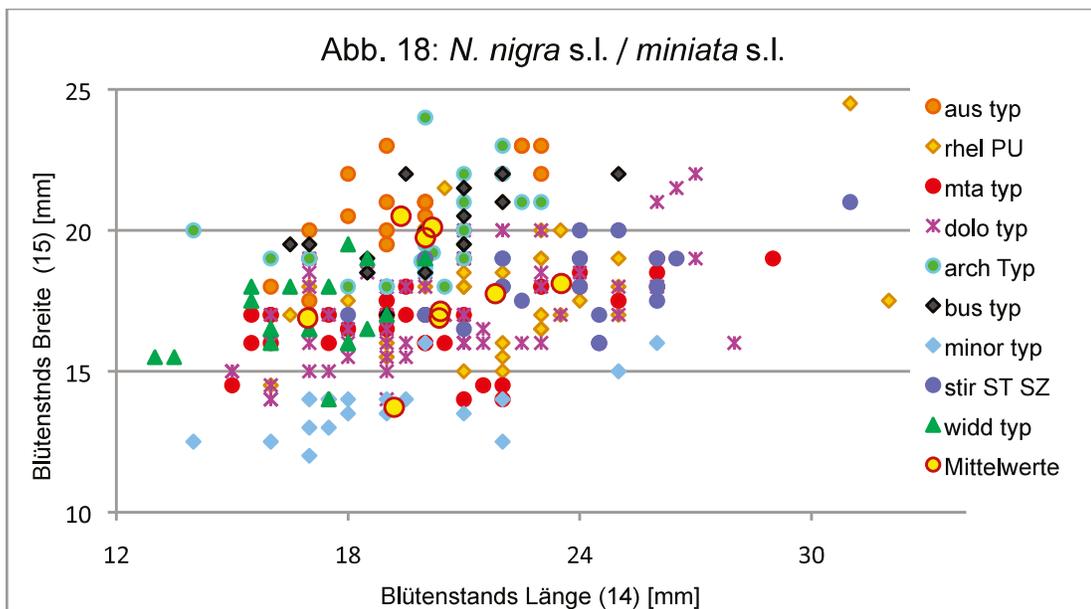


Abb. 18: Eine erkennbare Differenzierung zeigen Taxa mit gleich breiten wie langen Blütenständen (*N. archiducis-joannis*, *N. nigra* subsp. *austriaca*, *N. buschmanniae*, *N. widderi*) von den Taxa mit länglicheren (*N. rhellinici*, *N. miniata* subsp. *stiriaca*) und schmaleren Blütenständen (*N. minor*). *N. miniata* s.str., *N. miniata* var. *dolomitensis* variieren stark in der Länge.

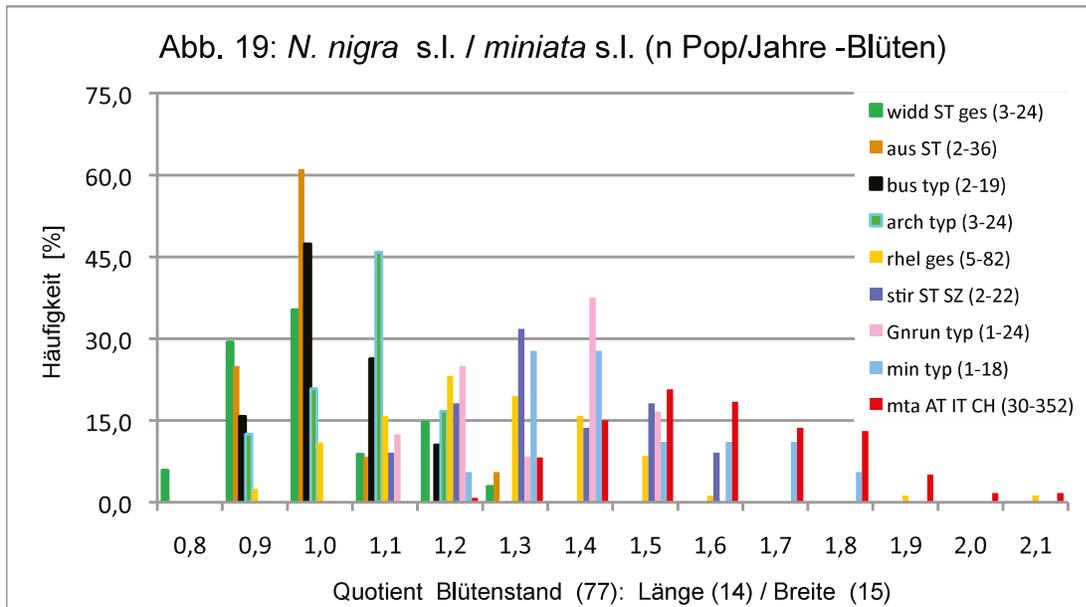


Abb. 19: Die Verteilungen der Blütenstandsquotienten folgt gut einer Normalverteilung. Taxa mit breiteren und kürzeren Blütenständen (*N. archiducis-joannis*, *N. nigra* subsp. *austriaca*, *N. buschmanniae*, *N. widderi*) haben ihr Maximum bei ca. 1,0, alle anderen bei ca. 1,3-1,5.

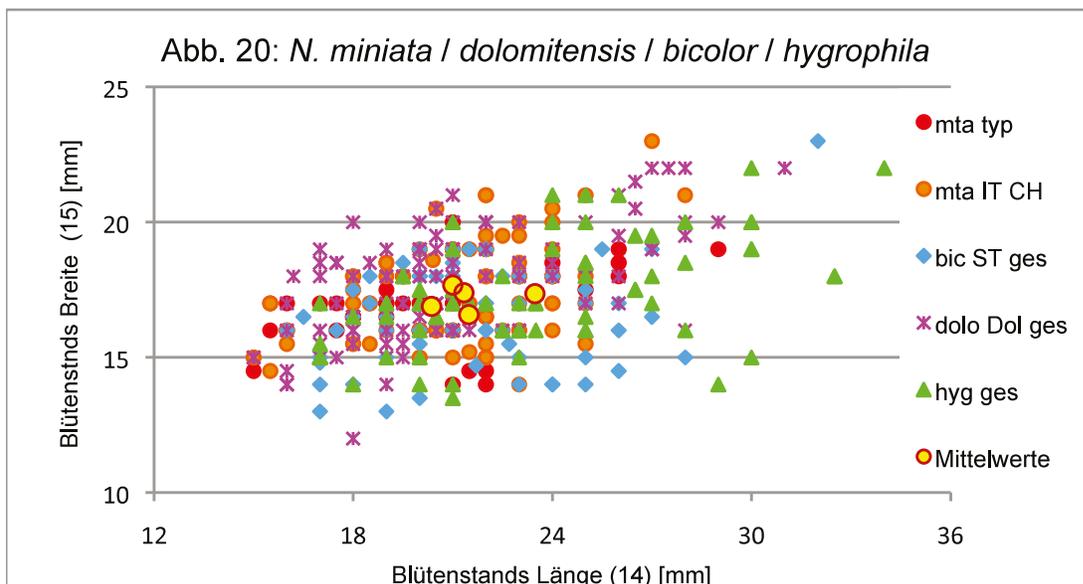


Abb. 20: Die Blütenstandsmaße von *N. miniata* s.str., *N. bicolor*, *N. miniata* var. *dolomitensis*, *N. hygrophila* streuen stark und überlappen ziemlich vollständig. Eine Verschiebung zu kürzeren Blütenständen ist bei *N. hygrophila* vom Pordoijoch ist nicht erkennbar.

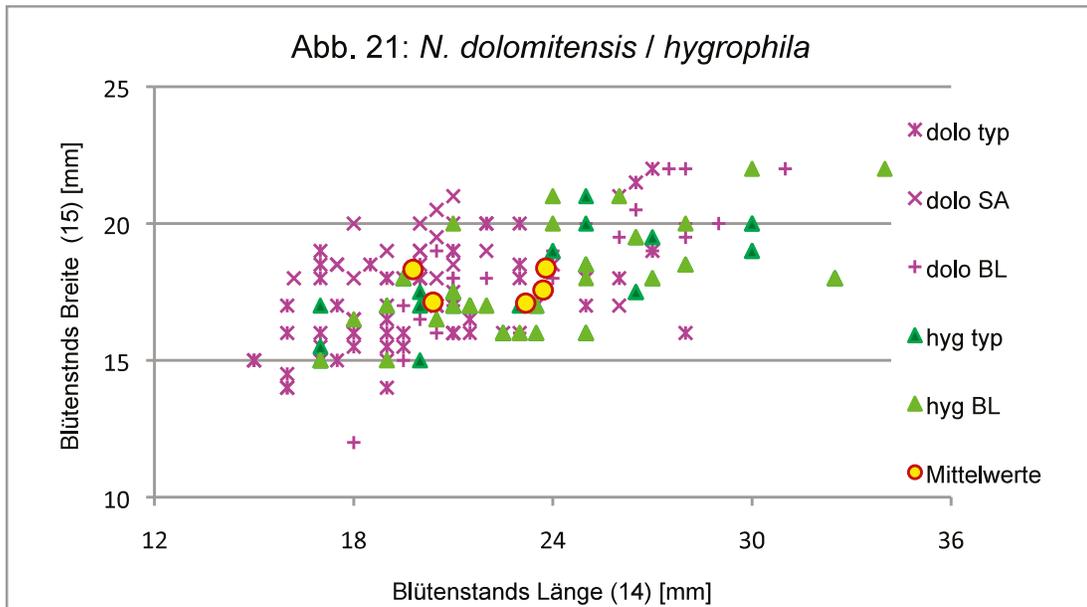


Abb. 21: Wie oben in Abb.20 streuen die Blütenstandsmaße auch der Teilpopulationen von *N. miniata*. var. *dolomitensis* und *N. hygrophila* stark und überlappen ziemlich vollständig.

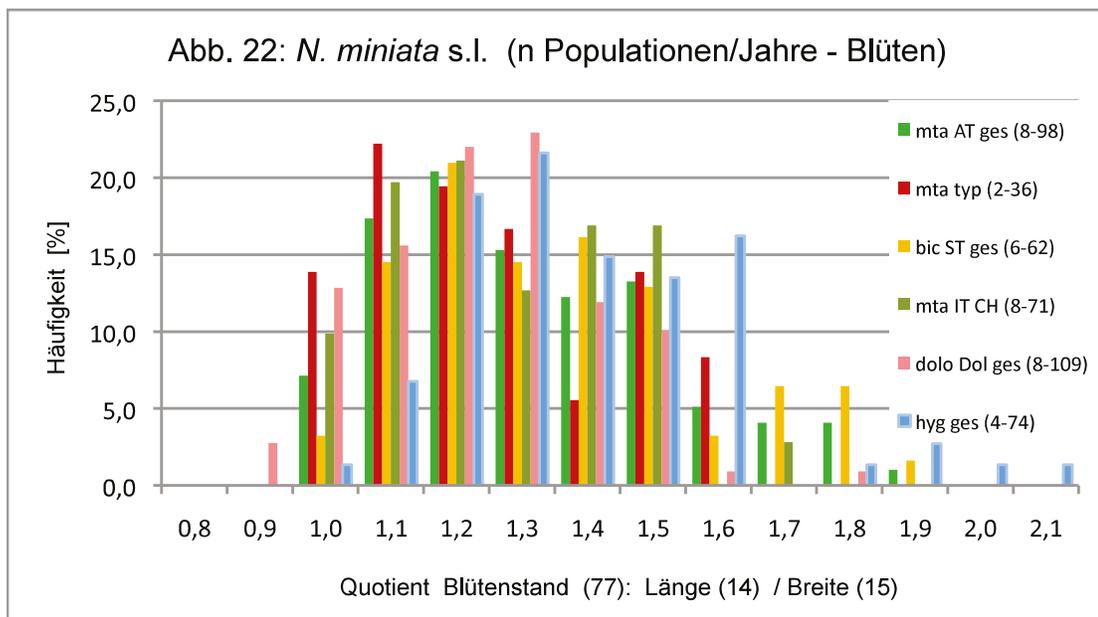


Abb. 22: Die Quotienten der Blütenstandsmaße von *N. miniata* s.str., *N. bicolor*, *N. miniata*. var. *dolomitensis*, *N. hygrophila* überlappen stark, sie folgen einer links etwas steileren Normalverteilungskurve. Eine klare Differenzierung ist nicht erkennbar.

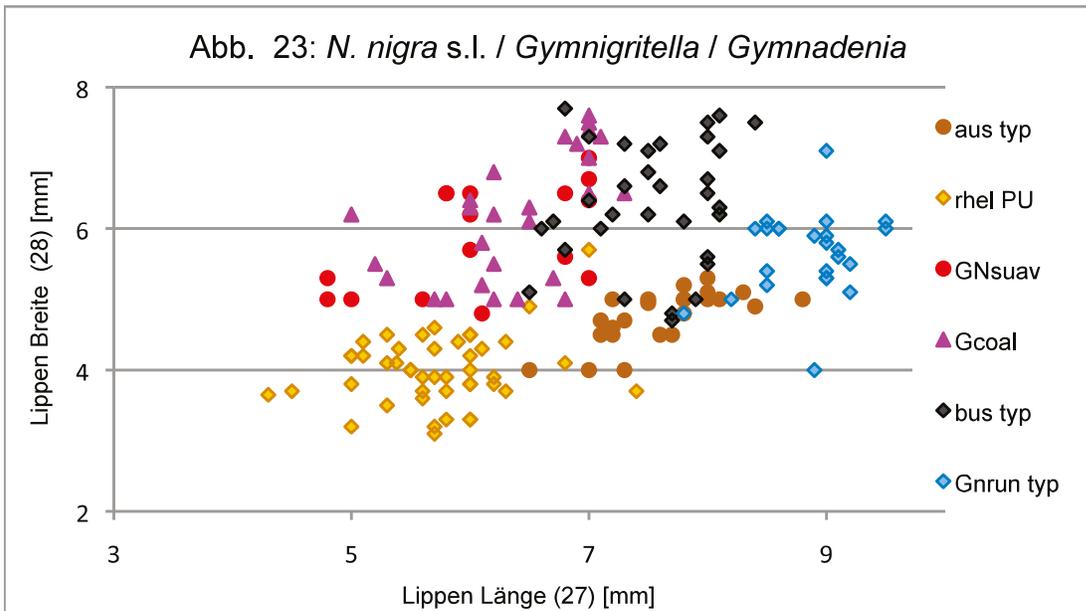


Abb. 23: Die Lippenmaße der hybridogenen Taxa *Gymnigritella runei* und \times *Gymn. suaveolens* liegen nicht intermediär. *Gymnigritella runei* und *N. buschmanniae* besitzen die größten Lippen.

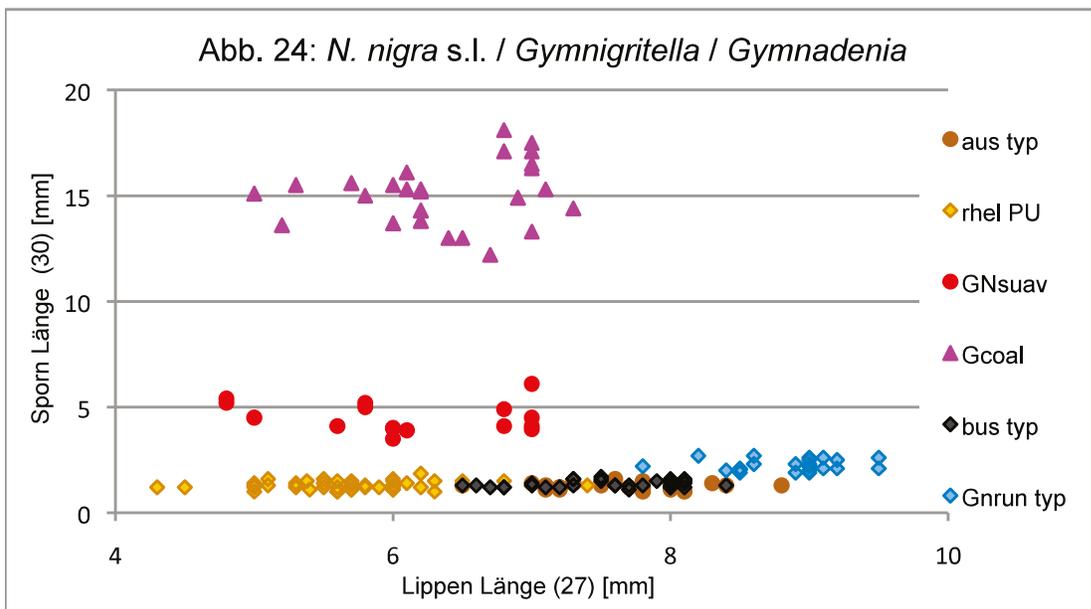


Abb. 24: In der Spornlänge unterscheiden sich die hybridogenen Taxa *Gymnigritella runei* schwach und \times *Gymn. suaveolens* deutlich von *N. rhellicani*, auch von *N. nigra* subsp. *austriaca*, sie ist aber wesentlich kürzer als bei *Gymnadenia conopsea*.

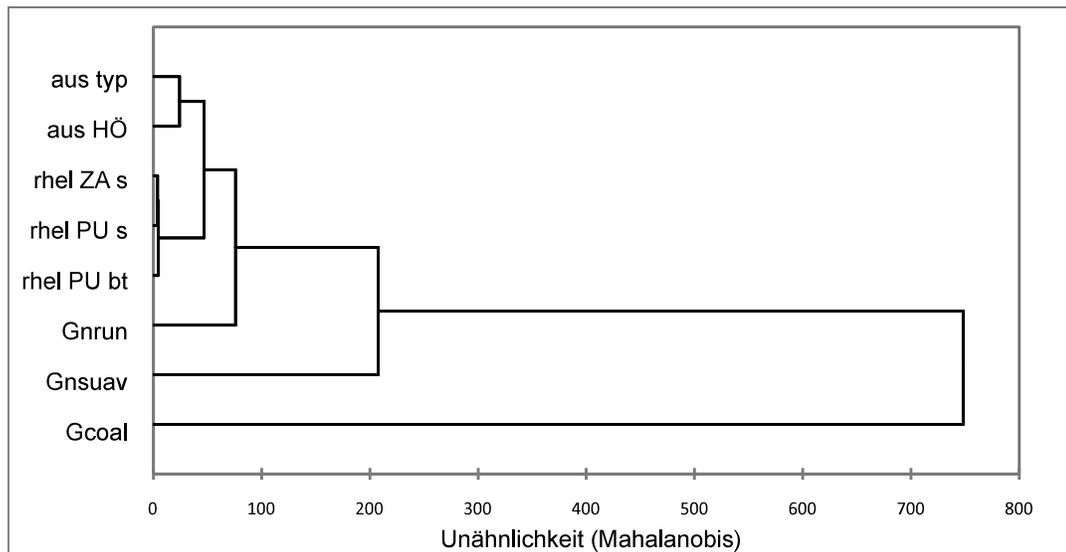
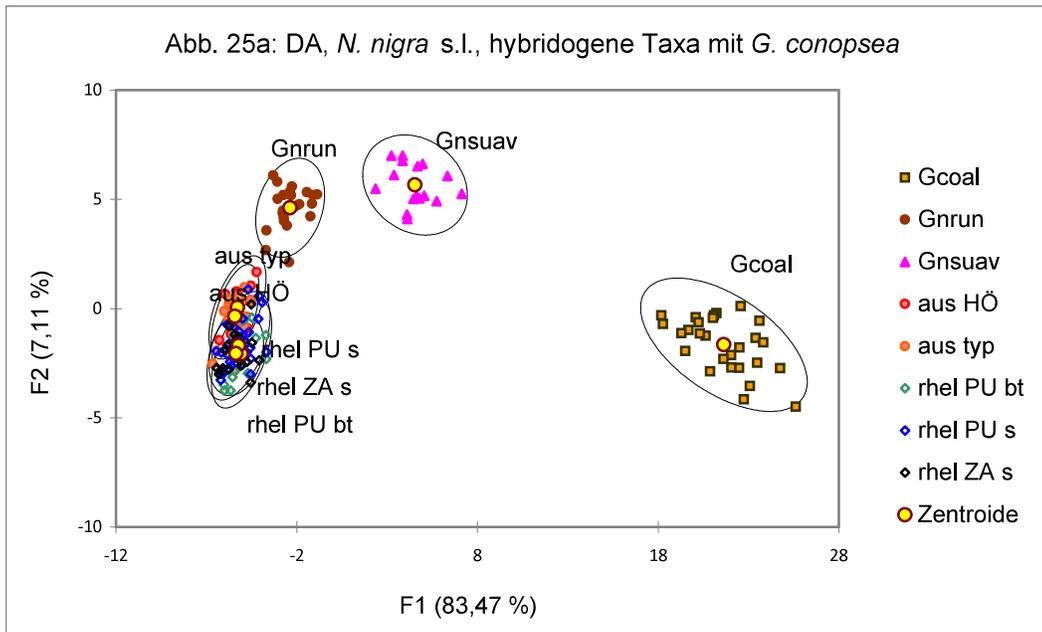


Abb. 25a, b: Diskriminanzanalyse und Dendrogramm (Mahalanobis Abstände). *N. nigra* subsp. *austriaca* und *N. rhellicani* setzen sich deutlich von *G. conopsea* ab. *Gymnigritella xsuaveolens* nimmt eine Mittelposition ein mit etwas größerer Affinität zu *Nigritella*. *Gymnigritella runei* nimmt ebenfalls eine klare Eigenposition ein, steht *Nigritella* jedoch deutlich näher. *N. nigra* subsp. *austriaca* und *N. rhellicani* sind morphologisch auf niedrigem Niveau erkennbar getrennt; dunkel- und hell-/buntblütige *N. rhellicani* vom Pufatsch unterscheiden sich blütenmorphologisch praktisch nicht.

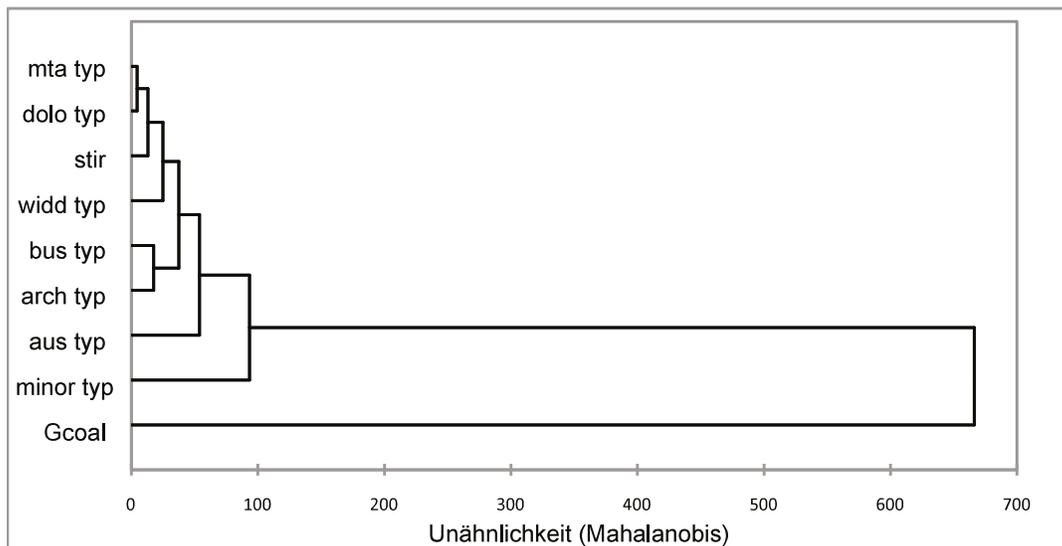
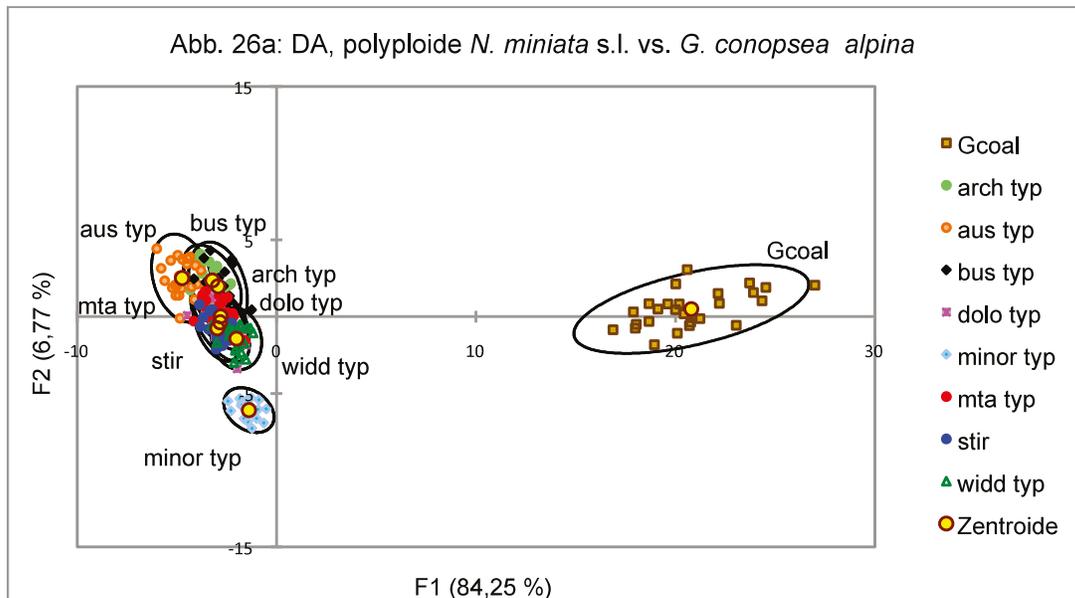


Abb. 26a,b: Diskriminanzanalyse und Dendrogramm (Mahalanobis Abstände). Die multivariate Analyse der biometrischen Blütendaten unterscheidet sehr deutlich zwischen den Gattungen *Gymnadenia* und *Nigritella*. Innerhalb der ostalpinen polyploiden Taxa, meist aus terra typica, fallen die Unterschiede wesentlich geringer aus. Auffallend ist das relativ deutliche Absetzen von *N. minor* von allen anderen polyploiden Taxa.

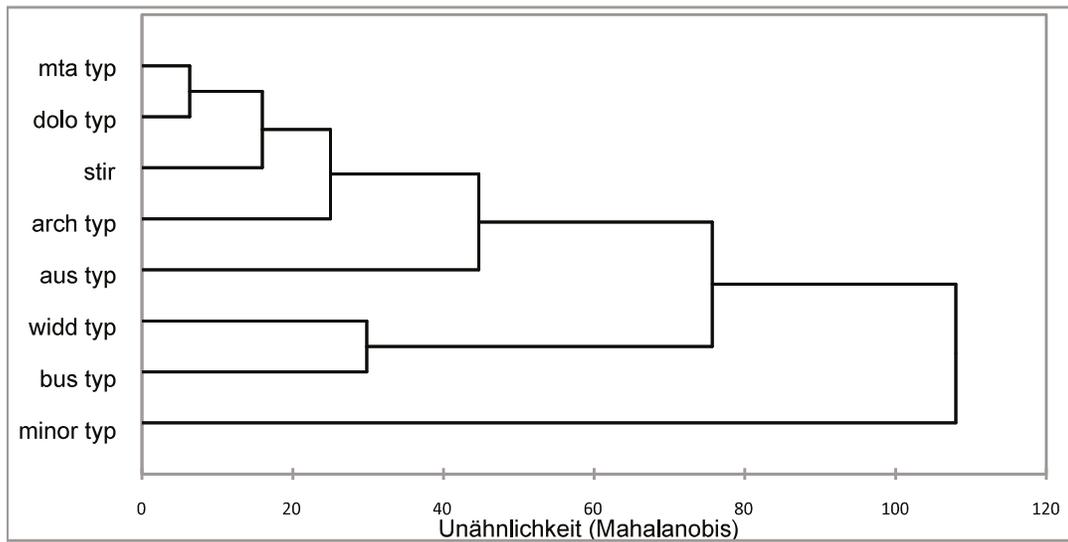
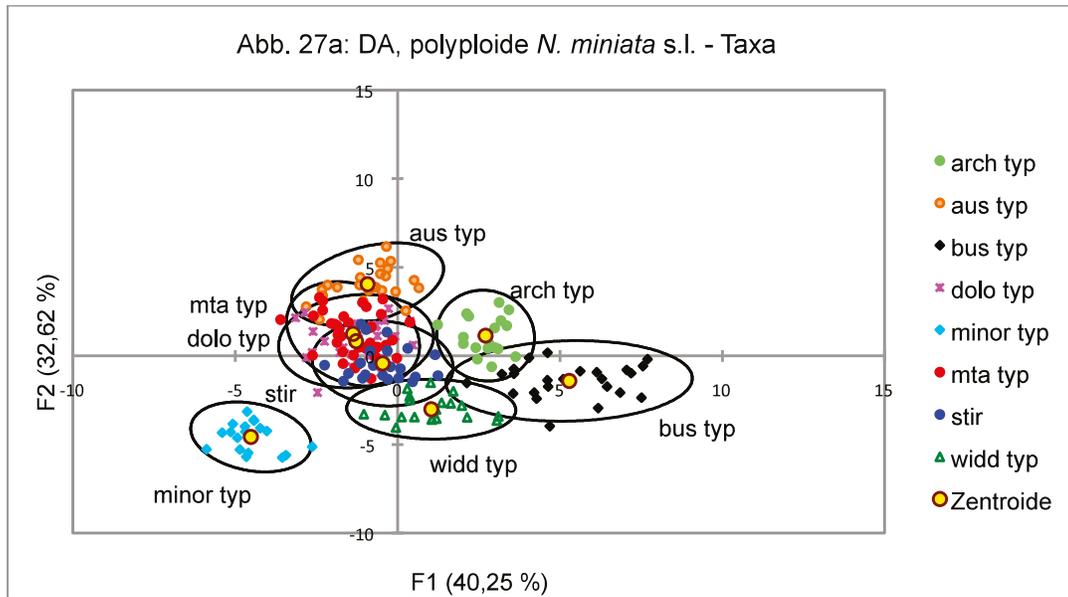


Abb. 27a,b: Diskriminanzanalyse und Dendrogramm (Mahalanobis Abstände). Bei Fehlen einer externen Vergleichsgruppe wird die Diskriminanz innerhalb der ostalpinen polyploiden Taxa besser sichtbar. Während neben *N. minor* auch *N. archiducis-joannis*, *N. buschmanniae*, *N. widderi* und *N. nigra* subsp. *austriaca* sich erkennbar von *N. miniata* s.l. absetzen, sind die morphologischen Unähnlichkeiten zwischen *N. miniata* s.str., *N. miniata* subsp. *stiriaca* und *N. miniata* var. *dolomitensis* nur sehr schwach ausgeprägt.

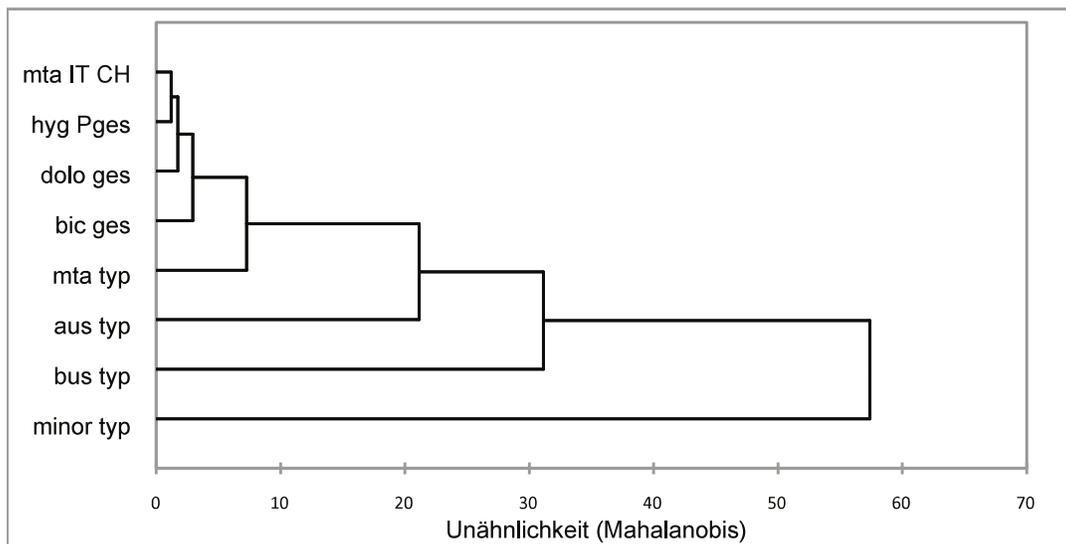
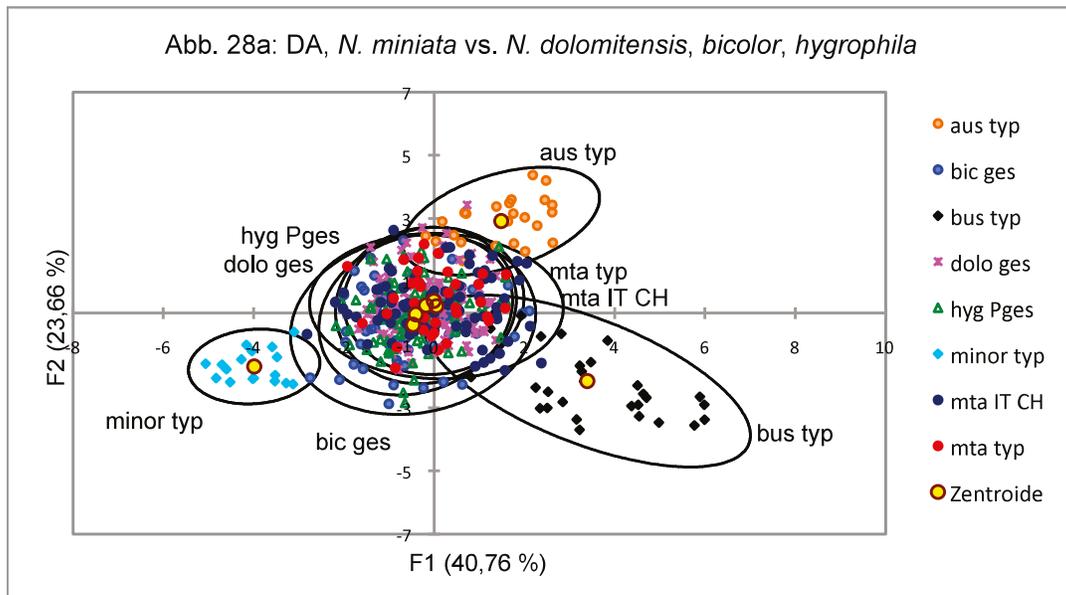


Abb. 28 a, b: Diskriminanzanalyse und Dendrogramm (Mahalanobis Abstände). Innerhalb der Gruppe von *N. miniata* s.l. setzen sich *N. miniata* var. *dolomitensis*, *N. bicolor* (aus drei Provenienzen in der Steiermark) und *N. hygrophila* (beidseits des Pordoiyojchs) nicht von typischer *N. miniata* s.str. vom Wiener Schneeberg ab. *N. miniata* von vier Provenienzen in Trentino-Südtirol und Lombardei sowie zwei Provenienzen in der Schweiz gesellt sich klar dazu.

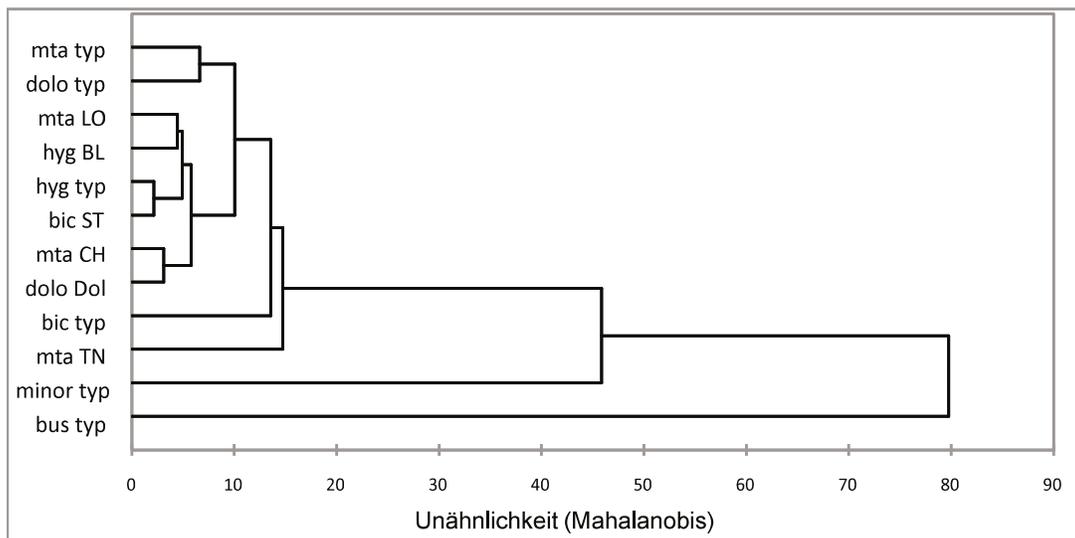
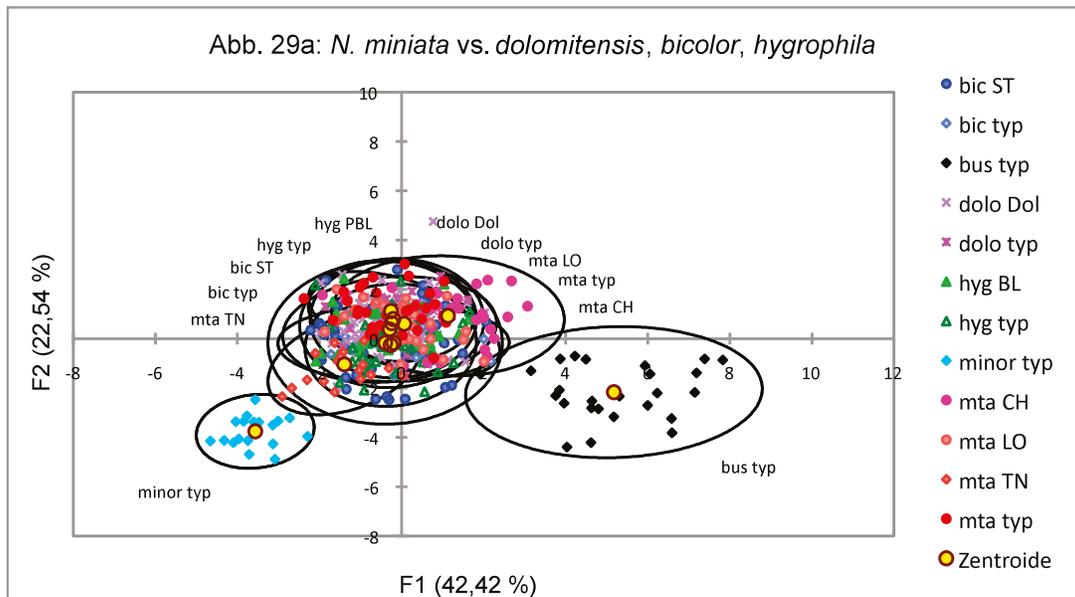


Abb. 29a,b Diskriminanzanalyse und Dendrogramm (Mahalanobis Abstände). Detaillierte multivariate Analysen der einzelnen Typus-Populationen von *N. miniata*, *N. bicolor*, *N. miniata*. var. *dolomitensis*, *N. hygrophila* gruppieren diese mit Vergleichsmustern der diesen Sippen zugeordneten Populationen anderer Provenienzen. Eine gerichtete Differenzierung ist in dieser Gruppe nicht erkennbar. *N. buschmanniae* und *N. minor* hingegen setzen sich wiederum deutlich ab.

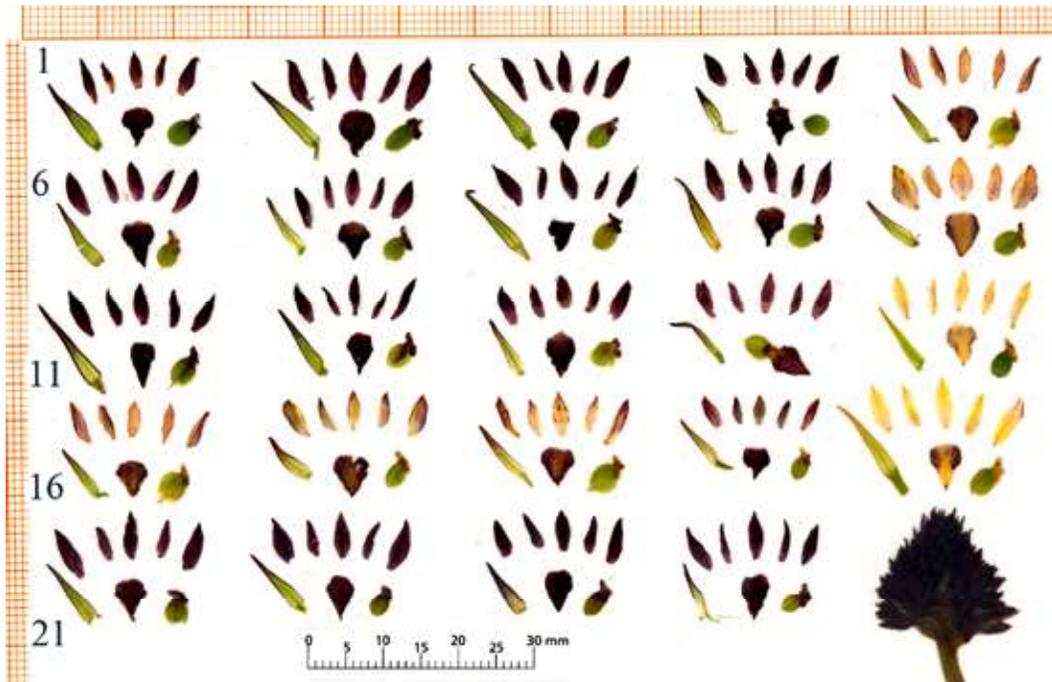


Abb. 30: *Nigritella rhellicani*, Südtirol. Fig. 1-20, 25: Pufplatsch, 11.07.2012, Lo 12.193, Nrhel25-25a. Fig. 21-24: Knuttenalm, 19.07.2012, Lo 12.211-212, Nrhel10.

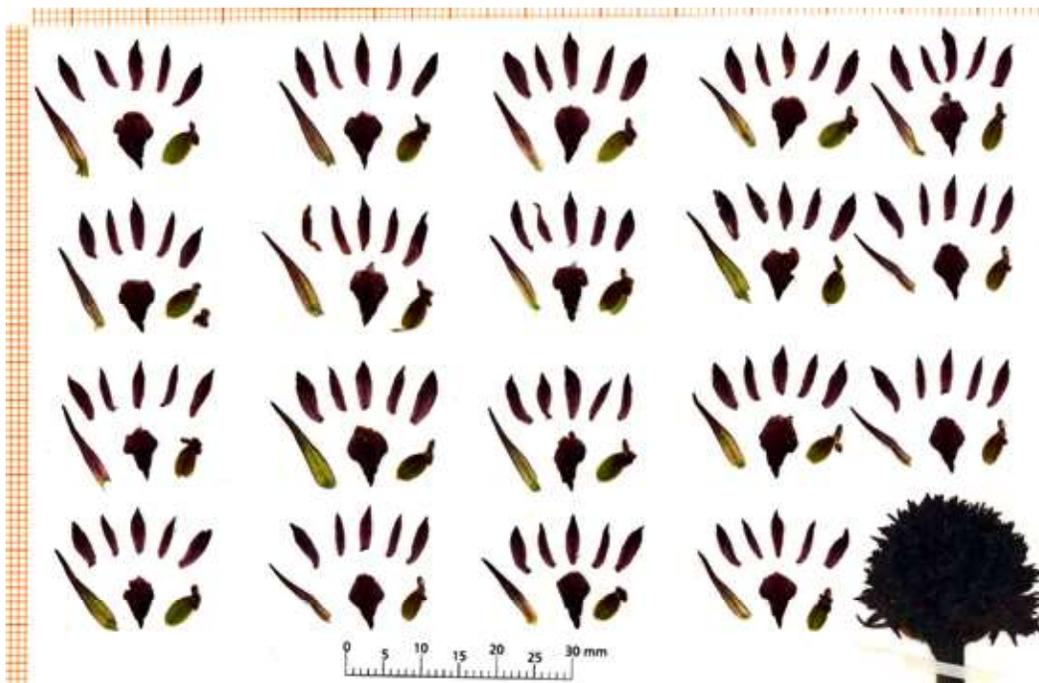


Abb. 31: *Nigritella nigra* subsp. *austriaca*, Steiermark, Trenchtling, Locus classicus, 29.06.2012, Lo 12.165b, Naus01-01a. Lippe sichtbar größer als bei *N. rhellicani*.

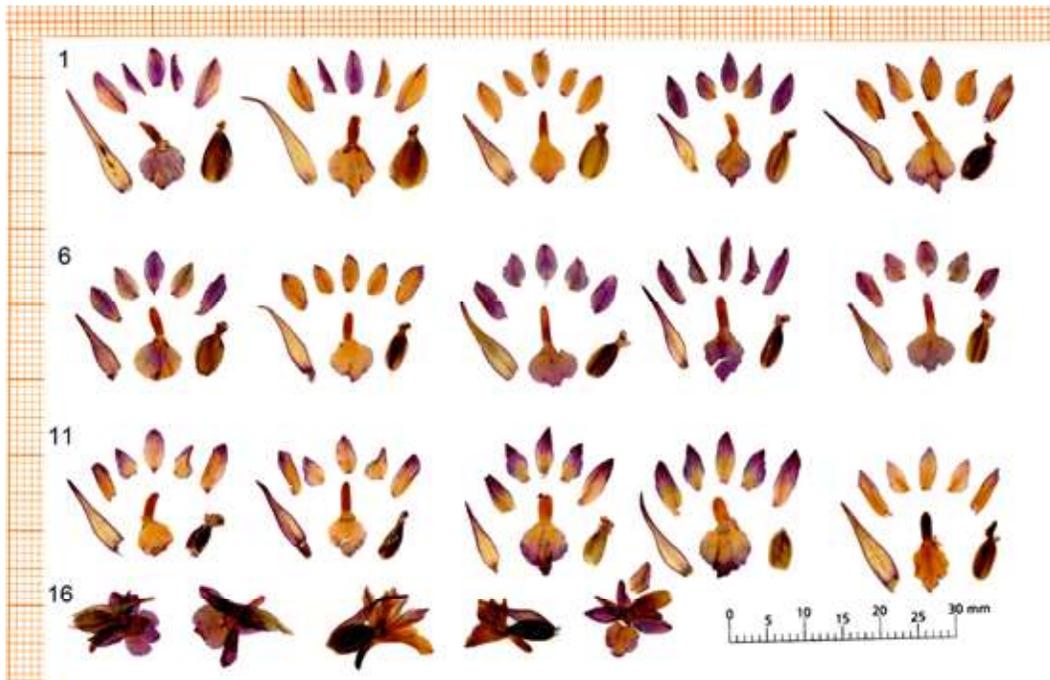


Abb. 32: *Gymnigritella suaveolens*, Südtirol, Lungiarü, Kreuzjoch. Fig. 1-7, 16-20: 01.07.2003, Lo 03.238, Gnsuav03; fig. 8-10: 08.07.2009; fig. 11-15: 14.07.1998, Lo 98.422.



Abb. 33: *Gymnigritella runei*, Schweden, Västerbotten, Rödingsnäset, Terra typica, 18.07.2008, Lo 98.245e, Gngrun 01-01a.

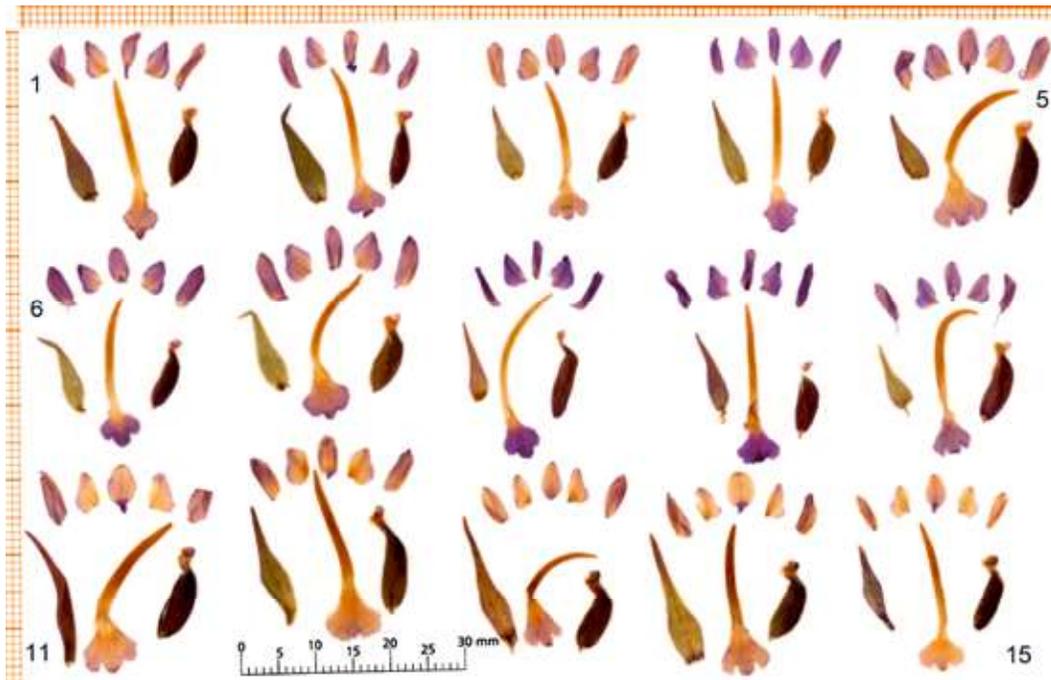


Abb. 34: *Gymnadenia conopsea* var. *alpina*, Südtirol, Lungiarü, Kreuzjoch. Fig. 1-10: 19.07.2006, Lo 06.243, Gcoal03; fig. 11-15: 01.07.2003, Lo 03.238, Gcoal02.



Abb. 35: *Nigritella archiducis-joannis*, Steiermark., Tauplitzalm, Traweng, 29.06.2003, Lo 03.235, Narch01; fig. 8-12: Lawinenstein, 26.06.2003, Narch03; fig. 20-23: 12.07.2011, Lo 11.229, Narch 01a.

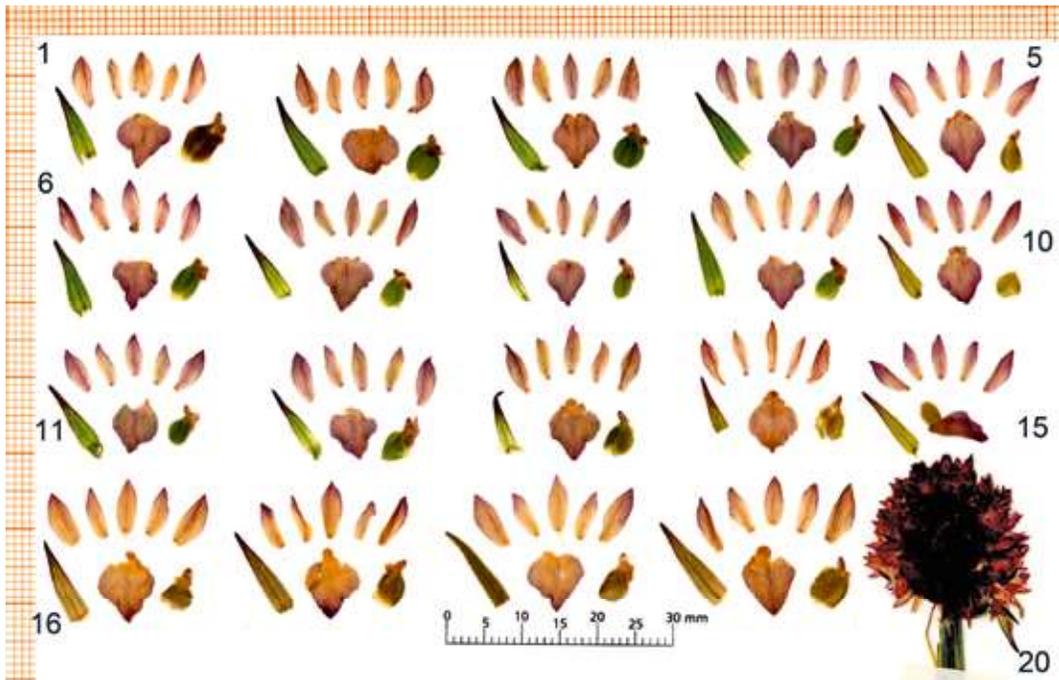


Abb. 36: *Nigritella buschmanniae*, Brenta, Le Crosette, Locus classicus 15.07.2012, Lo 12.201 (fig. 5, 10, 14, 15: 01.08.2009, Lo 09.339, Nbusch03; fig. 16-18: 15.07.1998, Lo 98.425, Nbusch01).

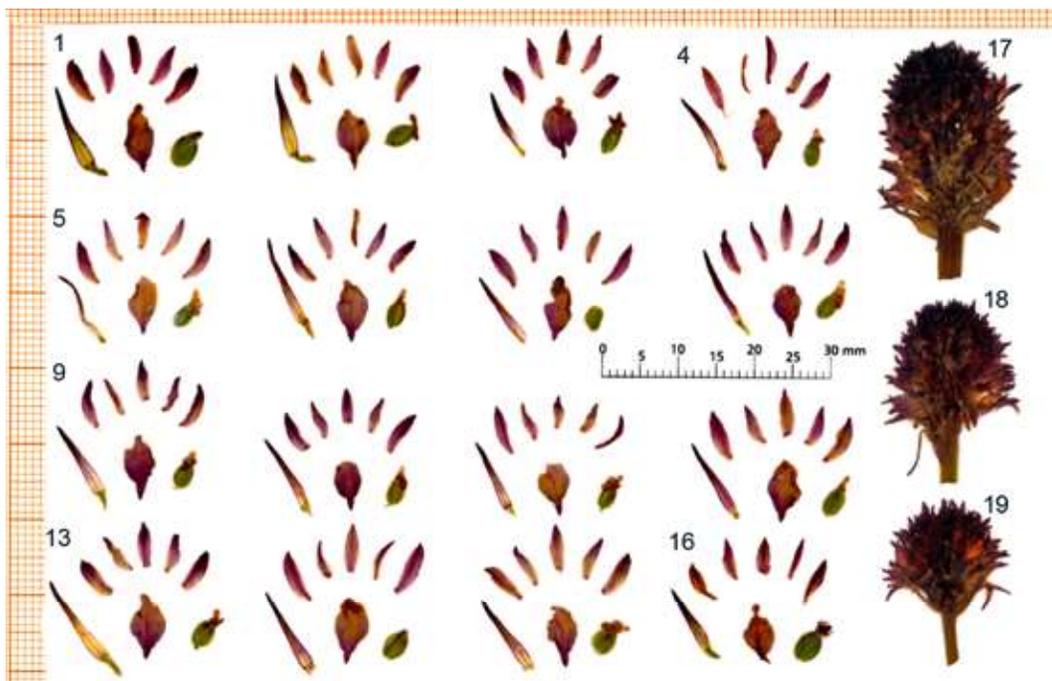


Abb. 37: *Nigritella miniata* subsp. *miniata* var. *miniata*, Niederösterreich, Wiener Schneeberg, Terra epitypica, 09.07.2011, Lo 11.223-225, Nrubr02, 02a.

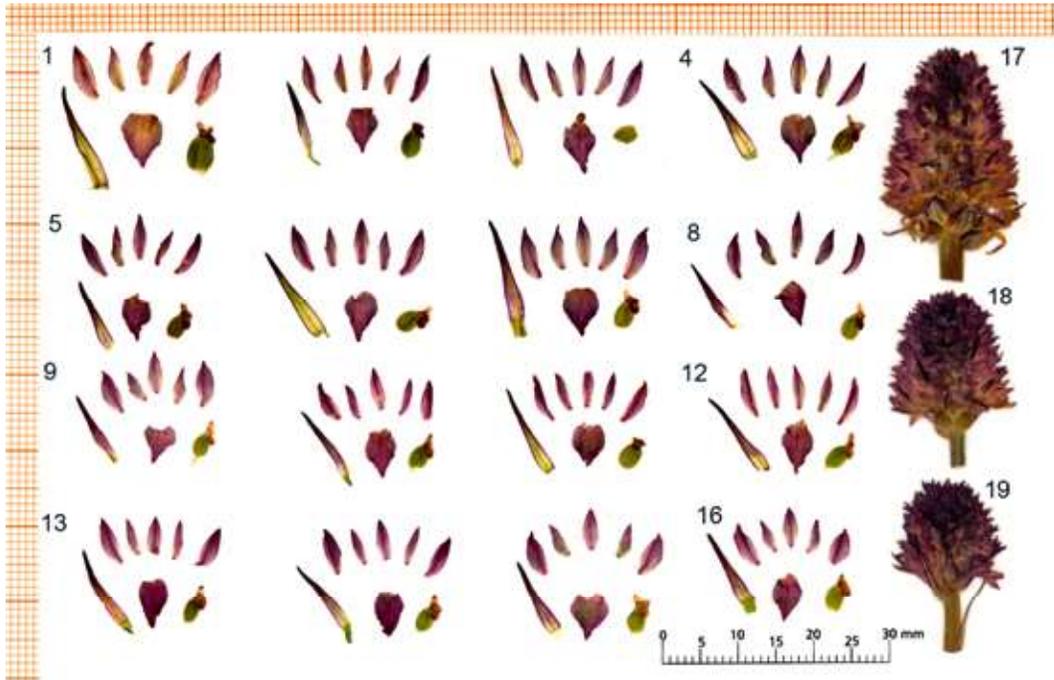


Abb. 38: *Nigritella miniata*, Steiermark. Fig. 1-8; Trenchtling (*T. typica* *N. bicolor*), 29.06.2012, Lo 12.165, Nrubr21; fig. 9-17: Höchststein, 01.07.2012, Lo 12.168, Nrubr13.

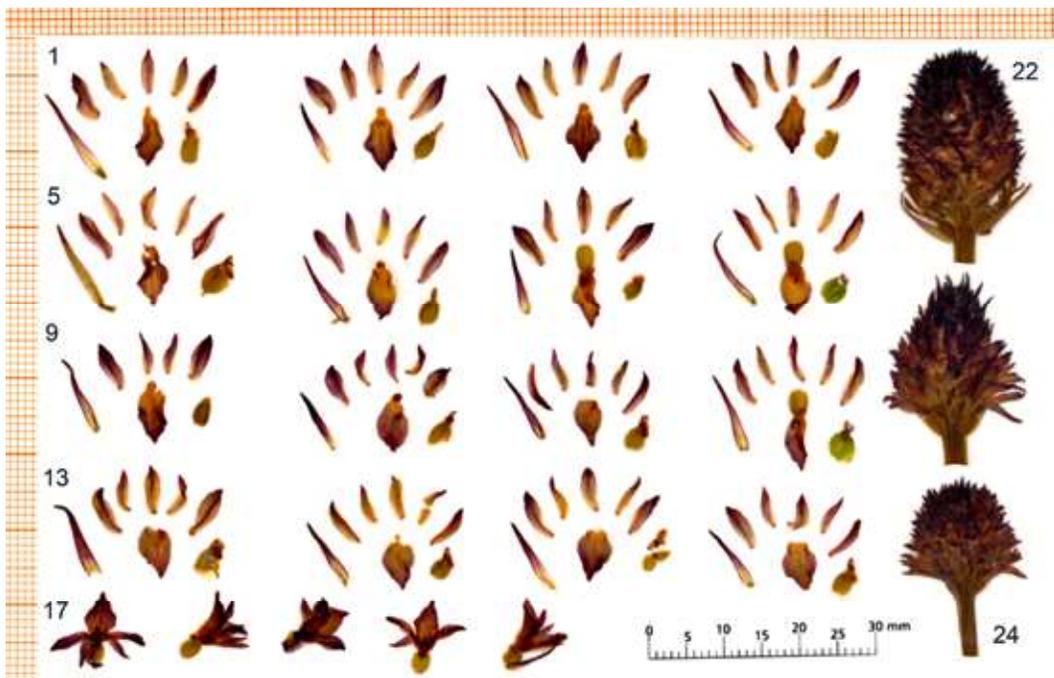
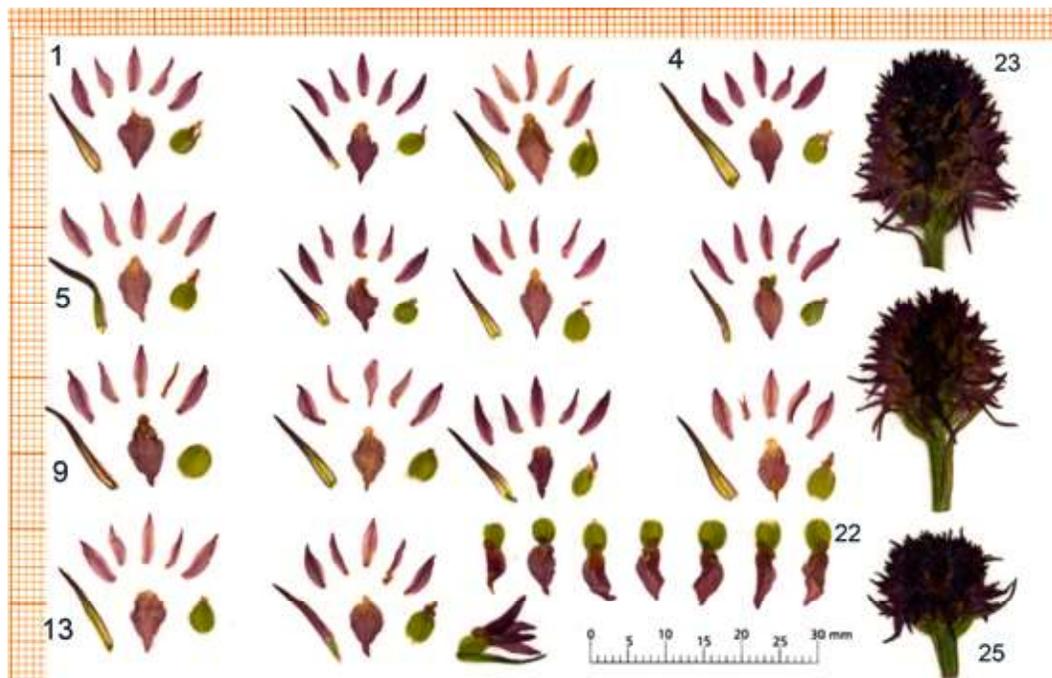


Abb. 39: *Nigritella miniata*, Lombardei, Veltlin, Val Fraelle. Fig. 1-5: 02.07.1995, Lo 95.368, Nrubr40; fig. 6-24: 07.07.2004, Lo 04.168-169, Nrubr41.



Abb. 40: *Nigritella miniata*, Schweiz. Fig. 1-8: Tessin, Lukmanierpass, 05.07.2004, Lo 04.160-161, Nrubr55; fig. 9-12: Graubünden, Bernina, 06.07.2004, Lo 04.165, Nrubr50; fig. 13-21: Bernina, Lo 11.193.194, Nrubr51.



bb. 41: *Nigritella miniata* var. *dolomitensis*, Südtirol, Fanes, Col Bechei, Locus classicus, 14.07.2011, Lo 11.237, Ndolo05, 05a.

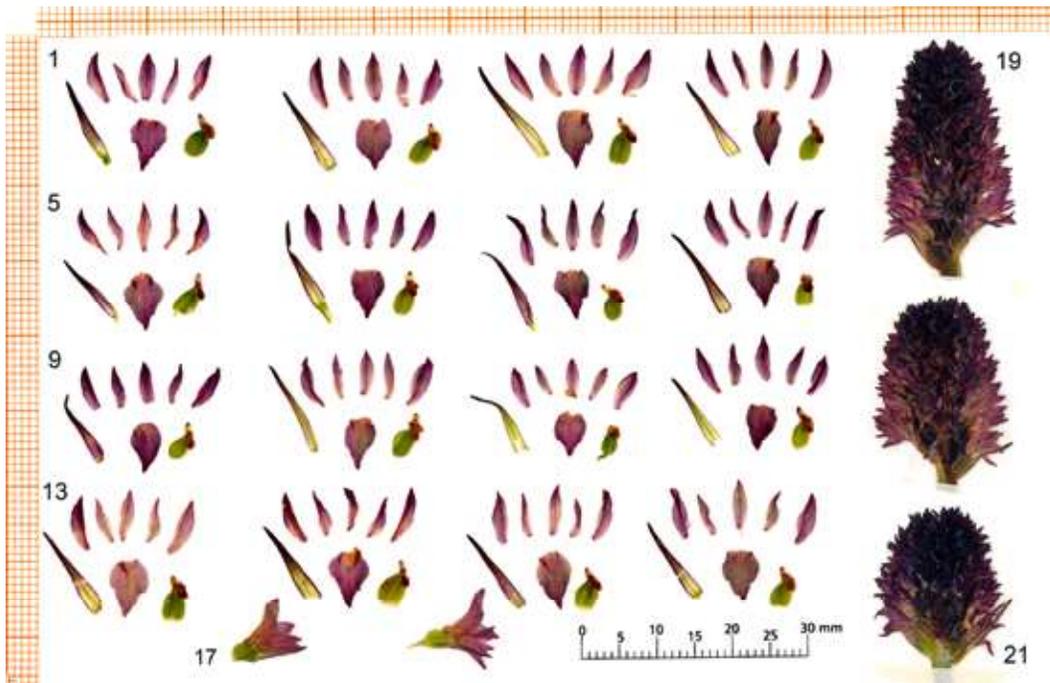


Abb. 42: *Nigritella miniata* var. *dolomitensis* (Syn.: *N. hygrophila*), Pordoijoch (TN/BL), 05.07.2012., Fig 1-12: Lo 12.177, Ndolo49, Locus classicus; fig. 13-21 Lo 12.177, Ndolo53.



Abb. 43: *Nigritella miniata* var. *dolomitensis*. Fig. 1-8: Seiseralm, Rosszähne, 18.07.2012, Lo 12.206c, dolo23; fig. 9-23: Belluno, Valparola, 04.07.2012, Lo 12.174, Ndolo30.

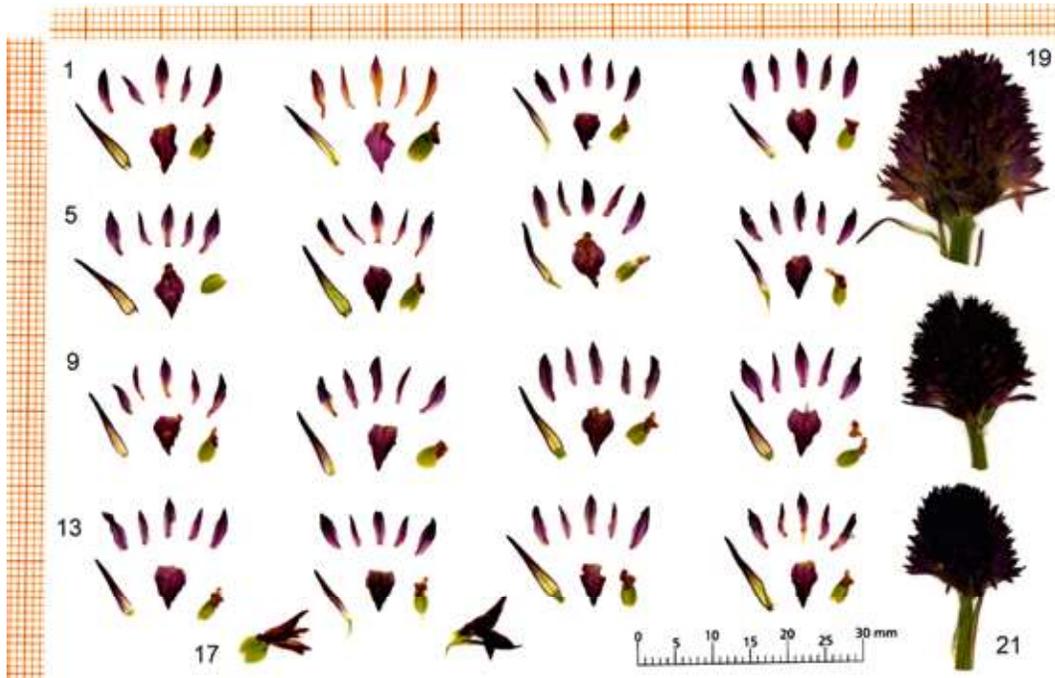


Abb. 44: *Nigritella miniata* var. *miniata*, Trentino, M. Pasubio, Sella dei Campiluzzi, Nrubr60-60a, 07.07.2012, leg. GP.

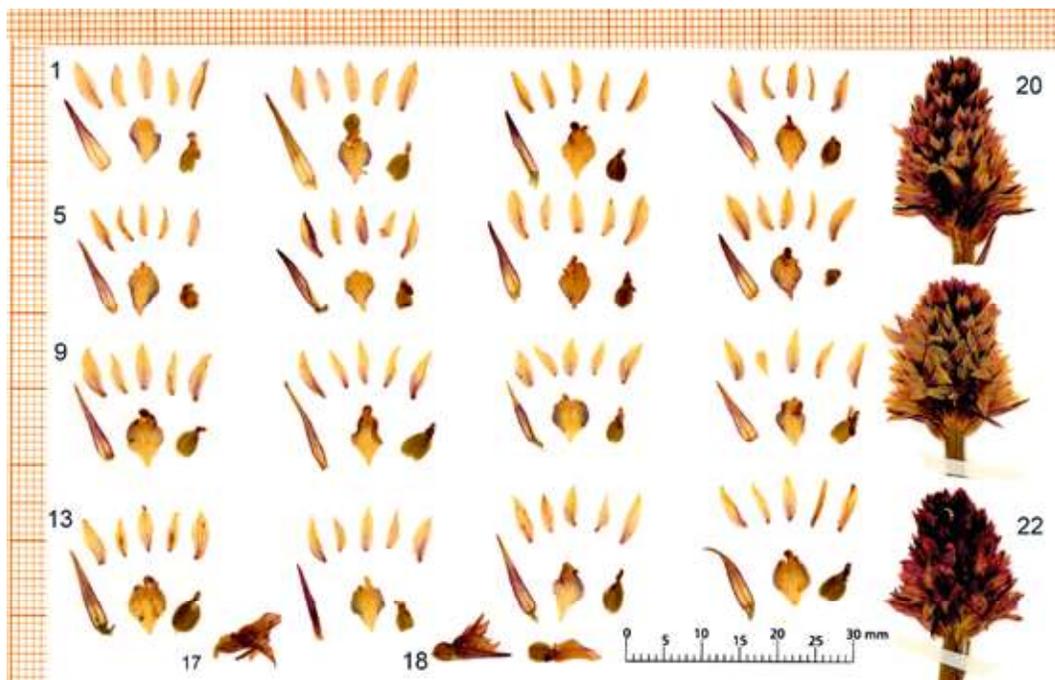


Abb. 45: *Nigritella miniata* subsp. *stiriaca*. Fig. 1-8, 17-22: Salzburg, Schafberg, 30.06.2004, Lo 04.157, Nstir05; fig. 9-16: Steiermark, Teichalm, 27.06.2004, Lo 04.1652, Nstir01.

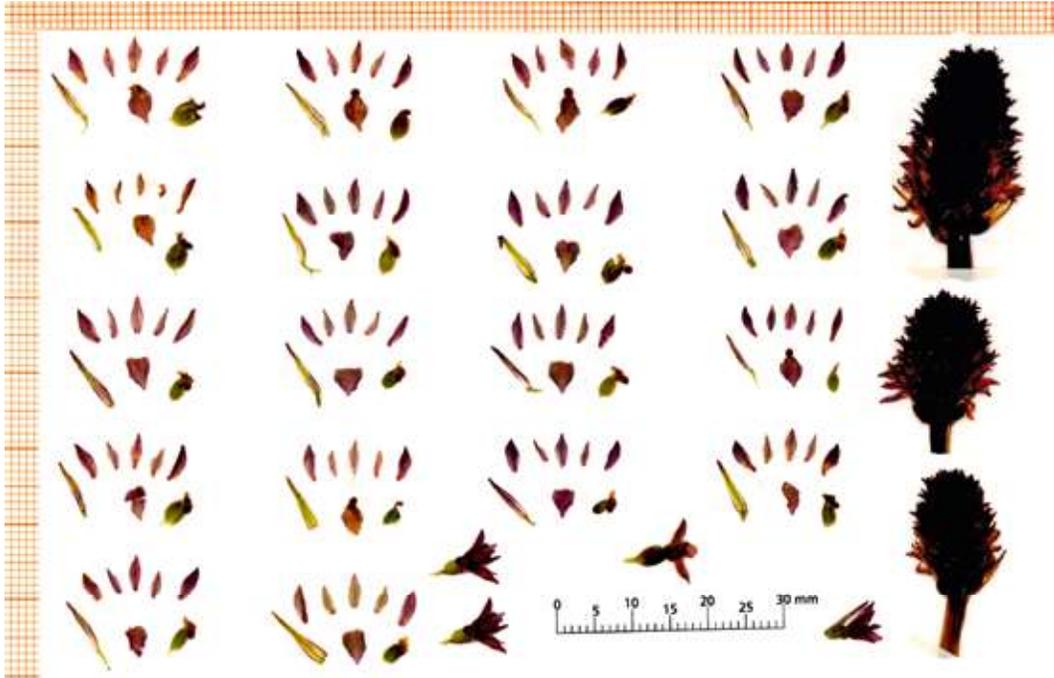


Abb. 46: *Nigritella minor*, Steiermark, Tragöß, Trenchtling, Edelweißboden, Locus classicus, 29.06.2012, Lo 12.165, Nminor01, 01a.

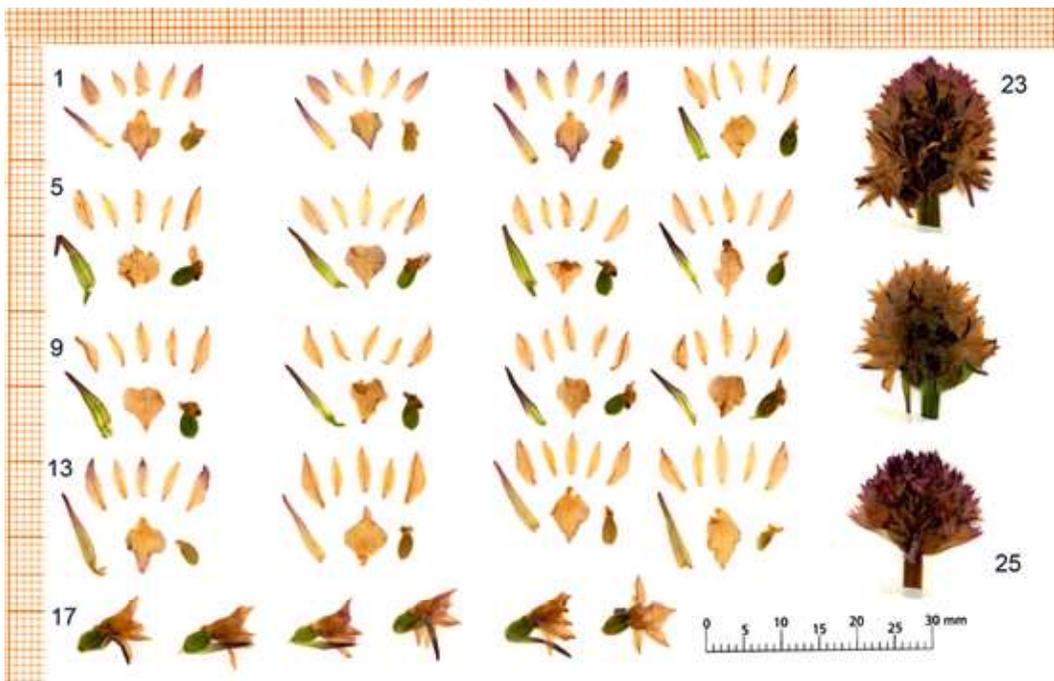


Abb. 47: *Nigritella widderi*, Steiermark. Fig. 1-12, 17-23, 25: Trenchtling, Edelweißboden, Locus classicus, 29.06.2012, Lo 12.165, Nwidd01-02; fig. 9-12: Höchststein, 26.06.2004, Lo 04.149, Nwidd05.



Abb. 48: *Nigritella rhellicani*, Südtirol. Fig. a-b: Rein i.T., Knuttenalm-Ochsenlenke, 19.07.2011, Lo 12.211; fig. c-d; Pufflatsch, 17.07.2006, Lo 06.232; fig. e: Pufflatsch, 11.07.2012, Lo 12.193; fig. f: Pufflatsch, 15.07.2011, Lo 11.242. Fot. RL.



Abb. 49: *Nigritella nigra* subsp. *austriaca*, Steiermark. Fig. a-b: Tragöß, Trenchtling, 29.06.2012, Lo 12.165; c-d: Trenchtling, 29.06.2004, Lo 04.156; fig e, f: Aflenz, Höchststein, 08.70.2004, Lo 04.171. Fot. RL. Blütenstand im knospenden Zustand auch länglich spitz (c).



Abb. 50: *Gymnadenia conopsea* var. *alpina*, fig. a: Südtirol, Lungiarü, 08.07.2009, Lo 09.265.
 ×*Gymnigritella suaveolens*, fig. b: Trentino, Castrinalm, 12.07.2009, Lo 09.277; fig. c: Pufletsch,
 28.06.2011, Lo 11.185; fig. d: Lungiarü, 08.07.2009, Lo 09.265.; fig. e: Lappach, 09.07.2009,
 Lo 09.266; fig. f: Nordtirol, Hahntennjoch, 16.07.2010, Lo 10.201, Fot. RL.



Abb. 51, Fig. a-f: *Gymnigritella runei*, Zwergstrauchheide, Schweden, Västerbotten, Rödingsnäset, Terra typica, 18.07.2008, Lo 08.245e, Fot. RL, Stängel oben wie Blüten auffallend rostrot bis bronzefarben; Rostellum leicht über Anthere ragend.



Abb. 52, Fig. a-f: *Nigritella archiducis-joannis*, Steiermark, Tauplitzalm, Traweng, 12.07.2011, Lo 11.229, Terra typica. Blüten charakteristisch fleisch-lilafarben, leicht fleckig gefärbt, Spitze etwas dunkler.
Fot. RL.



Abb. 53: *Nigritella buschmanniae*, Trentino, Brenta, Fig. a, b: 21.07.2011, Fot. GP; fig. c-f: 01.08.2009, Lo 09.339, fot. GP (e,f), RL (c,d). Lippen nur schwach sattelförmig verengt, bis auf $\frac{3}{4}$ der Länge röhrenartig eingerollt, Tepalen von der Spitze zur Basis aufhellend.



Abb. 54: *Nigritella miniata* s.str., Niederösterreich, Wiener Schneeberg, Fig. a, b, d: 09.07.2011, Lo 11.224-225; fig. c: 28.6.2004, Lo 04154; fig. e, f: 9.7.2004, Lo 04.172. Fot. RL. Lippe vorwiegend basal geschlossen, teils untere bis mittlere \pm geöffnet (fig. e).



Abb. 55: *Nigritella miniata*, Steiermark. Fig. a, e: Höchstein, 08.07.2004, Lo 04.171; d: Höchstein, 01.07.2012, Lo 12.168; fig. b, c: Trenchtling (Terra typica Syn.: *N. bicolor*), 29.06.2012, Lo 12.165; fig. f: Tauplitzalm, 27.06.2003, Lo 03.231. Fot. RL. Untere Blüten meist aufgeheilt, Lippen öfters geöffnet.



Abb. 56: *Nigritella miniata*, Trentino. Fig. a-d: M. Pasubio, 07.07.2012, Fot. GP; fig. e: M. Baldo (terra lectotypica), 28.06.2008, Fot. GP; fig. f: Brenta, 01.08.2009, Lo 09.339, Fot. RL. Am Dolomiten-Südrand überwiegt var. *miniata* mit zunehmend geschlossener Lippe.



Abb. 57: *Nigritella miniata*, Lombardei, Veltlin, Val Fraelle. Fig. a, e: 02.07.2001, Lo 11.198; fig. b, c, d, f: 07.07.2004, Lo 04.169. Fot. RL. Lippe häufig geschlossen (fig. d, e), öfters auch breit ausladend geöffnet (fig. d).



Abb. 58: *Nigritella miniata*, Schweiz. Fig. a, c: Tessin, Lukmanierpass, 01.07.2004, Lo 04.161; fig. b, d-f: Graubünden, Bernina, b, d, e: 06.07.2004, Lo 04.165-166; f: 01.07.2011, Lo 11.193. Fot. RL. Blütenlippe variiert von geschlossen (c) bis geöffnet (f).



Abb. 59: *Nigritella miniata* var. *dolomitensis*, Südtirol, Fanes, Col Bechei, Locus classicus. Fig. a, f: 14.07.2011, Lo 11.237, fig. b, c, d: 21.07.2004, Lo 04.219; fig. e: 20.07.2006, Lo 06.246d. Fot. RL. Blütenlippe ist nach dem Aufblühen meist weit geöffnet.



Abb. 60: *Nigritella miniata* var. *dolomitensis*. Fig. a, b, f.: Veneto, Belluno, Valparola, 04.07.2012, Lo 12.174; fig. c-e: Südtirol, c, d: Seiseralp 28.06.2011, Lo 11.183b; fig. e: Sellajoch, 15.07.2004, Lo 04.190. Fot. RL. Lippenöffnung variiert stark (fig. c, d vs. f).



Abb. 61: *Nigritella miniata* var. *dolomitensis* vs. var. *miniata* (Loc. classicus von Syn.: *N. hygrophila*), Trentino, Pordoijoch, Fig. a, b: 10.07.2011, Fot. GP; fig. c-f: 05.07.2012, Lo 12.177, Fot. RL. Die Pflanzen stehen oberhalb des Bächleins, nicht im Feuchten (fig. a)!



Abb. 62: *Nigritella miniata* subsp. *stiriaca*, Salzburg, St. Wolfgang, Schafberg. Fig. a-c, e- f: Lo 04.157, 30.06.2004; fig. 60d: 25.06.2004, Lo 04.148. Die Blüten sind am Grunde intensiver gefärbt und hellen nach außen auf. Fot. RL.



Abb. 63 a-f: *Nigritella minor*, Steiermark, Trenchtling, Locus classicus, 29.06.2012, Lo 12.165, Fot. RL. Der schmale Blütenstand besitzt ein relativ glattes Profil, die Blütenfärbung ist weniger bläustichig als bei *N. miniata*.



Abb. 64: *Nigritella widderi*, Steiermark, Aflenz, H6chstein. Fig. a, b, d, e: 08.07.2004, Lo 04.171; fig. c, f: 26.06.2004, Lo 04.149; Fot. RL. Das Rostellum steht seitlich gesehen deutlich 6ber das Antherenfach hinaus (fig. d).

