

PHYTON

ANNALES REI BOTANICAE

VOL. 33, FASC. 2

PAG. 179–322

16. 2. 1994

Phyton (Horn, Austria)	Vol. 33	Fasc. 2	179–209	Vorausabdruck 26. 7. 1993
------------------------	---------	---------	---------	------------------------------

Nigritella gabasiana spec. nova, *N. nigra* subsp. *iberica* subsp. nova (Orchidaceae-Orchideae) und deren Embryologie

Von

Herwig TEPPNER*) und Erich KLEIN**)

Mit 31 Abbildungen

Keywords: *Nigritella gabasiana* TEPPNER & KLEIN, *Nigritella nigra* (L.) RCHB. f. subsp. *iberica* TEPPNER & KLEIN, *Orchidaceae*. – Chromosome numbers. – Embryology, adventitious embryony, apomixis, nucellar embryony. – Morphology, taxonomy. – Flora of Europe.

Summary

TEPPNER H. & KLEIN E. 1993. *Nigritella gabasiana* spec. nova, *N. nigra* subsp. *iberica* subsp. nova (Orchidaceae-Orchideae) and their embryology. – *Phyton* (Horn, Austria) 33(2): 179–209, 31 figures. – German with English summary.

In the North of the Iberian peninsula two *Nigritella* species are occurring. *N. gabasiana* TEPPNER & KLEIN spec. nova is distributed in the Cantabrian mountains and in the Pyrenees. This species is characterized by dark browned flowers with a constricted lip and a faint odour as well as a *N. rhellicani*-like testa. *N. gabasiana* is diploid with $2n = 2x = 40$ and propagates sexually.

N. nigra subsp. *iberica* TEPPNER & KLEIN subsp. nova, only in the Pyrenees, has – like the other subspecies of *N. nigra* – dark redbrown flowers with wide open lips and

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

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

a strong chocolate-like odour as well as considerable elongated testa cells with less thickened and in the chalazal part of the seeds wavy anticlinal walls. In average the dimensions of the flower parts lie between those of *N. n.* subsp. *austriaca* and *N. n.* subsp. *nigra*. *N. n.* subsp. *iberica* is tetraploid with $2n = 4x = 80$ chromosomes and reproduces apomictically by adventitious embryos.

In both taxa populations with an additional small chromosome have been found. The embryology of both species is described in detail, especially the embryogeny of the sexual and the adventitious embryos are compared; the latter ones show a very irregular development which seems to be caused by imperfect polarization of the embryogenic cells.

Zusammenfassung

TEPPNER H. & KLEIN E. 1993. *Nigritella gabasiana* spec. nova, *N. nigra* subsp. *iberica* subsp. nova (Orchidaceae-Orchideae) und deren Embryologie. – Phytion (Horn, Austria) 33 (2): 179–209, 31 Abbildungen. – Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

Im Norden der Iberischen Halbinsel kommen zwei *Nigritella*-Arten vor. In den Cantabrischen Gebirgen und in den Pyrenäen wächst *N. gabasiana* TEPPNER & KLEIN spec. nova. Diese Art ist durch dunkelbraunrote Blüten mit zusammengezogener Lippe und schwachem Duft sowie durch *N. rhellicani*-artige Samenschale ausgezeichnet. *N. gabasiana* ist diploid mit $2n = 2x = 40$ Chromosomen und sexuell.

N. nigra subsp. *iberica* TEPPNER & KLEIN subsp. nova der Pyrenäen hat – wie die anderen Subspecies dieser Art – dunkelrotbraune Blüten mit weit offener Lippe und starkem, schokoladeartigen Duft, sowie stärker längsgestreckte Testazellen mit weniger stark verdickten und im chalazalen Teil der Samen wellig gebogenen Antiklinalwänden. Die Größe der Blütenorgane liegt im Mittel zwischen der von *N. n.* subsp. *austriaca* und *N. n.* subsp. *nigra*. *N. n.* subsp. *iberica* ist tetraploid mit $2n = 4x = 80$ Chromosomen und pflanzt sich apomiktisch durch Nuzellarembryonen fort.

Bei beiden Arten wurden Populationen mit einem kleinen, zusätzlichen Chromosom gefunden. Die Embryologie beider Arten wird ausführlich dargestellt, insbesondere wird die Embryogenese der sexuellen Embryonen und der Nuzellarembryonen verglichen. Letztere zeigen eine recht unregelmäßige Entwicklung, was wohl durch die unzureichende Polarisierung der embryogenen Zellen bedingt ist.

Abb. 1–7. *Nigritella gabasiana*. – Abb. 1. Peña Foradada ober El Formigal (Huesca, oberstes Rio Gallego-Tal), vorne der *N. gabasiana*-Standort (Typuslokalität). – Abb. 2. Blütenstand vom Holotypus (Peña Foradada). – Abb. 3. Blütenstand mit hängengebliebenen Pollinarien, S Col de Lurdé. – Abb. 4. Blütenstand einer Pflanze aus dem Vallée d'Ossoue. – Abb. 5. Blütenstand am Beginn der Anthese vom Col de Pailheres, ca. 1920 m. – Abb. 6. Einzelblüten des Holotypus von der Peña Foradada. – Abb. 7. Einzelblüten einer Pflanze vom Pas de la Casa. – In Abb. 6. sind bei der rechten, in Abb. 7 bei der mittleren Blüte das mediane Sepalum und die Petalen entfernt. – Die Maßstriche entsprechen 1 cm, der in Abb. 2 gilt auch für Abb. 3–5, derjenige in Abb. 6 auch für Abb. 7.

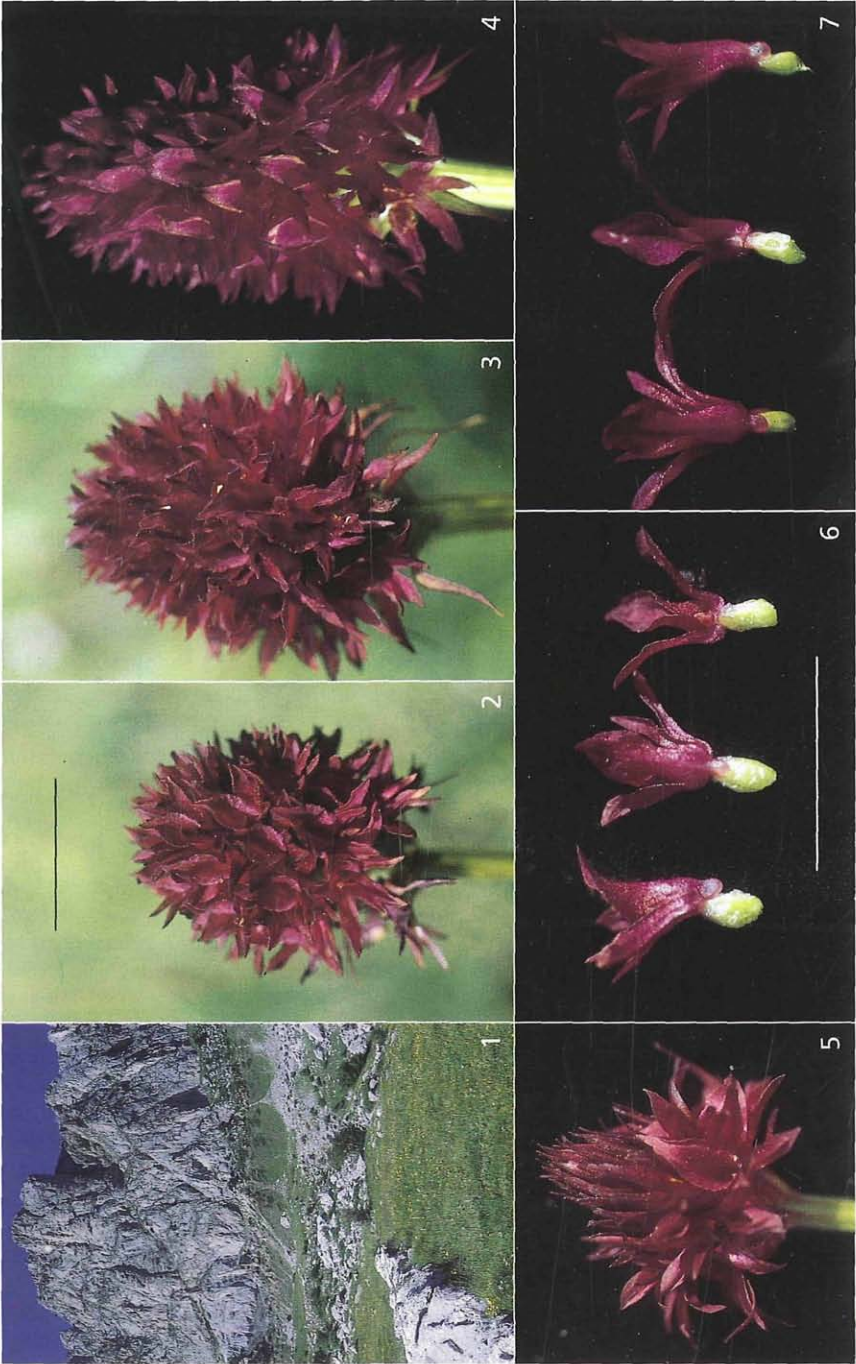


Abb. 1–7. *Nigritella gabasiana*.

1. Einleitung

Die Nigritellen der Pyrenäen und der Cantabrischen Gebirge beschäftigen uns seit längerer Zeit. Zunächst fielen dunkle Nigritellen mit stark verengter Lippe auf (KLEIN 1978: 73, Abb. 8), eine Merkmalskombination, die es in den Alpen nicht gibt; sollte das *N. nigra* var. *pyrenaica* SCHLECHTER 1919: 271 sein? Aus Aufsammlungen der Familie KARL aus dem Jahre 1987 ersahen wir, daß in den Pyrenäen zwei Sippen mit verschiedener Ploidiestufe vorkommen, hatten aber zunächst Probleme, nur an Hand von Herbarmaterial und Fixierungen die morphologische Seite richtig zu deuten. Mit dem umfangreichen Material von J. J. LAZARE aus 1988 und 1989 ließ sich besonders die diploide Sippe besser fassen, doch es wurde offenkundig, daß ohne eigene Geländearbeit die pyrenäischen Sippen nicht zu klären sein würden. 1992 hatten wir dann endlich die Möglichkeit, in den Pyrenäen 19 Populationen selbst zu untersuchen, bzw. daraus fixiertes Material zu entnehmen. So verfügen wir nun über einen passablen Kenntnisstand der pyrenäischen Nigritellen, sind aber, insbesondere hinsichtlich des Vergleiches mit den alpinen Nigritellen, noch nicht so weit, wie wir eigentlich kommen wollten. Eine Anzahl von „Orchideenfreunden“ kann es aber offenbar nicht akzeptieren, daß jemand ausführlicher an einem Problem arbeitet. Das schmerzt insbesondere den Erstautor, da solches im Gegensatz zur Orchideenkunde in der Botanik sehr selten und ihm von den Gattungen aus anderen Pflanzenfamilien, mit denen er sich bisher beschäftigt hat, völlig fremd ist. So meinen wir, daß uns wiederum nur die Möglichkeit bleibt, unsere bisherigen Resultate rasch zu publizieren.

2. Material und Methodik

Die Studien wurden an Frisch- und Herbarmaterial durchgeführt. Für karyologische und embryologische Zwecke wurden Blütenknospen, Blüten oder Früchte im Gemisch Aethanol-Chloroform-Eisessig 5:3:1 fixiert. Nach dem Färben mit Karmin-Essigsäure wurden die Samenanlagen zu Total- und Quetschpräparaten verarbeitet.

Zum Aufhellen der Fruchtknoten von Herbarmaterial wurden diese nach kurzem Aufkochen für einige Tage in KOH, 5%ig, gelegt, Teile von Plazenten nur für 2 Tage.

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

Die Mitose wurde in erster Linie an Zellen der Integumente der Samenanlagen untersucht, zum Teil auch an Kernen des Gametophyten. Die Meiose wurde in Embryosackmutterzellen (EMZ) untersucht. In den Embryosäcken (ES) sind mit der angewandten Methode zwar die Kerne gut analysierbar, aber im weiblichen Gametophyten keine Zellgrenzen sichtbar; es wird daher im Text von Kernen, nicht von Zellen gesprochen.

Die Terminologie der Zellen der Embryonen richtet sich nach SOUÈGES 1948, SOUÈGES & CRÉTÉ 1952 und VEYRET 1965: 12.

Die Maße der Blütenorgane wurden unter einer Stereolupe mit einer Zehntelmillimeter-Skala ermittelt. Die Spornlänge wurde an der Oberseite der Sporne gemessen. Berücksichtigt sind untere bis mittlere Blüten; nach oben nimmt die Größe der Blütenorgane rasch ab.

Die Photos wurden vom Erstautor mit einer Exakta Varex II b und einem Steinheil Macro-Quinon hergestellt. Der Farbton der Blüten ist sehr von den jeweiligen Lichtverhältnissen abhängig. Überdies ist im allgemeinen leichtes Überbelichten oder Gegenlicht nötig, um die Konturen der einzelnen Blütenteile sichtbar zu machen. Daher ist vielfach ein etwas zu roter Farbton nicht zu vermeiden.

Die Abkürzungen für Herbarien folgen dem Index Herbariorum. Das Belegmaterial zu den eigenen Aufsammlungen befindet sich – sofern nichts anderes angegeben ist – im Herbar GZU und im Herbar TEPPNER.

Zur Gliederung der Pyrenäen ziehen wir die Grenze West-/Zentral-Pyrenäen am Col de Somport, die Grenze Zentral-/Ost-Pyrenäen am Pic Carlit.

Die Fundorte in den beiden Listen sind von W nach O und von N nach S geordnet. Der Übersichtlichkeit halber, um parallele Listen zu vermeiden, sind die, natürlich nur embryologisch untersuchten Herbarbelege auch in den Listen des karyologisch und embryologisch untersuchten Materials mit eingeschlossen.

3. *Nigritella gabasiana* TEPPNER & KLEIN, spec. nova

Diagnosis: Inflorescentia densa, conoidea, semiglobosa, oviformis vel fere cylindrica. Bracteae infimae marginibus papillosis. Flores in alabastro fere nigri, per anthesin rubrobrunnei vel fusciorubri. Petala sepalis angustiora vel raro aequilata. Labellum (6,5–)7,0–9,1 mm longum, pars basalis inflata in floribus inferis et mediis ca. 1,7–2,4(–2,6) mm lata; supra partem dilatatam valde contractum, marginibus lateralibus approximatis vel obtegentibus. Calcar sacciforme 0,8–1,4 mm longum. Testa in parte basali seminum cellulis polygonalibus parietibus $\pm$ rectis consistens. Chromosomatum numerus $2n = 2x = 40$. Multiplicatio sexualis.

Holotypus: Zentral-Pyrenäen, Prov. Huesca, oberstes Rio Gallego-Tal, S-Hänge der Peña Foradada oberhalb El Formigal, ca. 1740 m, Kalk, Rasen . . . ; 13. 7. 1992; leg. H. TEPPNER & E. KLEIN (P). – Isotypen: GZU, MA.

Habitatio: In montibus Cantabricis et in Pyrenaeis.

Icones: KLEIN 1978: 73, Fig. 8, DELFORGE 1992: 140, 141, Fig. 1 et 2; h. 1. Fig. 1–7.

Etymologie: Mehrere Gründe haben uns bewogen, diese Sippe nach dem Ort Gabas im Vallée d'Ossau in den französischen Zentral-Pyrenäen zu benennen. Zum ersten wollen wir damit die internationale Bedeutung des „Centre d'Écologie Montagnarde de Gabas“ der Universität von Bordeaux I für die biologische Erforschung der Pyrenäen im speziellen, sowie der europäischen Gebirge im allgemeinen, betonen und damit die Bemühungen um den Fortbestand und die Weiterentwicklung dieser Station fördern. Herrn Prof. J. J. LAZARE danken wir damit für die

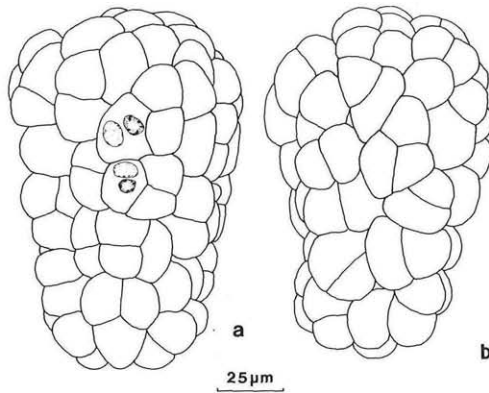


Abb. 8. *Nigritella gabasiana*. Umrislinien der Pollenkörner an der Oberfläche zweier Massulae, in a außerdem in zwei Körnern der vegetative und der generative Kern eingezeichnet. – a Peña Foradada, b Col de Pailheres 1970 m.

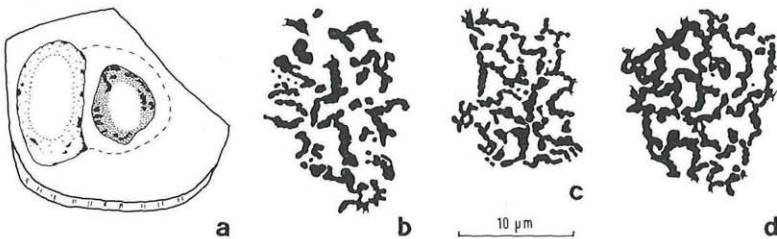


Abb. 9. *Nigritella gabasiana*. – a Pollenkorn im optischen Schnitt mit der männlichen Befruchtungseinheit (male germ unit) aus vegetativem Kern (hell) und generativer Zelle (Umrisßlinie strichliert, Kern dunkel). – b–c Ausschnitte aus dem Columellae-Muster in der Exine in Flächenansicht. – a–c Peña Foradada, d Col de Pailheres 1970 m.

Unterstützung unserer Arbeiten mit einer größeren Zahl von Fixierungen. Ihm und Herrn Alain ROYAUD danken wir weiters für die organisatorische Hilfe bzw. für die Führung, die uns im Jahre 1992 eine schöne und interessante Studentenexkursion mit Standquartier in Gabas ermöglicht haben.

Die Form des Epithetons richtet sich nach Code Rec. 73 D; aus den von MANARA 1992: 526, 527 zitierten Beispielen wählten wir die Endung *-ianus* als die hier unserer Meinung nach phonetisch am besten befriedigende aus.

Beschreibung: Größe (oberirdisch) ca. (6–)10–23 cm. Blütenähre dicht, köpfchenähnlich, kegelig, halbkugelig, eiförmig, lang kegelig bis fast zylindrisch (Abb. 2–5). Unterste Tragblätter am Rande mit Stiftchensaum

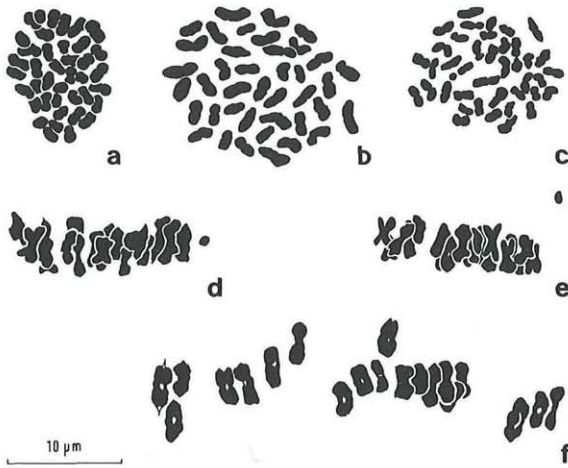


Abb. 10. *Nigritella gabasiana*. – a–c mitotischer Kernzyklus in Zellen des Integumentes (a, c) und des Embryos (b); a, b Metaphase mit $2n = 40$ Chromosomen, c Metaphase mit $2n = 40$ Normalchromosomen plus einem zusätzlichen, kleinen Chromosom (links von der Mitte der Platte). – d, e Metaphase I der Meiose in EMZ in einem Individuum mit einem zusätzlichen, univalenten, kleinen Chromosom, letzteres am Rande der Platte in der Äquatorebene (d) beziehungsweise zum mikropylaren Pol verlagert (e; vgl. Abb. 11a). – f Metaphase I mit $n = 20$ Bivalenten, stark gequetscht. – a Peña Foradada, b Formigal 1530 m, c–e Cézy vers Eaux-Chaudes, f Col de Pailheres 1970 m.

(dreieckige bis zylindrische, ca. 0,02–0,05 mm lange Papillen als Vorwölbungen der Epidermiszellen), entweder der ganzen Länge entlang oder im mittleren Bereich, dann an der Basis und gegen die Spitze nur wellig oder fast glatt; selten nur durch dreieckige Papillen gesägt.

Perigonblätter divergierend, zurückgekrümmt bis stark zurückgeschlagen, Petalen und medianes Sepalum z. T. auch gerade vorgestreckt. Blütenfarbe dunkel rotbraun bis dunkel braunrot (Rotton vielfach eine Spur stärker als bei *N. nigra* subsp. *iberica*), distale Teile der Perigonblätter am dunkelsten, zur Basis hin etwas heller werdend. Blütenduft nicht stark, schwer definierbar, keinesfalls nach Schokolade oder Vanille duftend.

Seitliche Sepalen (6,2–)6,8–8,5(–9,0) × (1,0–)1,4–2,0(–3,0) mm, medianes Sepalum (5,8–)6,3–8,0 × 1,1–2,1(–2,5) mm, meist ein wenig schmaler als, seltener gleich breit wie, oder gar etwas breiter als die seitlichen Sepalen.

Petalen (5,0–)6,0–8,5 × 0,8–1,5(–2,3) mm, meist um $1/7$ – $1/3$ (– $1/2$) schmaler als, selten bis gleich breit wie die seitlichen Sepalen.

Lippe (ohne Sporn) (6,5–)7,0–9,1 mm lang, bauchiger basaler Teil der Lippe 1,7–2,4 (–2,6) mm breit, darüber vom Rücken her stark sattelförmig, auf ca. 0,9–1,7 mm Breite, verengt (in der Ansicht von vorne oft fast gefaltet

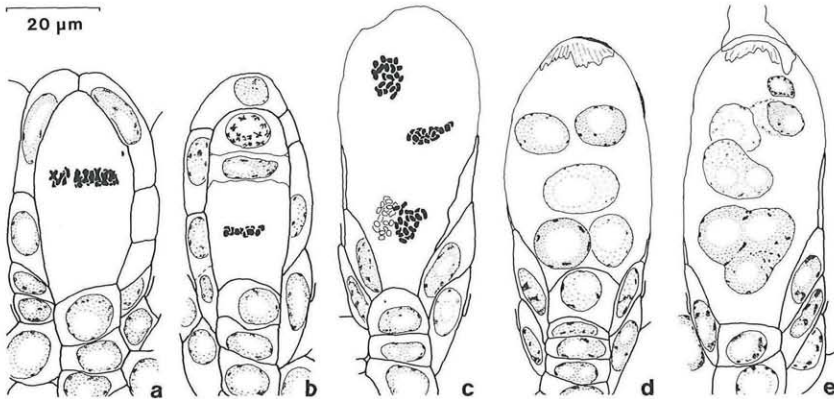


Abb. 11. *Nigritella gabasiana*. Nuzelli mit Makrosporogenese (a), Makrogametogenese (b–d) und Befruchtung (e). – a EMZ in Metaphase I, ein zusätzliches, kleines Chromosom vorhanden (vgl. Abb. 10 d, e). – b erste Mitose im ES (unterste Zelle). Oben die obere Dyadenzelle in meiotischer Prophase II, auf diesem Stadium degenerierend. – c mitotische Metaphase im vierkernigen ES, in den Platten links oben und rechts unten $n = 20$ Chromosomen zählbar; eine der beiden, einander stark genäherten chalazalen Platten weiß gelassen. – d reifer ES, der rechts dargestellte Synergidenkern dunkler und mit stärker ausgebildeten Chromozentren als der linke; chalazal zwei Kerne. – e ES nach der Befruchtung, die Kerne von rechts oben beginnend: unverbrauchter Spermakern, vegetativer Kern, Kern der zuerst degenerierten Synergide (punktierter Umrißlinie), zweiter Synergidenkern, Zygotenkern, chalazaler Kern (aus 2 diploiden Kernen und dem mikropylaren Polkern verschmolzen). – a Cézy vers Eaux-Chaudes, b, e S Col de Lurdé, c, d Peña Foradada.

wirkend); Maximum dieser Einschnürung bei ca. 2,5–3,5 mm über der Lippenbasis. Lippenränder in diesem Bereich hinter die Säule reichend, einander genähert, sich berührend oder einander übergreifend, nur selten bei einzelnen der untersten Blüten weiter. Spitzenwärtiger Abschnitt der Lippe zunächst erweitert, ca. 2,4–3,6 mm breit, dann, meist ausgeschweift, in die Spitze verschmälert, stark bis mäßig aufwärts gebogen, Saum im untersten, breitesten Teil nicht bis stark nach außen geschlagen, granzrandig bis $\pm$ stark gekerbt. Sporn 0,8–1,3(–1,4) mm lang, sackförmig, um ca. 0,1–0,4 mm länger als breit (Abb. 6–7).

Länge der Säule ca. (1,3–)1,5–1,8 mm, Rostellumfalte nicht bis wenig über die Anthere vorstehend (Seitenansicht der Anthere), Spitze der Auriculae auf der Höhe der Spitze der Rostellumfalte oder knapp darüber.

Pollen vollkörnig, Durchmesser der Pollenkörner in der Größenordnung von 15–25 μm , wegen der unregelmäßigen Gestalt nicht genau anzugeben (vgl. daher Abb. 8). Exine der Pollenkörner auf der Außenseite der Massulae stark strukturiert, semitectat, Columellae in unregelmäßigen Gruppen oder einzeln, distal erweitert und verschmelzend, insgesamt eine

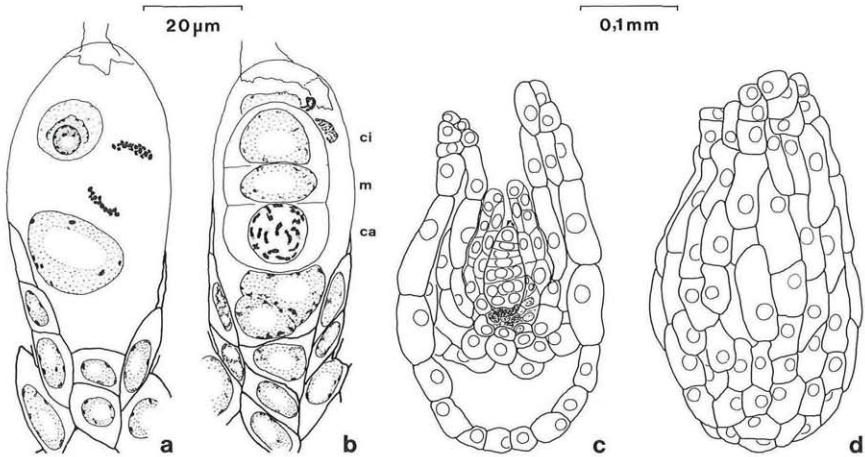


Abb. 12. *Nigritella gabasiana*. – Embryogenese. – a späte Anaphase der ersten Mitose in der Zygote; links oben drei degenerierende Kerne (Spermakern, vegetativer Kern, Synergidenkern). – b dreizelliger Proembryo; ca vor der Längsteilung (Kern in später Prophase); im ES oben drei degenerierende Kerne (Synergidenkern, Spermakern, vegetativer Kern). – c Samenanlage mit jungem, 14 zelligen Proembryo im optischen Schnitt. – d selbe Samenanlage wie in c in Flächenansicht. – Die Zellkerne sind in c und d nur durch Umrißlinien angedeutet. – a O Porté-Puymorens, b Peña Foradada, c, d Formigal 1530 m.

sehr variable, relativ grobe, mehr oder weniger netzige oder labyrinthartige Struktur bildend (Abb. 9 b–d).

Samen allermeist mit einem Embryo, Embryonen in einem Gynözeum von relativ einheitlicher Größe, innerhalb der intakten Samenschale, diese zu ca. $\frac{1}{3}$ bis ganz ausfüllend. Testazellen im chalazalen Drittel bis in der chalazalen Hälfte der Samen kurz, meist ungefähr gleich lang wie breit bis doppelt so lang wie breit, Antiklinalwände gerade bis gekrümmt, aber nicht auffallend wellig gebogen; Zellen im mikropylaren Teil der Samenschale langgestreckt. An den Seitenflächen des Samens stehen in einer ungefähren Längsreihe etwa 6–10 Testazellen. Antiklinalwände der Testazellen stark verdickt. (Abb. 13d, 14).

Verbreitung: In den Cantabrischen Gebirgen (S-Asturia, N-León, Picos de Europa) und in den Pyrenäen. Wir vermuten, daß auch die Funde aus O-Cantabria (DUPONT 1975) und Vizcaya (ASEGINOLAZA 1983) dieser Art zuzurechnen sein werden, haben aber bisher trotz aller Bemühungen keine Belege dazu in die Hand bekommen*). In unserem Material von den östlichen West-Pyrenäen bis in die westlichen Ost-Pyrenäen vertreten (vgl. die Fundorte unter Karyologie). Aus den östlichen Ost-Pyrenäen (Canigou-

*) Siehe Nachtrag auf Seite 209.

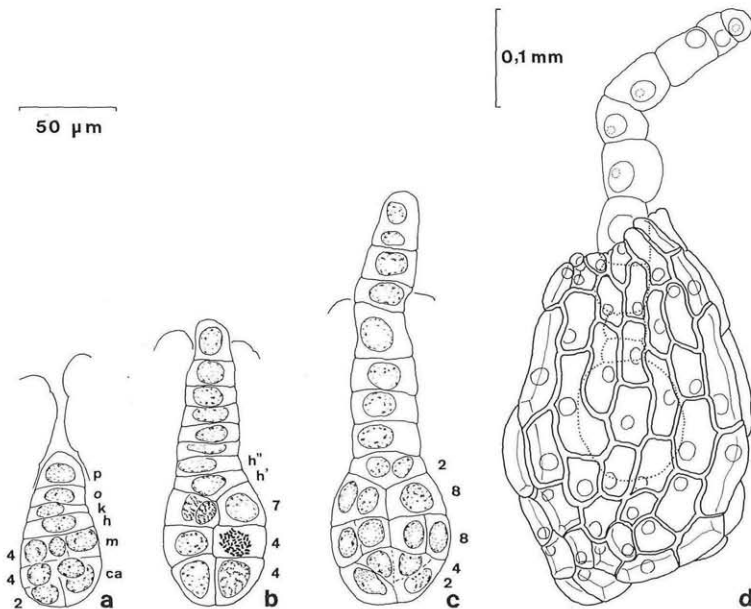


Abb. 13. *Nigritella gabasiana*. Embryogenese (Proembryonen im optischen Schnitt und ausgewachsener Same (Flächenansicht). – a Proembryo, insgesamt 14zellig. – b Proembryo mit 8gliedriger Zellreihe aus ci; h' geht in den eigentlichen Embryo ein, die übrigen Zellen werden zum Suspensor. Eigentlicher Embryo inkl. h' mit 16 Zellen. Eine Zelle mit Kern in mitotischer Metaphase mit $2n = 40$ Chromosomen (vgl. Abb. 10b). – c Proembryo, bei dem der Anteil des eigentlichen Embryos (inkl. h') aus 24 Zellen besteht. – d ausgewachsener, aber noch unreifer Same (die Zellkerne, durch Umrißlinien angedeutet, sind in den Testazellen noch vorhanden; die Verdickungen der radialen Zellwände sind noch nicht vollständig entwickelt), Suspensor 10zellig. – Die Linien neben dem Suspensor in a–c deuten die Spitze des inneren Integumentes an. Die Ziffern geben die Anzahl der Zellen in der jeweiligen Etage an. – a–c Formigal 1530 m, d Formigal 1540 m. – Der Maßstrich rechts oben gilt nur für Teilfigur d.

Massiv, Prov. Gerona, Prov. Barcelona; CASTEL 1981: 26, 1983: 4, GALÁN CELA & al. 1991) haben wir bisher ebenfalls kein Material gesehen, sodaß auch hier die Artzugehörigkeit der Nigritellen festzustellen bleibt.

Karyologie: *N. gabasiana* wurde von folgenden Fundpunkten karyologisch und/oder embryologisch überprüft:

Cantabrische Gebirge:

[Asturias, Somiedo] Pastizales sobre calizas en Peña Blanca, 1900 m, UTM 29TQH 26; 4. 8. 1978; leg. FERNÁNDEZ PRIETO (FCO 07957) sexuell
–, –, Non longe a Saliencia, in rupestribus calcareis, graminosis ad 1600 m; 8. 7. 1973; leg. LAFÍN (MA 328775) sexuell
[León, San Emiliano], Villargusán; 2. 7. 1969; leg. G. MARTÍNEZ (FCO 07579) sexuell

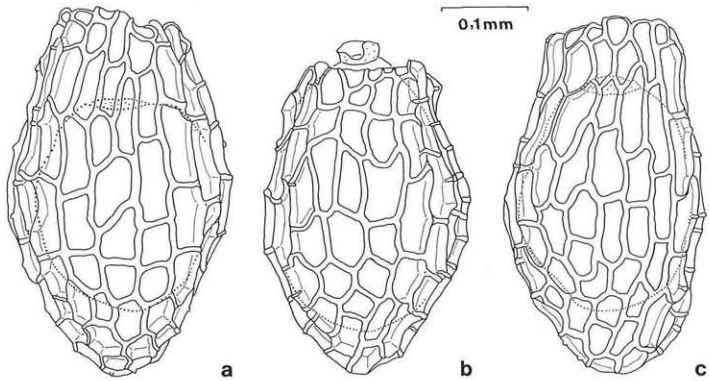


Abb. 14. *Nigritella gabasiana*. Reife Samen. In b ragt die Spitze des Embryos mit dem Suspensorrest ein wenig aus der Samenschale heraus. – Umriß der Embryonen punktiert. – a–c Picos de Europa, DRESSER (E).

- , –, –; 1972; G. MARTÍNEZ (FC0 15367) sexuell
- [Asturias, Cabañero], Macizo Central de los Picos de Europa, Jou del Agua, Alt. 1850 m, UTM 30TUN4987; 21. 7. 1984; leg. H. S. NAVA (FCO 14580) sexuell
- , –, Cuesta Sierra – La Varera, pastos en ambiente de hayedo, 1700 m, UTM 30TUN5586; 1. 8. 1980; leg. C. GARCÍA GONZÁLEZ (JACA 520285) sexuell
- [Cantabria, Camaleño], Peña Remoña, pasto de diente, rocoso, 2200 m, UTM UN5079; 16. 7. 1978; leg. C. GARCÍA GONZÁLEZ 886 (JACA 130285) sexuell
- , –, Picos de Europa, head of valley to south of Pido, 1800 m, limestone, cliffs below lochan, on fixed scree, and areas of grassland; 29. 8. 1956; leg. D. W. DRESSER No. P/348 (E) (vgl. DRESSER 1959: 43) sexuell
- [Cantabria, Cabezon de Liébana], . . . base de Peña Vieja; 13. 7. 1983; leg. BARRERA & al. (MA 477328) sexuell
- , –, Macizo Oriental de los Picos de Europa, Collada entre Peña Bermeja y la Torre de la Canal Mayor, Alt. 1920 m, UTM 30TUN6284; 6. 8. 1983; leg. H. S. NAVA (FCO 14578) sexuell
- , –, Canal de San Carlos, Alt. 1700 m, UTM 30TUN6284; 6. 8. 1983; leg. H. S. NAVA (FCO 14579) sexuell

Pyrenäen:

- [West-Pyrenäen, Huesca, Ansó], Sierra al W [richtig wohl E] del Macizo de Budogüfa: Linzola – Larra, y al SW de Hoya del Portillo, 1780 m, UTM 30TXN8255; 28. 7. 1972; leg. L. VILLAR (JACA 10116372) sexuell
- , –, Larra – Hoya del Solano, cantiles solanos, pinar sobre carst., 1800 m, UTM 30TXN8254; 17. 8. 1972; leg. L. VILLAR (JACA 10148572) sexuell
- [Zentral-Pyrenäen], Dépt. Pyrénées-Atlantiques, Vallée d'Ossau, Gabas, Massif du Pic Cézy, pelouse calcicole sous le Col de Lurdé, en descendant vers les Eaux-Chaudes, Exp. WNW, 1900 m; 9. 7. 1989; leg. J. J. LAZARE 89070902
- 1 Individuum 2n = 40, 3 Individuen n = 20 + 1, 2n = 40 + 1 Fragment

- , –, –, –, Massif du Pic Cézy, au-dessus de la falsise calcaire de la Tume, Exp. Sud, 1600 m; 9. 7. 1989; leg. J. J. LAZARE 89070901 . 2 Individuen $2n = 40 + 1$ Fragment
- , –, –, –, S-Abfall des Cézy-Massivs, S Col de Lurdé, SSO Cabanes de Cézy, 1600 m, Kalk; N exp., Rasen mit *Carex sempervirens*, *Asperula hirta*, *Aster alpinus*, *Briza media*, *Daphne cneorum*, *Helianthemum canum*, *Horminum pyrenaicum*, *Leucanthemum* sp., *Linum catharticum*, *Lotus corniculatus* s. l., *Medicago lupulina*, *Plantago media* und *Teucrium pyrenaicum* zwischen Zwergstrauchheiden mit *Juniperus nana*, *Calluna vulgaris*, *Erica vagans*, *Fritillaria pyrenaica* u. a., 17. 7. 1992; leg. H. TEPPNER & E. KLEIN 1 Individuum $2n = 40 + 1$ Fragment
- , –, Col du Pourtalet, W-Hänge des Couloir de l'Araïlle, ca. 1880 m, NW exponierter Hang, lockere *Festuca paniculata*-Flur mit *Nardus stricta*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*, *Coeloglossum viride*, *Leontodon pyrenaicus*, *Antennaria dioica*, *Anthyllis vulneraria* subsp. *pyrenaica*, *Bupleurum ranunculoides*, *Carex nigra* (+), *Galium verum* (Stengel vierkantig), *Gentiana acaulis* s. str., *Iris latifolia* (+), *Vicia pyrenaica* u. a.; 14. 7. 1992; leg. H. TEPPNER & E. KLEIN $2n = 40$
- , Prov. Huesca, Haute Vallée de Teña (Rio Gallego), Formigal, 1540 m; 1. 8. 1988; leg. J. J. LAZARE $2n = 40$
- , –, –, –, 1530 m; 4. 8. 1988; leg. J. J. LAZARE $2n = 40$
- , –, oberstes Rio Gallego-Tal, S-Hänge der Peña Foradada oberhalb El Formigal, ca. 1740 m, Kalk, Rasen mit *Anthoxanthum odoratum*, *Briza media*, *Eryngium bourgatii*, *Festuca nigrescens*, *Gentiana acaulis* s. str., *G. orbicularis*, *Gymnadenia conopsea*, *Iris latifolia*, *Merendera pyrenaica*, *Oncostemma verna*, *Plantago media*, *Polygala alpestris*, *Sanguisorba minor*, *Senecio adonidifolius*, *Trifolium montanum* u. a.; 13. 7. 1992; leg. H. TEPPNER & E. KLEIN (Holotypus und Isotypen) $n = 20$, $2n = 40$
- , Dépt. Hautes-Pyrénées, Gavarnie, Vallée d'Ossoue, Umg. Barrage d'Ossoue, ca. 1710 m, N-Seite eines aus dem Talboden ragenden Felsbügels, Zwergstrauchheiden verzahnt mit Rasen, mit *Rhododendron ferrugineum*, *Vaccinium myrtillus*, *Calluna vulgaris*, *Nardus stricta*, *Potentilla erecta*, *Leontodon pyrenaicus*, *Geranium sylvaticum*, *Luzula nutans*, *Alchemilla alpina*, *A. filicaulis*, *Briza media*, *Carlina acaulis*, *Coeloglossum viride*, *Cruciata glabra*, *Gentiana acaulis*, *Geum pyrenaicum*, *Hieracium hypeurum*, *Iris latifolia*, *Lotus corniculatus* s. l., *Melampyrum pratense* s. l., *Meum athamanticum*, *Pedicularis pyrenaica*, *Soldanella alpina* u. a.; 15. 7. 1992; leg. H. TEPPNER & E. KLEIN $2n = 40$
- , –, –, –, ca. 5 km WNW Gavarnie, ca. 1640 m, S-Hang mit *Asphodelus albus* – Flur mit *Brachypodium rupestre*, *Trifolium montanum*, *Helianthemum grandiflorum* u. a.; 15. 7. 1992; leg. H. TEPPNER & E. KLEIN $2n = ca. 40$
- , Dépt. Pyrénées-Orientales, oberstes Ariège-Tal, Pas de la Casa, knapp unter der Grenze gegen Andorra, ca. 2000 m, NW exponierte Rasen mit *Nardus stricta*, *Carex umbrosa*, *Potentilla erecta*, *Calluna vulgaris*, *Carex ornithopoda*, *Galium pumilum* s. l., *Gentiana burseri* (+), *G. acaulis* s. str., *Lotus corniculatus*, *Plantago serpentina*, *Polygonum viviparum*, *Potentilla aurea* (mit 7 Blättchen), *P. erecta*, *Primula elatior*, *Ranunculus nemorosus*, *Trifolium alpinum*, *Vaccinium myrtillus* u. a.; 11. 7. 1992; leg. H. TEPPNER & E. KLEIN $n = 20$, $2n = 40$
- , –, Tal zwischen Porté-Puymorens und Pic Carlit, Umg. Barrage de Passet, ca. 3 km O Porté-Puymorens, ca. 1730 m, SW geneigter felsiger Schieferhang mit *Asphodelus albus*, *Festuca paniculata*, *Gentiana lutea*, *Cytisus purgans*, *Helictotrichon marginatum*, *Polygonum alpinum*, *Antiantia major*, *Briza media*, *Carex flacca*, *Carlina acanthifolia*, *Crepis mollis*, *Echium vulgare*, *Helianthemum nummularium*, *Hippo-*

crepis comosa, *Hypochoeris uniflora*, *Leontodon hispidus*, *Orchis ustulata*, *Paradisea liliastrum*, *Plantago media*, *Prunella grandiflora*, *Senecio adonidifolius* u. a.; 11. 7. 1992; leg. H. TEPPNER & E. KLEIN $2n = \text{ca. } 40$
 –, –, Pic Carlit, ca. 200 m S des Étang de Lanous, ca. 1990 m, Silikat, Bachfluren; 28. 7. 1987; leg. G. & R. KARL $2n = 40$
 Ost-Pyrenäen, Dépt. Ariège, W Ax-les-Thermès, Col de Pailheres, ca. 1 km NO unter der Paßhöhe, ca. 1970 m; flachgründige Kalkkuppe mit Rasen mit *Sesleria varia*, *Festuca durissima*, *Helictotrichon pratense*, *Anthyllis vulneraria* subsp. *pyrenaica*, *Gentiana verna*, *Helianthemum alpestre*, *Hippocrepis comosa*, *Carex ornithopoda*, *Myosotis alpestris* u. a.; 10. 7. 1992; leg. H. TEPPNER & E. KLEIN $n = 20$, $2n = 40$
 –, –, –, –, ca. 2 km O unter der Paßhöhe, ca. 1920 m; flach geneigte Hänge mit Zwergstrauchheiden und Rasenfragmenten mit *Juniperus nana*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Primula elatior*, *Festuca nigrescens*, *Alyssum montanum*, *Polygala alpestris* und *N. nigra* subsp. *iberica*; 10. 7. 1992; leg. H. TEPPNER & E. KLEIN $2n = 40$

N. gabasiana ist diploid mit $2n = 2x = 40$ Chromosomen (Abb. 10a, b, 13b), die in Größe und Form denen der übrigen diploiden Nigritellen nahekommen. Lediglich in den drei Populationen vom Cézy-Massif bei Gabas treten weitaus überwiegend Individuen mit einem kleinen, zusätzlichen Chromosom auf. In den betroffenen Pflanzen ist das kleine Chromosom in allen mitotischen Metaphase-Platten nachweisbar (Abb. 10c); in der meiotischen Metaphase liegt dieses Chromosom entweder einem der beiden Pole genähert außerhalb der Äquatorebene (Abb. 10e, 11a) oder gelegentlich auch in der Äquatorebene am Rand der Platte (Abb. 10d). Die Kenntnis dieses kleinen Chromosoms reicht allerdings noch nicht aus, um entscheiden zu können, ob es sich um ein Fragment eines Normalchromosoms oder um ein B-Chromosom handelt; es ist vorläufig in der obigen Liste als Fragment geführt. An sich lag es nahe, das Typusmaterial vom Cézy-Massif zu wählen, da hier bisher nur *N. gabasiana* beobachtet worden ist. Nach Vorliegen der karyologischen Befunde wurde davon jedoch zugunsten einer karyologisch „normalen“ Population Abstand genommen.

Embryologie: Die Art ist sexuell, das ist an allen, oben gelisteten, karyologisch untersuchten Populationen und am Herbarmaterial aus den Cantabrischen Gebirgen überprüft worden. Sie bildet normalen Pollen (Abb. 8, 9a) und normale Embryosäcke (ES; Abb. 11d). Die Bestäubung wurde im Zuge unserer Exkursionen zwar nicht direkt beobachtet, aber am Perigon hängen gebliebene Pollinarien (Abb. 3), Pollenschläuche in einem Teil der untersuchten Gynözeen, ES mit Spermakernen (Abb. 11e, 12a, b) und nicht zuletzt Embryonen aus Zygoten (Abb. 12, 13) weisen darauf hin, daß sie regelmäßig erfolgt.

Die ersten Entwicklungsstadien der Samenanlagen inkl. der Integumententwicklung sind schon für andere Nigritellen ausführlich dargestellt worden (TEPPNER & KLEIN 1985 a, b), sie laufen hier nicht anders ab.

Die Meiose in den Embryosackmutterzellen (EMZ) (Abb. 10f, 11a, Metaphase I) verläuft normal; nur die Kernteilung im oberen Dyadenkern hinkt allermeist derjenigen im chalazalen Dyadenkern nach (vgl. für *N. rhellicani* TEPPNER & KLEIN 1985a: 152, Abb. 18c, d) oder läuft gar nicht zu Ende: der Kern beginnt im Stadium der späten Prophase zu degenerieren (Abb. 11b). Laufen Meiose und Cytokinese vollständig ab, ist das Ergebnis eine mehr oder weniger T-förmige (ganz selten eine lineare) Makrosporentetrade, deren unterste Zelle zum ES wird. Zwei Teilungsschritte (erster: Abb. 11b) ergeben vier Kerne; die beiden mikropylaren und die beiden chalazalen treten ungefähr synchron in den dritten Teilungsschritt ein, doch ab dem Eintritt in die Metaphase (Abb. 11c) ist das weitere Geschehen in den chalazalen Kernen verzögert (vgl. für *N. rhellicani* TEPPNER & KLEIN 1985a: 153, Abb. 19b). Es tritt Restitutionskernbildung ein; liegen die beiden Spindeln etwas entfernt voneinander, sind zwei diploide chalazale Kerne die Folge, liegen die beiden Spindeln und damit auch die Metaphaseplatten dicht beisammen (Abb. 11c) oder sind vielleicht jetzt schon eine Einheit, so entsteht ein tetraploider Kern. Im mikropylaren Teil entstehen die drei Kerne des Eiapparates und der abwärts wandernde Polkern, der meist mit dem chalazalen Kern (oder einem der chalazalen Kerne) verschmilzt. Der reife ES ist daher vier- oder fünfkernig: mit den drei haploiden Kernen (Synergiden, Eikern) und einem großen, pentaploiden, chalazalen Kern (Abb. 11e, 12a, b); seltener sind zwei chalazale Kerne vorhanden (Abb. 11d), von denen meist einer heller, also wohl chromatinärmer, erscheint; es dürfte meist ein 3x- und ein 2x-Kern sein, z. T. wohl auch ein 4x-Kern plus der Polkern.

Nach dem Eindringen des Pollenschlauches sind im ES der vegetative Kern und die beiden Spermakern sichtbar, nach erfolgter Befruchtung der nicht verbrauchte Spermakern, der vegetative Kern und ein , selten beide Synergidenkerne (der zuerst degenerierende ist mit der gegebenen Methodik nur z. T. nachweisbar), die alle degenerieren (Abb. 11e, 12 a, b). In älteren, aber noch unbefruchteten ES erscheinen die beiden Synergidenkerne in Struktur und Farbton meist verschieden (Abb. 11d; ähnlich bei *N. nigra* subsp. *iberica*, Abb. 25d); dies ist insofern höchst bemerkenswert, weil sich hier offenbar auch im Lichtmikroskop wesentliche Unterschiede zwischen den beiden Synergiden abzeichnen. In elektronenmikroskopischen Studien der letzten Jahre wird immer stärker darauf hingewiesen, daß die beiden Synergiden schon von der Entstehung her (Wandbildung: FOLSON & CASS 1990) unterschiedlich sind, sich hinsichtlich der Degeneration ganz verschieden verhalten (VIJAYARAGHAVAN & BHAT 1983: 77-78, van WENT & WILLEMSE 1984: 298, 301, SUMNER & VAN CAESELEE 1989: 186, 188, FOLSOM & CASS 1992: 1410, 1411, 1414) und es daher vorbestimmt ist, in welche der Synergiden der Pollenschlauch eindringt (van WENT & WILLEMSE 1984: 298, 301).

Die erste Querteilung der Zygote (Abb. 12a) ergibt die Basalzelle (cb) und die Apikalzelle (ca). Die Eizelle ist eine stark polarisierte Zelle, was sich schon aus ihrer Form und der Organellenverteilung ergibt (FOUGÈRE-RIFOT 1987: 134, SUMNER & VAN CAESELE 1989, HUANG & al. 1990); diese Polarisierung besteht auch in der Zygote (FOUGÈRE-RIFOT 1987: 144), sodaß die erste Zellteilung eine ausgesprochen inäquale ist. Die zweite Teilung ist die Querteilung von cb in ci und m, womit der dreizellige Proembryo vorliegt (Abb. 12b). Dann teilt sich ca längs. Die weitere Embryoentwicklung folgt im wesentlichen bekannten Schemata (z. B. WARD 1980 für *Gymnadenia*, VEYRET 1965: 16–19 für *Orchis*). Wenn der Proembryo insgesamt 8–10 zellig ist (aus ca 4, aus m 2–4, aus ci 2 Zellen), setzt die rasche Suspensorientwicklung durch weitere Zellteilungen und Zellstreckung ein (Abb. 13a–d), wobei die proximale Zelle h' bzw. deren Deszendenten noch in die Bildung des Embryos eingehen (Abb. 13b, c). Alle übrigen Abkömmlinge von ci bilden den Suspensor, der bald das innere (Abb. 13b,c), schließlich das äußere Integument überragt und zuletzt weit aus der Mikropyle herausragt (Abb. 13d.); die rundliche Endzelle wird schließlich der Plazenta angepreßt.

Die Aussagen zur Embryoentwicklung diploider Nigritellen in TEPPNER 1991a, b beruhen bereits zu einem großen Teil auf den Studien an *N. gabasiana* (zum anderen Teil auf *N. rhellicani*).

4. *Nigritella nigra* (L.) RCHB. f. subsp. *iberica* TEPPNER & KLEIN, subsp. nova

Diagnosis: *Nigritella nigra* (sensu TEPPNER & KLEIN 1990) sepalis lateralibus (6,2–)6,8–9,5 mm longis, sepalis medianis (6,5–)6,7–8,4 mm longis, petalis (6,0–)6,5–8,2 mm longis, calcaribus (0,9–)1,0–1,4(–1,5) mm longis. Chromosomatum numerus $2n = 4x = 80$. Multiplicatio apomictica.

A *N. n.* subsp. *austriaca* differt sepalis, petalis et calcaribus longioribus, a *N. n.* subsp. *nigra* differt floribus minoribus, calcaribus distincte longioribus et chromosomatum numero.

Abb. 15–21. *Nigritella nigra* subsp. *iberica*. – Abb. 15. Llanos del Ampriu oberhalb Cerler, im Hintergrund die Pyrenäen-Hauptkette, vorne der *N. n.* subsp. *iberica*-Standort (Typuslokalität). – Abb. 16. Pflanzen im Vallée d'Ossoue. – Abb. 17. Blütenstand vom Pas de la Casa. – Abb. 18. Blütenstand des Holotypus von den Llanos del Ampriu. – Abb. 19. Ein weiteres Individuum vom Pas de la Casa. – Abb. 20. Einzelblüten des Holotypus von den Llanos del Ampriu. – Abb. 21. Einzelblüten des Individuums aus Abb. 17 vom Pas de la Casa. – In Abb. 20 und 21 sind bei der jeweils rechten Blüte das mediane Sepalum und die Petalen entfernt. – Der Meßstrich entspricht 1 cm, der in Abb. 17 gilt auch für Abb. 18 und 19, derjenige in Abb. 20 auch für Abb. 21.

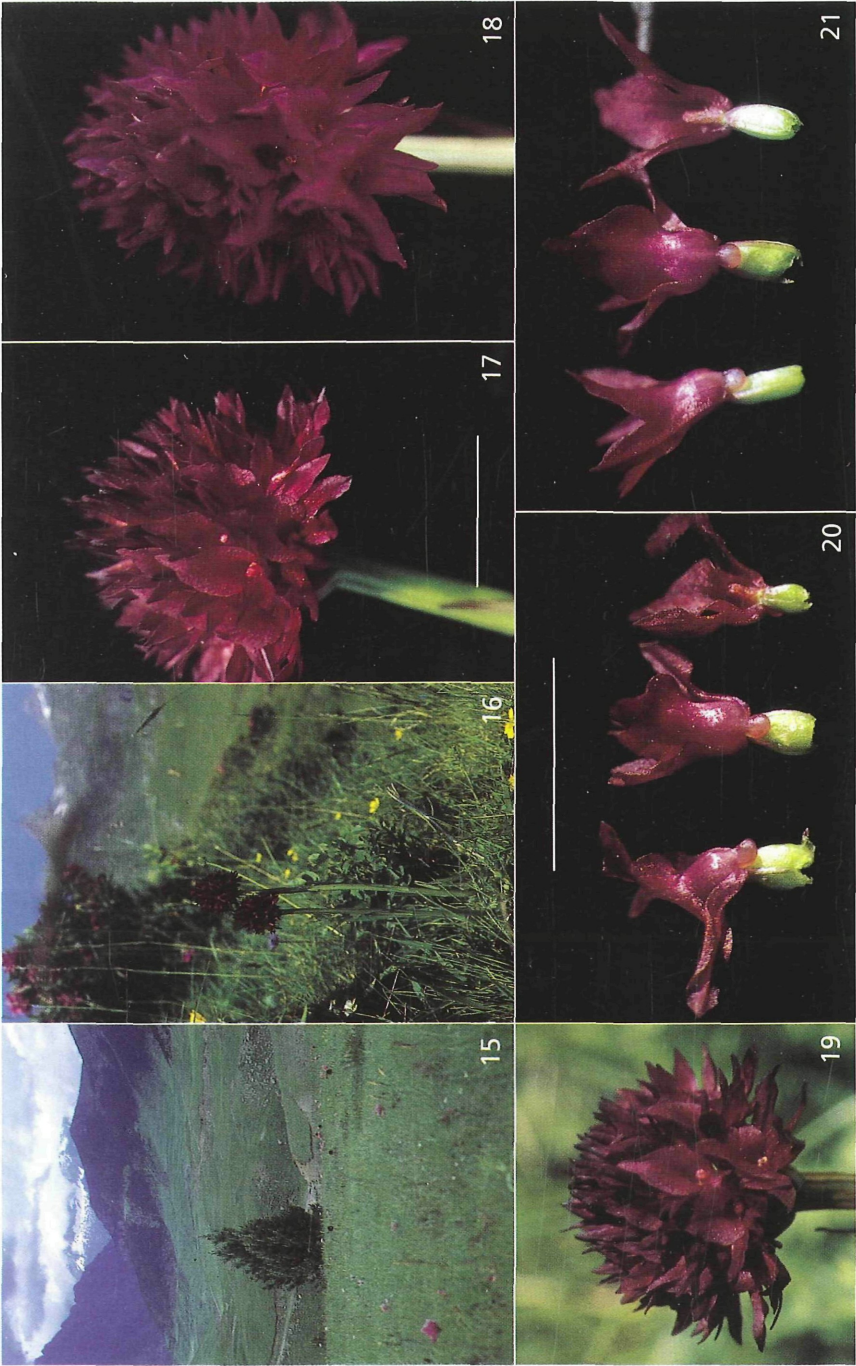


Abb. 15-21. *Nigritella nigra* subsp. *iberica*

Holotypus: Zentral-Pyrenäen, Prov. Huesca, Esera-Tal, Massiv von Castanesa, Umgebung von Cerler, Llanos del Ampriu, ca. 1900 m, flach geneigter, NNW exponierter Hang, . . . ; 12. 7. 1992; leg. H. TEPPNER & E. KLEIN (MA). – Isotypen: GZU, P.

Habitatio: In Pyrenaeis.

Icones: h. l. Fig. 15–21.

Etymologie: *ibericus*, wegen des Vorkommens im Norden der Iberischen Halbinsel. Form des Epithetons nach Code Rec. 73D.

Beschreibung: Größe (oberirdisch) ca. (5–)8–20(–24) cm. Blütenähre dicht, köpfchenähnlich, halbkugelig bis eiförmig (Abb. 16–19). Unterste Tragblätter mit glatten Rändern oder durch schwach vorgewölbte Epidermiszellen, vor allem in der Blattmitte, mit welligen Rändern; selten das unterste Tragblatt mit einigen dreieckigen Papillen.

Blüten ± trichterförmig, Perigonblätter ± stark divergierend, zum Teil die Petalen, seltener auch das mediane Sepalum, gerade vorgestreckt. Blütenfarbe dunkelbraun, dunkel rotbraun bis dunkel braunrot, distale Teile der Perigonblätter am dunkelsten, zur Basis hin etwas heller werdend. Blütenduft intensiv, schokoladeartig.

Seitliche Sepalen (6,2–)6,8–9,5 × 1,5–2,3 (–2,5) mm, medianes Sepalum (6,5)6,7–8,4 × (1,3–)1,5–2,1 mm, meist eine Spur schmaler als die seitlichen Sepalen, selten gleich breit oder gar etwas breiter.

Petalen (6,0)6,5–8,2 × 0,9–1,5(–2,2) mm, um (1/5–)1/4–1/2 (selten nur um 1/6–1/8) schmaler als die seitlichen Sepalen.

Lippe (ohne Sporn) (7,2–)7,8–10 mm lang, bauchiger, basaler Teil der Lippe 2,0–2,8 mm breit, darüber vom Rücken her sattelförmig, auf ca. (1,3–)1,5–2,6 mm verengt; Maximum der Einschnürung bei ca. (2,5–)2,7–3,3 mm über der Lippenbasis. Lippenränder in diesem Bereich weit voneinander entfernt, Lippe hier weit offen, im Querschnitt ungefähr halbkreisförmig oder etwas weiter oder enger. Spitzenwärtiger Abschnitt der Lippe zunächst erweitert, ca. (3,2–)3,5–5,2 mm breit, dann ± ausgeschweift in die Spitze verschmälert, stark bis mäßig aufwärts gebogen, Saum im unteren, breiteren Teil meist stark auswärts- bis zurückgeschlagen, ganzrandig oder ± gekerbt oder gezähnt. Sporn (0,9–)1,0–1,4 (–1,5) mm lang, sackförmig, meist um 0,1–0,2(–0,3) mm breiter als lang, selten so lang wie breit oder um 0,1–0,2 mm länger als breit (Abb. 20–21).

Länge der Säule 1,8–2,2 mm, Rostellumfalte nicht über die Anthere vorstehend (Seitenansicht der Anthere), Spitze der Auriculae über der Spitze der Rostellumfalte.

Pollen fast vollkörnig, fehlgeschlagene Körner vereinzelt und selten, Durchmesser der Pollenkörner in der Größenordnung von 20–35 µm, wegen der unregelmäßigen Gestalt nicht genau anzugeben (vgl. daher Abb. 22). Exine der Pollenkörner auf der Außenseite der Massulae stark strukturiert,

semitectat, Columellae in unregelmäßigen Gruppen oder einzeln, distal erweitert und verschmelzend, insgesamt eine sehr variable, relativ feine und dichte, labyrinthartige bis netzige Struktur bildend (Abb. 23 c-f).

Samen mit 1-2(-3) Embryonen, Embryonen eines Gynözeums von sehr ungleicher Größe, mit 1-2 Suspensoren (Resten), Embryo(nen) die Samenschale zu $\frac{1}{4}$ bis ganz ausfüllend oder Samenschale geplatzt. Ein $\pm$ großer Anteil inhaltsleerer Samen vorhanden. Testazellen im chalazalen Drittel bis in der chalazalen Hälfte der Samen großteils länger als breit, Antiklinalwände wellig gebogen; Zellen im mikropylaren Teil der Samenschale lang gestreckt. An den Seitenflächen des Samens stehen in einer ungefähren Längsreihe meist 5-8 Testazellen. Antiklinalwände der Testazellen mäßig verdickt (Abb. 29).

Verbreitung: Von den östlichen West-Pyrenäen bis in die Ost-Pyrenäen. In unserem Material von den westlichen Zentralpyrenäen bis in die westlichen Ostpyrenäen vertreten. Eine der Blütenabbildungen in VAN DER SLUYS & GONZÁLES 1982: 251 macht es wahrscheinlich, daß *N. n.* subsp. *iberica*, ebenso wie *N. gabasiana*, bis an die West-Grenze des pyrenäischen *Nigritella*-Arealen in Navarra vorkommt.

Karyologie: *N. nigra* subsp. *iberica* wurde von folgenden Fundpunkten karyologisch und/oder embryologisch untersucht:

Pyrenäen:

Zentral-Pyrenäen, Dépt. Pyrénées-Atlantiques, Col du Pourtalet, an der Straße N unter der Paßhöhe, ca. 1780 m, kurze Rasen; 13. 7. 1992; leg. H. TEPPNER & E. KLEIN apomiktisch

-, -, -, gleich NNO der Paßhöhe, ca. 1790 m, Kalk, flachgründige, N exponierte Rasen mit *Nardus stricta*, *Carex sempervirens*, *Sesleria varia*, *Helictotrichon sedenense*, *Festuca nigrescens*, *Poa alpina*, *Potentilla erecta*, *Coeloglossum viride*, *Alchemilla alpina*, *Anthyllis vulneraria* subsp. *pyrenaica*, *Arenaria moehringioides*, *Bupleurum ranunculoides*, *Carex ornithopoda*, *Cerastium arvense* subsp. *strictum*, *C. holosteoides*, *Galium verum* (Stengel vierkantig), *Gentianella campestris*, *Horminum pyrenaicum*, *Jasione laevis*, *Luzula nutans*, *Minuartia verna* s. l., *Phyteuma orbiculare*, *Plantago media*, *P. serpentina*, *Potentilla aurea* (mit 7 Blättchen), *Primula elatior*, *Ranunculus carinthiacus* (Blätter z. T. behaart), *Trifolium alpinum*, *T. montanum*, *Vicia pyrenaica* u. a.; 14. 7. 1992; leg. H. TEPPNER & E. KLEIN 2n = 80

-, Prov. Huesca, oberstes Rio Gallego Tal, an der Hauptstraße S unter dem Col du Pourtalet, ca. 3 km W El Formigal, ca. 1600 m, Rasen mit *Trifolium alpinum*, *Vaccinium myrtillus*, *Avenella flexuosa*, *Festuca nigrescens*, *Bellardiochloa violacea* u. a.; 13. 7. 1992; leg. H. TEPPNER & E. KLEIN 2n = 80

-, Dépt. Hautes-Pyrénées, Gavarnie, Vallée d'Ossoue, Umg. Barrage d'Ossoue, ca. 1710 m, Fuß eines N-exponierten Steilhanges, Rasen unter und zwischen Zwergstrauchheiden (mit *Rhododendron ferrugineum*, *Vaccinium vitis-idaea* und *Calluna vulgaris*), mit *Nardus stricta*, *Anthoxanthum alpinum*, *Avenella flexuosa*, *Festuca nigrescens*, *Potentilla erecta*, *Jasione laevis*, *Leontodon pyrenaicus*, *Cruciata glabra*, *Hieracium hypeuryum*, *Leontodon hispidus*, *Luzula nutans*, *Pedicularis pyrenaica*,

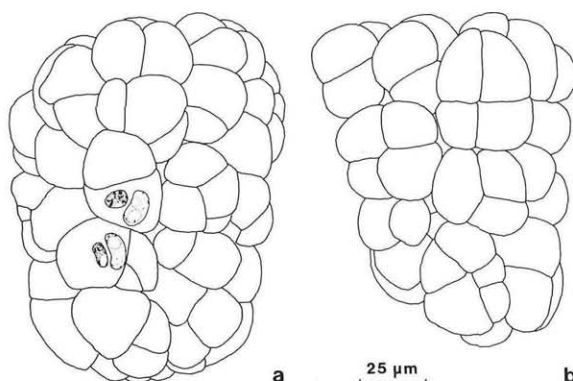


Abb. 22. *Nigritella nigra* subsp. *iberica*. Umrißlinien der Pollenkörner an der Oberfläche zweier Massulae, in a außerdem in zwei Körnern der vegetative und der generative Kern eingezeichnet. - a Col de Pailheres 2010 m, b Col du Pourtalet 1790 m.

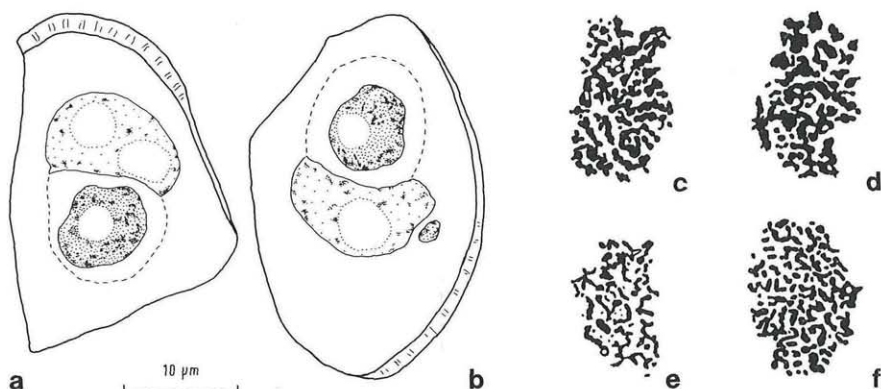


Abb. 23. *Nigritella nigra* subsp. *iberica*. - a, b Pollenkörner im optischen Schnitt mit der männlichen Befruchtungseinheit (male germ unit) aus vegetativem Kern (hell) und generativer Zelle (Umrißlinie strichliert, Kern dunkel), in b außerdem ein Mikronukleus. - c-f Ausschnitte aus dem Columellae-Muster in der Exine in Flächenansicht. - a Llanos del Ampriu, b, c, e Col du Pourtalet 1790 m, d Pas de la Casa, f Col de Pailheres 2010 m.

Ranunculus nemorosus, *Soldanella alpina* u. a.; 15. 7. 1992; leg. H. TEPPNER & E. KLEIN $2n = 80$

-, Huesca, Maladeta, Esera Tal, Plan d'Estan, ca. 1860 m, Kalk, niedere Rasen; 6. 8. 1987; leg. R. & L. KARL apomiktisch

-, Prov. Huesca, Esera-Tal, Massiv von Castanesa, Umgebung von Cerler, Llanos del Ampriu, ca. 1900 m; flach geneigter NNW exponierter Hang, Kurzrasen mit *Poa alpina*, *Bellardiochloa violacea*, *Festuca durissima*, *Avenella flexuosa*, *Pulsatilla*

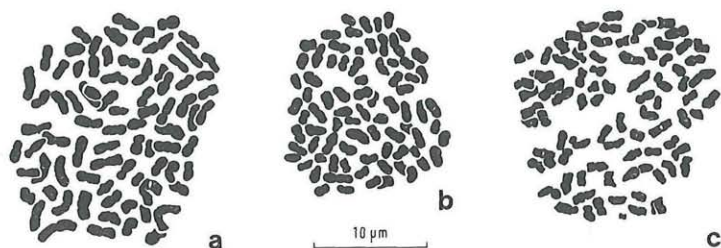


Abb. 24. *Nigritella nigra* subsp. *iberica*. – Mitotische Metaphaseplatten aus embryogener Zelle (c) bzw. aus Proembryonen (a, b). In a (vgl. Abb. 28e) und b $2n = 80$ Chromosomen, in c $2n = 80 + 1$ Fragment (am unteren Rand der Platte). – a Porté-Puymorens, b Llanos del Ampriu (Holotypus), c Pas de la Casa.

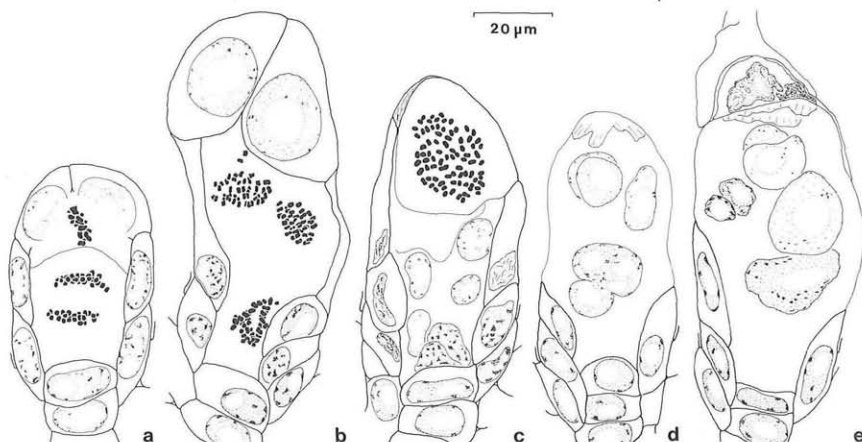


Abb. 25. *Nigritella nigra* subsp. *iberica*. Nuzelli mit Makrosporogenese (a), Makro-gametogenese (b–d) und Befruchtung (e). – a EMZ im zweiten Teilungsschritt der Meiose, in der unteren Dyadenzelle Anaphase II, in der oberen Metaphase II. – b Mitose im Vierkernigen ES, die beiden unteren Platten stark genähert oder vereinigt; oberste Platte mit 45 Chromosomen, davon 3–5 Bruchstücke, nächste Platte mit ca. 39 Chromosomen. – c degenerierender, sechskerniger ES. – In a und b am Nuzellus-scheitel je zwei embryogene Zellen, in c eine mit dem Kern in Metaphase ($2n = 80$ Chromosomen). – d reifer ES. – e ES nach der Befruchtung; von oben nach unten: Pollenschlauch, zwei degenerierte Nuzelluszellen, Fadenapparat, zwei Synergidenkerne, links vegetativer Kern und Spermakern(dunkel), rechts Zygotenkern, chalazaler, pentaploider Kern. – a Col de Pailheres 2010 m, b Vallé d'Ossoue, c Rio Sant Jóséo, d,e Porté-Puymorens.

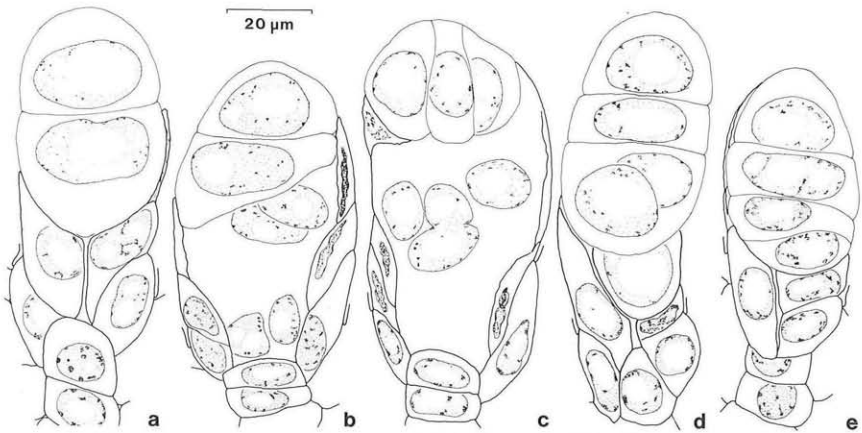


Abb. 26. *Nigritella nigra* subsp. *iberica*. Entwicklung der Nuzellarembryonen: Nuzelli mit zwei- bis vierzelligen Proembryonen. – a zweizelliger Proembryo nach frühzeitiger Degeneration der EMZ. – b zweizelliger Proembryo über vierkernigem ES. – c dreizelliger Proembryo über vierkernigen ES (zwei Kerne verschmolzen). – d vierzelliger Proembryo, die Längswand in der unteren Zelle $\pm$ parallel zur Zeichenebene; darunter (rechts) noch eine embryogene Zelle; EMZ frühzeitig degeneriert. – e vierzelliger Proembryo nach früher Degeneration der EMZ. – a, b Llanos del Ampriu, c–e Col du Pourtalet 1790 m.

vernalis, *Trifolium alpinum*, *Leontodon pyrenaicus*, *Coeloglossum viride*, *Alchemilla colorata*, *Antennaria dioica* (+), *Galium verum* (Stengel vierkantig), *Gentiana acaulis* s. str., *Luzula spicata*, *Vaccinium uliginosum* (+) u. a.; 12. 7. 1992; leg. H. TEPPNER & E. KLEIN (Holotypus und Isotypen) 2n = 80
–, Huesca, Massif de Castanesa, Cerler, en montant au Col de Bassibé [Cartogr. milit. Esp. C 16–5: Collado de Basibé. Lokale Prospekte: Coll. de Bosibé], 2050 m, pelouse; 9. 8. 1989; leg. J. J. LAZARE 2n = ca. 80
–, Andorra, NO-Zipfel, Tal des Rio Sant Jósio nördlich vom Pas de la Casa, ca. 2000 m, Kristallin, Bachflur; 27. 7. 1987; leg. R., L. & G. KARL 2n = 80
–, Dépt. Pyrénées-Orientales, oberstes Ariège-Tal, Pas de la Casa, knapp unter der Grenze gegen Andorra, ca. 2020 m, NW exponierter Hang oberhalb der Straße, mit Zwergstrauch-Inseln (*Juniperus nana*, *Rhododendron ferrugineum*, *Calluna vulgaris*) und Rasen mit *Nardus stricta*, *Anthoxanthum odoratum*, *Carex umbrosa*, *Potentilla erecta*, *Leucorchis albida*, *Anemone sulphurea*, *Bartsia alpina*, *Carex ornithopoda*, *Gentiana acaulis* s. str., *G. burseri*, *Geranium sylvaticum*, *Leontodon hispidus*, *Lotus corniculatus*, *Luzula nutans*, *Pedicularis pyrenaica*, *Plantago media*, *P. serpentina*, *Polygonum viviparum*, *Trollius europaeus*, *Veronica ponae* u. a.; 11. 7. 1992; leg. H. TEPPNER & E. KLEIN 3 Individuen 2n = 80 + 1 Fragment
–, –, Tal zwischen Porté-Puymorens und Pic Carlit, Umg. Barrage de Passet, ca. 4 km O Porté-Puymorens, ca. 1740–1750 m; flacher Hang unter Fels (mit *Pinus uncinata*, *Juniperus nana*, *Cytisus purgans* und *Betula pendula*) mit Rasen mit *Festuca paniculata*, *Helictotrichon marginatum*, *Astrantia major*, *Carlina acanthifolia*, *Chamaespartium sagittale*, *Cruciata glabra*, *Euphorbia cyparissias*, *Hypochaeris*

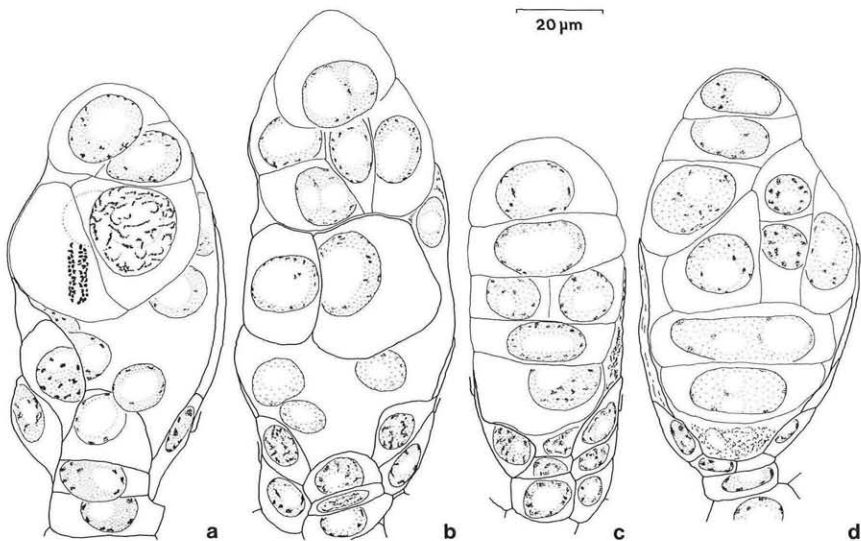


Abb. 27. *Nigritella nigra* subsp. *iberica*. Entwicklung der Nuzellarembryonen. – a vierzelliger Proembryo über sechskernigem ES (1 Kern durch den Proembryo verdeckt). – b fünfzelliger Proembryo am Scheitel des Nuzellus, darunter zwei embryogene Zellen und der vierkernige ES. – c sechszelliger Proembryo, der den Raum des ES fast vollständig ausfüllt. – d Raum des ES von mehreren (wahrscheinlich drei) Proembryonen voll ausgefüllt. – a, b, c Col du Pourtalet 1790 m. – d Rio Sant Jóseo.

maculata, *Leontodon hispidus*, *Plantago media* u. a.; 11. 7. 1992; leg. H. TEPPNER & E. KLEIN $2n = \text{ca. } 80$
Ost-Pyrenäen, Dept. Ariège, W Ax-les-Thermes, Col de Pailheres, ca. 2010 m, NNW exponierter Hang mit Weiderasen mit *Sesleria varia*, *Poa alpina*, *Polygonum viviparum*, *Dryas octopetala*, *Alchemilla alpina*, *Myosotis alpestris*, *Pedicularis comosa*, *Ranunculus carinthiacus* (Blätter z. T. behaart), *Salix pyrenaica* u. a.; 10. 7. 1992; leg. H. TEPPNER & E. KLEIN $2n = 80$
–, –, –, –, ca. 2 km O unter der Paßhöhe, ca. 1920 m; flach geneigte Hänge mit Zwergstrauchheiden und Rasenfragmenten mit *Juniperus nana*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Primula elatior*, *Festuca nigrescens*, *Alyssum montanum*, *Polygala alpestris*, *Nigritella gabasiana* u. a.; 10. 7. 1992; leg. H. TEPPNER & E. KLEIN . . . $2n = \text{ca. } 80$

N. nigra subsp. *iberica* ist – wie *N. n.* subsp. *austriaca* – tetraploid mit $2n = 4x = 80$ Chromosomen. Die diploide Chromosomenzahl (vgl. Abb. 24) wurde in erster Linie an Zellen der Integumente, z. T. auch an embryogenen Zellen und jungen Embryonen ermittelt. Die Individuen einer Population enthielten ein zusätzliches kleines Chromosom (Abb. 24c), über dessen Natur zur Zeit keine weitergehenden Aussagen möglich sind und das in der vorstehenden Liste vorläufig als Fragment angeführt ist.

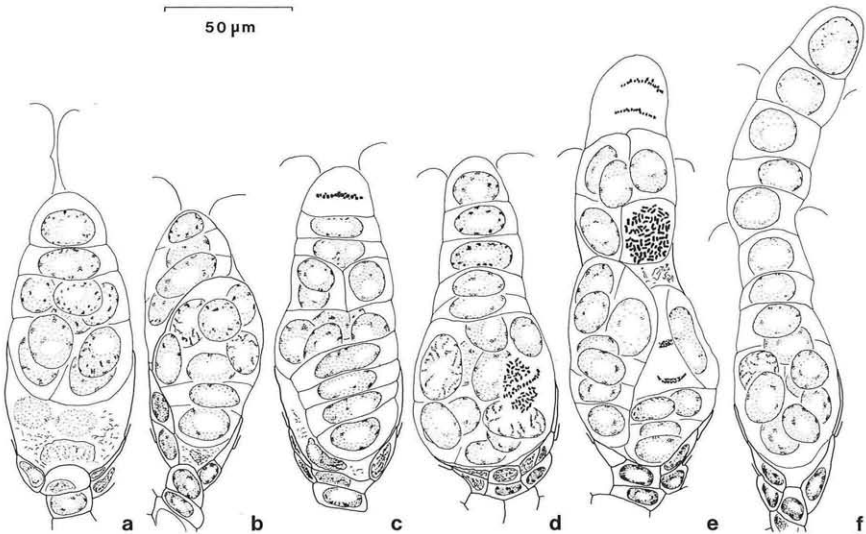


Abb. 28. *Nigritella nigra* subsp. *iberica*. Entwicklung der Nuzellarembryonen: Nuzelli mit mehrzelligen Proembryonen. – a 10zelliger Proembryo über degeneriertem ES. – b zwei Proembryonen, der obere vierzellig, der untere neunzellig. – c 15zelliger Proembryo mit zwei Suspensoren. – d 17zelliger Proembryo. – e drei Proembryonen, oben und rechts unten sechszellig, links unten achtzellig; im oberen Embryo eine mitotische Metaphase mit $2n = 80$ Chromosomen (vgl. Abb. 24a). – f 16zelliger Proembryo (davon 8 Zellen Suspensor), die Suspensorspitze bereits aus der Mikropyle ragend. – Die Linien an der Spitze von a–e und die unteren in f deuten die Spitze des inneren Integumentes, die oberen Linien in f die des äußeren Integumentes an. – a–f Porté-Puymorens.

Embryologie: *N. nigra* subsp. *iberica* ist ebenso wie *N. n.* subsp. *nigra* und *N. n.* subsp. *austriaca* apomiktisch.

Mikrosporogenese und Mikrogametogenese verlaufen weitestgehend normal. Es gibt sehr wenige, kleine, zusätzliche Zellen in den Pollentetraden und auch sonst nur sehr wenige fehlgeschlagene Körner (Abb. 22). Auch der Zellinhalt mit der männlichen Befruchtungseinheit (Abb. 23a) erscheint völlig normal. Gelegentlich ist ein Mikronukleus neben dem Hauptkern vorhanden (Abb. 23b).

Die Makrosporogenese kann (in einem zwischen den Gynözeen stark wechselnden Prozentsatz von Samenanlagen – von weitaus vorherrschend bis vereinzelt) sehr frühzeitig durch Degeneration der EMZ sistiert werden. Dann bleibt nur ein meist sehr enges Lumen des Nuzellus erhalten, und ein bis mehrere Zellen des Nuzellusscheitels vergrößern sich frühzeitig zu embryogenen Zellen (Abb. 26a, d, e); z. T. tun dies zusätzlich basale Zellen der Seitenwand des Nuzellus (Abb. 26d, e), selten nur solche basalen Zellen. In den übrigen Samenanlagen entwickelt sich die EMZ weiter und

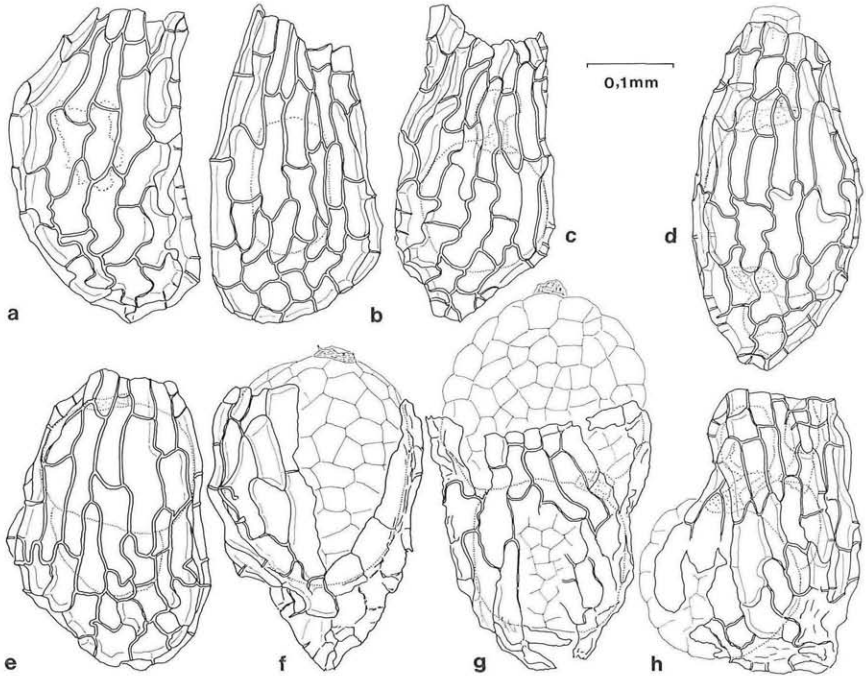


Abb. 29. *Nigritella nigra* subsp. *iberica*. Reife Samen. – a mit fehlgeschlagenem, b–d mit einem Embryo, e mit 2 Embryonen. – f–h Samen mit geplatzter Samenschale; f mit einem Embryo, g und h mit zwei Embryonen. – Embryo in d mit zwei Suspensorresten. – Umrißlinien der Embryonen punktiert. – a, f Maladeta, b Col du Pourtalet 1790 m; c, d, e, g, h Col de Bassibé.

die Meiose wird bis zur Bildung der Makrosporentetrade durchlaufen. Die Meiose zeigt Störungen in Form von Multivalentbildung und dem Auftreten von Univalenten in der Metaphase I; die entsprechenden Folgeerscheinungen treten in den späteren Stadien auf (z. B. aneuploide Chromosomenzahlen und Bruchstücke: Abb. 25b); mit den beobachteten haploiden Chromosomenzahlen von 39–44 (ohne allfällige Bruchstücke gezählt) halten sich Störungen aber in Grenzen. Ab dem Pachytän, spätestens ab dem Dyaden- oder Tetradenstadium sind auch hier ein bis mehrere Zellen des Nuzellusscheitels als embryogene Zellen vergrößert (Abb. 25 a–c); relativ selten entstehen embryogene Zellen nur in der Nuzellus-Seitenwand oder – häufiger – in einem Teil der Samenanlagen überhaupt nicht (vgl. für *N. miniata* u. a. TEPPNER & KLEIN 1985a: 165–167, für *N. widderi* TEPPNER & KLEIN 1985b: 320–323 und ROSSI & al. 1987).

Chalazale Makrosporen treten im allgemeinen in die Embryosackentwicklung ein, die zu Ende laufen kann (Abb. 25b–e, Abb. 26b, c, Abb. 27a, b). In seltenen Fällen, in denen keine embryogene Zelle am

Nuzellusscheitel ausgebildet war, waren auch Strukturen des Fadenapparates an der Spitze des ES zu sehen (Abb. 25d, e). Im allgemeinen degenerieren die ES früher oder später in Laufe ihrer Entwicklung (meist ab dem Vierkern-Stadium) und werden von den sich vergrößernden embryogenen Zellen bzw. Proembryonen zurückgedrängt. Auch von den Proembryonen verdrängte ES mit der endgültigen Kernzahl, d. h. ausgebildetem Eiapparat (Abb. 25c, 27a), wurden immer wieder beobachtet. Werden Blüten bestäubt, dringen Pollenschläuche auch in den ES ein; befruchtete ES bzw. Eizellen waren jedoch äußerst selten zu sehen (Abb. 25e). Heute wird zwar die Ansicht vertreten, daß es kaum hundertprozentige Apomikten gibt (ASKER 1979: 233), aber bei *N. n. subsp. iberica* ist es bisher ebensowenig wie bei anderen apomiktischen Nigritellen gelungen, Anhaltspunkte für die tatsächliche Entwicklung sexueller Embryonen zu finden. Vor allem wären auf Grund der Meiosestörungen (vgl. z. B. die beiden zählbaren Platten im ES in Abb. 25b) bei partieller Sexualität Schwankungen der sporophytischen Chromosomenzahl zu erwarten, was keineswegs der Fall ist. Leider ist der leichte Weg des Nachweises partieller Sexualität durch die Analyse der Nachkommenschaft mangels einfacher Kultivierbarkeit bei *Nigritella* nicht möglich.

Die Entwicklung der embryogenen Zellen setzt autonom, ohne die Notwendigkeit eines Stimulus durch Bestäuben ein: In unbestäubten Blüten ohne Massulae auf den Narben und ohne Pollenschläuche im Gynözeum finden sich die gleichen Stadien wie in bestäubten Blüten.

Die Genese der Nuzellarembryonen (Adventivembryonen) weist viele Störungen und Abweichungen gegenüber den sexuellen Embryonen auf. Die Ursache liegt sicherlich darin, daß den embryogenen Nuzelluszellen die exakte Polarisierung der Eizellen und Zygoten abgeht und daß sie an der Peripherie des Nuzellus entstehen und daher zumindest am Anfang nicht genau im physiologischen Gradienten (vgl. NAGL 1976: 375 ff.) zwischen chalazalem und mikropylarem Pol des ES bzw. des Nuzellus liegen (TEPPNER 1991a, b), sowie im häufigen Falle des Vorhandenseins mehrerer embryogener Zellen bzw. Proembryonen sich außerdem gegenseitig in der Entwicklung behindern (Abb. 27d, 28b, e).

Mit fortschreitender Entwicklung (Vergrößerung) werden die embryogenen Zellen bzw. jungen Proembryonen zwar in das Zentrum der Samenanlage an den Platz des ES gedrängt, aber die damit gegebene Orientierung im physiologischen Gradienten reicht offenbar nicht aus, um alle Unregelmäßigkeiten auszugleichen.

Schon die ersten Zellteilungsfolgen verlaufen sehr unregelmäßig. Es kommen zwar vierzellige Proembryonen vor, die zygotischen in der Anordnung der Zellen ähnlich sind (Abb. 26d; ein späteres Stadium Abb. 28a), aber häufig läuft die Entwicklung über eine gerade bis

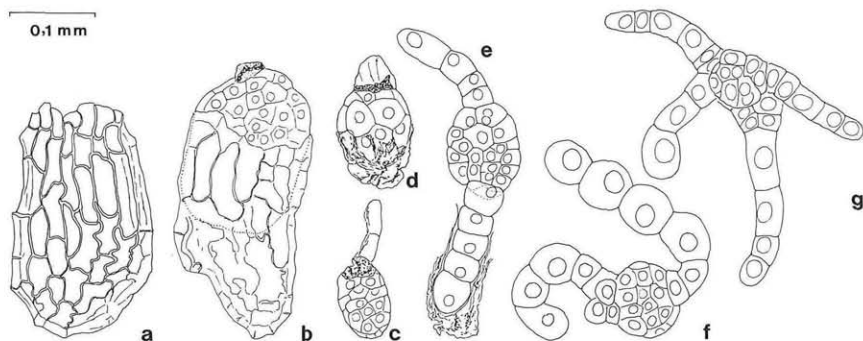


Abb. 30. *Nigritella nigra* subsp. *iberica*. Samen bzw. Embryonen eines Individuums mit mehr oder weniger fehlschlagender Samenschale. – a, b reife Samen aus einer Frucht, in der die Samenschalen partiell schlecht entwickelt sind. Embryonen teils eingeschlossen (a) oder Samenschale gesprengt (b). – c–g Samen und Embryonen aus einer anderen Frucht, Integumente frühzeitig völlig degeneriert (f, g) oder nur in Form von kollabierten Resten vorhanden (c–e). Rudimentäre Suspensoren in c und d, wohl entwickelte in e–g; Embryonen mit einem Suspensor (c, d) oder mit zwei (e), zwei langen und zwei kurzen (f) und vier langen (g) Suspensoren. – Die Zellkerne sind nur durch ihre Umrißlinien dargestellt. – a–g Col de Bassibé.

gekrümmte viergliedrige Zellreihe (Abb. 26e, 27a). Außerdem müssen die Zellreihen nicht in der Längsrichtung der Samenanlage orientiert sein, sondern können auch schräg oder quer (Abb. 26c) liegen. Auch die Zellvermehrung in den einzelnen Etagen des jungen Proembryos setzt sehr unregelmäßig und abweichend von der definierten Folge bei den zygotischen Embryonen ein (Abb. 27b, c). Der Beginn der Suspensorentwicklung ist auch recht variabel und setzt im insgesamt 4–20zelligen Proembryo ein.

In den späteren Stadien tritt als besonders häufige Aberration die Ausbildung zweier, einander mehr oder weniger gegenüberstehender Suspensoren an ein und demselben Embryo auf (Abb. 28c; bei *N. n.* subsp. *austriaca*: Abb. 31d). Im Falle mehrerer embryogener Zellen bzw. Proembryonen pro Nuzellus schlagen im Zuge der weiteren Entwicklung häufig bis auf einen alle übrigen fehl. Nicht selten bleiben aber bis in die reifen Samen zwei Embryonen (selten drei) erhalten.

Die Unregelmäßigkeiten der Entwicklung, das Fehlen einer definierten Zellteilungsfolge, erscheint auch dort sehr eindrucksvoll, wo zwei völlig verschiedene Embryonen im selben Samen enthalten sind (Abb. 28b, Abb. 29e, g, h).

Spätere Entwicklungsstadien mit $\pm$ ausgewachsenen Embryonen waren in den untersuchten Präparaten unzureichend vertreten. Zum Vergleich, und um weitere Beispiele der vielfältigen Möglichkeiten zu illustrieren, die die Embryogenese bei *N. nigra* beschreiten kann, seien

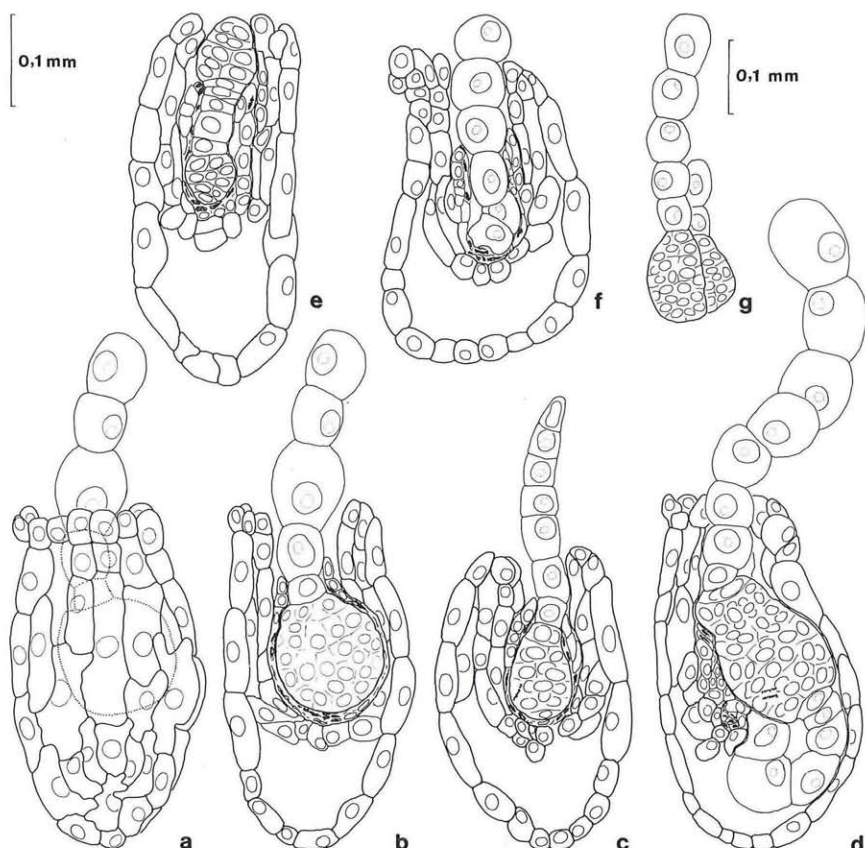


Abb. 31. *Nigritella nigra* subsp. *austriaca*. Unreife Samen und Embryonen. – a–c Samen mit einem Embryo und je einem Suspensor. a und b derselbe Same in Flächenansicht (a) und im optischen Schnitt (b). – d Same mit einem Embryo, dieser mit 2 Suspensoren; der Embryo und der proximale Suspensor haben die Nuzellusbasis durchbrochen. – e an beiden Enden einer suspensorartigen Zellreihe sind Embryonen entwickelt. – f der Same enthält nur eine Zellreihe aus suspensorartigen Zellen. – g zwei Embryonen aus e i n e m Samen. – Die Zellkerne sind nur durch ihre Umriffenlinien dargestellt. – a–g Steiermark, Grazer Bergland,

Osser. – Der Maßstrich rechts oben gilt nur für Teilfigur g.

daher noch mit Abb. 31 bei *N. n.* subsp. *austriaca* beobachtete Verhältnisse in Auswahl dargestellt.

Die Möglichkeiten von Embryonen, sich normal zu entwickeln, sind dort, wo die Integumente frühzeitig fehlschlagen, noch um eine Stufe reduziert (TEPPNER 1991b): Die Polarisierung der Proembryonen ist noch geringer, da sich diese bald mehr oder weniger frei in der Ovarhöhle entwickeln müssen. Ein solcher Fall lag bei der Beschreibung von

N. stiriaca vor (TEPPNER & KLEIN 1985a: 161, 163); inzwischen zeigte es sich, daß bei anderen Individuen dieser Art die Integumente erhalten blieben (TEPPNER unpubl.), das Fehlschlagen also einzelne Gynözeen oder Individuen betrifft und kein Charakteristikum einer Art ist (TEPPNER 1991b). Bei *N. n.* subsp. *iberica* trat in der Population vom Col de Bassibé ein solches Individuum auf, bei dem die Integumente z. T. frühzeitig völlig fehlgeschlagen sind; die Embryonen (ein bis mehrere je Samenanlage) entwickelten sich sehr unregelmäßig und können in verschiedenster Weise gestaltet sein. Die Größe der Embryonen ist unterschiedlich, die Zahl der Suspensoren schwankt zwischen 1 und nicht selten 4, die Länge der Suspensoren an einem Embryo kann auch sehr verschieden sein, die Zellzahlen der Suspensoren liegen zwischen 1 und 6 (eine kleine Auswahl der Möglichkeiten zeigt Abb. 30; TEPPNER 1991b). Ob diese z. T. bizarren Embryonen keimfähig sein können, ist nicht bekannt.

Die Apomixis in Form von Nuzellar-(Adventiv-)Embryonie stimmt damit bei *N. nigra* subsp. *iberica* nicht nur mit *N. n.* subsp. *austriaca* und subsp. *nigra*, sondern auch mit den übrigen apomiktischen *Nigritella*-Arten (*N. miniata*, *N. widderi*, *N. stiriaca*, *N. archiducis-joannis*; TEPPNER & KLEIN 1985a, b, ROSSI & al. 1987) und *Gymnigritella runei* (TEPPNER & KLEIN 1989) im wesentlichen überein.

5. Diskussion

SCHLECHTER 1919: 271 hat zwar eine *N. nigra* var. *pyrenaica* mit der Angabe „Verbreitung: Pyrenäen“ aufgestellt, aber aus der knappen Diagnose ist, ebensowenig wie aus SCHLECHTER 1928: 232 und KELLER & Soó 1933: 266, 267, auch mit bestem Willen nicht zu erschließen, welche der beiden Pyrenäensippen gemeint sein könnte. Das Herbar SCHLECHTER ist während des 2. Weltkrieges in Berlin verbrannt und Dubletten von SCHLECHTERS Material in anderen Herbarien sind uns nicht begegnet. Wegen der völligen Unklarheit haben wir daher das Epitheton „*pyrenaica*“ nicht aufgegriffen.

Zu den Diploiden in den Alpen [*N. corneliana* (BEAUV.) GÖLZ & REINHARD, *N. lithopolitana* RAVNIK und *N. rhellicani* TEPPNER & KLEIN] kommt nun mit *N. gabasiana* der Pyrenäen und der Cantabrischen Gebirge eine weitere diploide Art hinzu. Bei ihr sind ein der *N. rhellicani* ähnliches Zellmuster der Samenschale und die dunkle Blütenfarbe mit der tütenförmig zusammengezogenen Lippe der meisten anderen alpinen *Nigritellen* kombiniert. Von der zweiten Sippe der Pyrenäen, der *N. nigra* subsp. *iberica*, ist sie eben durch die zusammengezogene Lippe sowie durch den Stiftchensaum der unteren Tragblätter und den schwächeren, nicht schokoladeartigen Geruch leicht zu unterscheiden.

Von der apomiktischen *N. nigra* sind bisher zwei Unterarten, nämlich *N. n.* subsp. *nigra* aus Skandinavien (mit $2n = 3x = 60$) und *N. n.* subsp.

austriaca TEPPNER & KLEIN 1990 aus den Ostalpen (mit $2n = 4x = 80$) beschrieben. *N. n.* subsp. *iberica* ist der letztgenannten Unterart sehr ähnlich und hat ebenfalls $2n = 80$ Chromosomen. In einer Anzahl von meßbaren Blütenmerkmalen erreicht *N. n.* subsp. *iberica*, bei erheblicher Überschneidung, die größeren Werte:

	<i>N. nigra</i> subsp. <i>austriaca</i>	<i>N. nigra</i> subsp. <i>iberica</i>	<i>N. nigra</i> subsp. <i>nigra</i>
Länge der seitlichen Sepalen	6,1–8,2 mm	(6,2–)6,8–9,5 mm	7,2–10,5 mm
Länge des medianen Sepalums	5,8–7,5 mm	(6,5–)6,7–8,4 mm	7,0–10,2 mm
Länge der Petalen	5,2–7,4 mm	(6,0–)6,5–8,2 mm	6,4–9,5 mm
Breite des bauchigen Teiles der Lippe	1,9–2,5 mm	2,0–2,8 mm	2,0–2,6 mm
Maximale Einschnürung der Lippe, mm über der Blütenbasis	2,1–2,7 mm	(2,5–)2,7–3,3 mm	2,3–3,3 mm
Sporn	1,0–1,3 mm	(0,9–)1,0–1,4(–1,5) mm	0,8–1,1 mm
Länge der Lippe	6,8–10 mm	(7,2–)7,8–10 mm	7,9–12 mm

Die Länge der Lippe erreicht dagegen bei *N. n.* subsp. *iberica* und subsp. *austriaca* 10 mm. In der Breite der Sepalen und Petalen erreicht *N. n.* subsp. *iberica* auch um 0,2–0,5 mm (selten um mehr) größere Werte. Bei den Spornen liegt über die Hälfte der Meßwerte bei 1,3 und 1,4 mm, bei *N. n.* subsp. *austriaca* betragen dagegen drei Viertel der Meßwerte 1,1 und 1,2 mm.

Die genannten Unterschiede haben uns bewogen, der tetraploiden Pyrenäensippe den Rang einer Unterart zuzubilligen, und sie nicht einfach in *N. n.* subsp. *austriaca* einzuschließen.

N. n. subsp. *iberica* ist offensichtlich ein Endemit der Pyrenäen; lediglich für zwei *Nigritella*-Angaben aus den Cantabrischen Gebirgen, nämlich aus O-Cantabria und Vizcaya haben wir kein Belegmaterial gesehen; hier wäre die Artzugehörigkeit noch zu überprüfen (wir halten hier *N. gabasiana* für wahrscheinlicher)*). In den Pyrenäen kommen nach unseren eigenen Beobachtungen vom westlichsten bis zum östlichsten Punkt (siehe Fundortslisten) meist beide Arten gemeinsam in gemischten, oder in benachbarten, nicht weit voneinander entfernten Populationen vor. Nur in zwei Gebirgsstöcken ist bisher nur je eine Art beobachtet worden: Im Massiv des Pic de Cézy *N. gabasiana* und im Gebiet Maladeta – Massiv von Castanesa *N. nigra* subsp. *iberica*.

*) Siehe Nachtrag auf Seite 209.

DELFORGE in DELFORGE & al. 1991 hat in einer Notiz, in der einige in letzter Zeit beschriebene Orchideen-Arten zu Unterarten und als Unterarten beschriebene zu Arten umkombiniert werden, auch *N. n.* subsp. *austriaca* in den Artrang erhoben. Wir können dem jedoch wegen der starken Überschneidungen der Merkmale mit *N. n.* subsp. *nigra* nicht folgen. Der Speciesrang kommt nach dem oben Gesagten auch für die gegenständliche Pyrenäensippe keinesfalls in Frage.

CAUWET-MARC & BALAYER 1986: 268, 273, 275 haben für „*N. nigra* (L.) WETTST. var. *pyrenaica* SCHLECHTER“ aus den Ost-Pyrenäen (La Vignole; gemeint ist ein Tal südwestlich des Col du Puymorens; lt. brieflicher Mitteilung von Frau BALAYER, wofür wir herzlich danken.) $2n = 64$ Chromosomen angegeben. Wir haben dort, damals noch mangels genauer Ortsangaben, und wegen Zeitknappheit keine *Nigritella* gefunden, verfügen aber über Aufsammlungen jeweils beider Arten (mit $2n = 40$ bzw. $2n = 80$) von Stellen ca. 3 km NW und ca. 7–9 km ONO von La Vignole. Ob die beiden Autorinnen – wie andere vor ihnen (vgl. die Korrektur von Zahlenangaben in TEPPNER & KLEIN 1985a: 154 und 1990: 13, 16) – der magischen Kraft schon publizierter Chromosomenzahlen erlegen sind, oder ob sie zufällig eine Hybride zwischen den beiden Sippen mit $2n = 60$ in der Hand hatten, läßt sich auf Grund der Publikation und mangels eines Restes der Fixierung (briefl. Mitt.) nicht mehr feststellen. Mit einer weiter verbreiteten triploiden Sippe im Sinne einer Art oder Subspecies ist in den Pyrenäen jedenfalls nicht zu rechnen; sicher kommt *N. nigra* subsp. *nigra* weder in den Pyrenäen, noch in den Cantabrischen Gebirgen vor – im Gegensatz zur Annahme von DELFORGE 1992.

Die von CAUWET-MARC & BALAYER 1986: 273 unter Einbeziehen aller falschen Chromosomenzahlenangaben angestellten Spekulationen über eine Chromosomengrundzahl von $x = 8$ sind natürlich hinfällig, die Chromosomengrundzahl in der Gattung *Nigritella* beträgt – wie beim Großteil der Orchideen – $x = 20$.

Die ökologischen Ansprüche beider Pyrenäen-Sippen sind sehr ähnlich, wie sich aus den öfters beobachteten gemeinsamen Vorkommen und aus dem Vergleich der Begleitflora-Listen ergibt. Es erscheint möglich, daß *N. n.* subsp. *iberica* etwas mehr auf tiefgründigere und auf oberflächlich entkalkte Standorte geht, als *N. gabasiana*. Diesbezüglich wären aber noch genaue vegetationskundliche Analysen notwendig, denn die bisherigen vegetationskundlichen Arbeiten, in denen *Nigritella* erwähnt sind (z. B. GRUBER 1975: 405, 413: im Androsaci-Festucetum eskiae und im Alchemillo-Nardetum), erlauben mangels Unterscheidung beider Sippen natürlich keine Aussage.

Ebenso verbleibt die Aufgabe, die Verbreitung von *Nigritella* in den Pyrenäen (GALÁN CELA & al. 1991 für den spanischen Anteil) nach Arten getrennt im Detail zu erheben und neu darzustellen.

6. Dank

Unser Dank gilt zunächst allen, die uns Fixierungen mit Belegmaterial aus den Pyrenäen besorgt haben; es sind dies Mag. Leonora und Mag. Rainer KARL (Köflach), Gebhard KARL (Graz) und Prof. J. J. LAZARE (Gabas).

Frau Dr. Monique BALAYER (Perpignan) danken wir für briefliche Auskünfte zu ihren Untersuchungen.

Herr Dr. Eckhard WILLING (Berlin) hat uns wieder in dankenswerter Weise beim Beschaffen von Literatur unterstützt.

Weiters danken wir den Direktoren und Curatoren der Herbarien E (Jennifer LAMOND), FCO (Ma. Carmen FERNÁNDEZ-CARVAJAL), JACA (Daniel GÓMEZ GARCÍA) und MA (Santiago CASTROVIEJO) für das prompte Entleihen von Herbarmaterial.

7. Schrifttum

- ASEGINOLAZA C. 1983. Singularidad florística del Aldamin en Vizcaya. – Collect. bot. 14: 27–30.
- ASKER S. 1979. Progress in apomixis research. – Hereditas 91: 231–240.
- CASTEL H. 1981. Cartographie des Orchidées de l'Aude. – Bull. Soc. Etud. sci. Aude 81: 19–29.
- 1983. Cartographie des Orchidées de l'Aude. Additions et corrections. – Bull. Soc. Etud. sci. Aude 83: 3–4.
- CAUWET-MARC A.-M. & BALAYER M. 1986. Les Orchidées du bassin méditerranéen. Contribution à l'étude caryologique des espèces des Pyrénées-Orientales (France) et contrées limitrophes. II. Tribus des *Ophrydæ* LINDL. proparte. – Bull. Soc. bot. Fr. 133, Lettres bot. 1986(3): 265–277.
- Code = GREUTER & al. 1988.
- DELFORGE P. 1992. La Nigritelle des Picos de Europa (Espagne). – Les Naturalistes belges 73(3) special „Orchidées“ 5: 137–142.
- , DEVILLERS-TERSCHUREN J. & DEVILLERS P. 1991. Contributions taxonomiques et nomenclaturales aux Orchidées d'Europe (*Orchidaceae*). – Les Naturalistes belges 72(3): 99–101.
- DRESSER D. W. 1959. Notes on the prealpine flora of the Picos de Europa, Spain. – Notes roy. bot. Garden Edinburgh 23(1): 25–46.
- 1962. Notes on the prealpine flora of the Picos de Europa, Spain – II. – Notes roy. bot. Garden Edinburgh 24(1): 1–13.
- DUPONT P. 1975. Sur l'intérêt phytogéographique du Massif du Castro Valnera (Montagnes Cantabriques Orientales). – Anal. Inst. bot. Cavanilles 32(2): 389–396.
- FOLSOM M. W. & CASS D. D. 1990. Embryo sac development in soybean: cellularization and egg apparatus expansion. – Canad. J. Bot. 68: 2135–2147.
- & — 1992. Embryo sac development in soybean: the central cell and aspects of fertilization. – Amer. J. Bot. 79(12): 1407–1417.
- FOUGÈRE-RIFOT M. 1987. Macrosporo- et macrogaméto-genèses, fécondation, embryogenèse et albuminogenèse chez les Angiospermes. – Bull. Soc. bot. Fr. 134, Actual. bot. 1987(1): 113–168.
- GALÁN CELA P., GAMARRA R. & GARILLETI R. 1991. *Nigritella nigra*. – In: FERNÁNDEZ CASAS J. & GAMARRA R. (Eds.). Asientos para un atlas corológico de la flora occidental, 18: 272–273. – Fontqueria 31: 259–284.

- GREUTER W. & al. (Eds.). 1988. International code of botanical nomenclature . . . – Regnum vegetabile 118. – Königstein.
- GRUBER M. 1975. Les associations du Nardion Br. -Bl. 1926 en Pyrénées ariégeoises et catalanes. – Bull. Soc. bot. Fr. 122: 401–416.
- HOLMGREN P. K. & al. (Eds.) 1990. Index herbariorum. Part I: The herbaria of the world, eighth ed. – Regnum vegetabile 120. – Bronx, New York.
- HUANG B.-Q., RUSSELL S. D., STROUT G. W. & MAO L. -J. 1990. Organization of isolated embryo sacs and eggs of *Plumbago zeylanica* (Plumbaginaceae) before and after fertilization. – Amer. J. Bot. 77(11): 1401–1410.
- Index Herbariorum = HOLMGREN & al. 1990.
- KELLER R. & Soó R. V. 1933. Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes, 2 (Lief. 6–7). – In: Repert. Spec. nov. Regni veget., Sonderbeiheft A 2.
- KLEIN E. 1978. Die Farbvarietäten von *Nigritella* und den Arten der Subsektion *Moriones* der Gattung *Orchis* als Beispiel apochromer Serien. – Orchidee 29(2): 71–78.
- MANARA B. 1992. Some considerations on Latin geographical epithets in binomials. – Taxon 41(3): 524–528.
- NAGL W. 1976. Zellkern und Zellzyklen. – Stuttgart.
- ROSSI W., CAPINERI R., TEPPNER H. & KLEIN E. 1987. *Nigritella widderi* (Orchidaceae-Orchideae) in the Apennines. – Phytion (Horn, Austria) 27(1): 129–138.
- SCHLECHTER R. 1919. Mitteilungen über europäische und mediterrane Orchideen. II. – Repert. Spec. nov. Regni veget. 16: 257–292.
- 1928. Monographie der Gattungen und Arten (mit Blütenanalysen), Lief. 6. – In: KELLER G. & SCHLECHTER R., Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes, 1. – Rep. Spec. nov. Regni veget., Sonderbeiheft A.
- SLUYS M. VAN DER & GONZÁLES ARTABE J. 1982. Orquideas de Navarra. – Pamplona.
- SOUÈGES R. 1948. Embryogénie et classification. Troisième fascicule: Essai d'un système embryogénique (partie spéciale: Première période du système). – Actualités scientifiques et industrielles 1060. – Paris.
- & CRÉTÉ P. 1952. Les acquisitions les plus récentes de l'embryogénie des Angiospermes (1947–1951). – Ann. Biol. 28: 9–45 (zitiert nach VEYRET 1965).
- SUMNER M. J. & CAESELE L. VAN 1989. The ultrastructure and cytochemistry of the egg apparatus of *Brassica campestris*. – Canad. J. Bot. 67: 177–190.
- TEPPNER H. 1991a. Karyology and embryology of *Nigritella* (Orchideae). – 9th European Orchid Congress, Proceedings, Orto Botanico, Rome, April 11–14 1991, p. 14–15.
- 1991b. Embryologische Untersuchungen an *Nigritella* (Orchidaceae). – In: HAFELLNER J. (Ed.), 6. Österr. Botanikertreffen, Kurzf. Beitr., p. 50. – Graz.
- & KLEIN E. 1985a. Karyologie und Fortpflanzungsmodus von *Nigritella* (Orchidaceae-Orchideae), inkl. *N. archiducis-joannis* spec. nov. und zweier Neukombinationen. – Phytion (Horn, Austria) 25(1): 147–176.
- & — 1985b. *Nigritella widderi* spec. nov. (Orchidaceae-Orchideae). – Phytion (Horn, Austria) 25(2): 317–326.
- & — 1989. *Gymnigritella runei* spec. nova (Orchidaceae-Orchideae) aus Schweden. – Phytion (Horn, Austria) 29(2): 161–173.

- & — 1990. *Nigritella rhellicani* spec. nova und *N. nigra* (L.) Rchb. f. s. str. (Orchidaceae – Orchideae). – Phytion (Horn, Austria) 31(1): 5–26 (Vorausabdruck).
- VEYRET Y. 1965. Embryogénie comparée et blastogénie chez les *Orchidaceae-Monandreae*. – Office Rech. sci. techn. Outre-Mer. – Paris.
- VIJAYARAGHAVAN M. R. & BHAT U. 1983. Synergids before and after fertilization. – Phytomorphology 33: 74–84.
- WARD H. M. 1880. On the embryo-sac and development of *Gymnadenia conopsea*. – Quart. J. microscop. Sci., N. S. 20: 1–18, pl. I–III.
- WENT J. L. VAN & WILLEMSE M. T. M. 1984. Fertilization. – In: JOHRI B. M. (Ed.), Embryology of Angiosperms, p. 273–317. – Berlin . . .

Nachtrag während des Druckes

Zwei von Herrn C. ASEGINOLAZA (Beasain, Gipuzkoa, Spanien) aus seinem Herbarium in dankenswerter Weise zur Verfügung gestellte Herbarbelege langten während der Durcklegung ein.

Nigritella gabasiana:

[Cantabrische Gebirge, Vizcaya], Aldamin, Laiotzeko amildegia, 1350 m, UTM 30TWN 1865; 21. 7. 1983; leg. C. ASEGINOLAZA.

[–, NW-Navarra], Araiz, [Sierra de Aralar], Irumugarrieta, 1350 m, UTM 30TWN 7961; 20. 7. 1987; leg. C. & J. ASEGINOLAZA.

Mit dem ersten Beleg hat sich unsere oben geäußerte Vermutung, daß am Mt. Aldamin in Vizcaya *N. gabasiana* vorkommen dürfte, bestätigt. Beide Funde sind weitere Hinweise dafür, daß in der gesamten Kette der Cantabrischen Gebirge wohl nur diese eine *Nigritella*-Art vorkommt.

Phytion (Horn, Austria) 33 (2): 209–210 (1994)

Recensio

TRIEST Ludwig (Ed.) 1991. *Isozymes in Water Plants*. Molecular systematics and biogeography of *Alisma*, *Baldellia*, *Hydrilla*, *Lagarosiphon*, *Potamogeton*, *Ruppia*, *Zannichellia*, *Najas* and the seagrasses. Enzyme polymorphism and its relationships to biological features in aquatic macrophytes (including a comparison with terrestrial plants). Conservation of genetic diversity. – In: Opera Botanica Belgica. Occasional publications edited by the National Botanic Garden of Belgium, Volume 4. – Lex. 8°, 264 Seiten, zahlreiche Abbildungen; kart. – National Botanic Garden of Belgium, B-1860 Meise. – BeF 2.050,-. – ISBN 90-72619-03-X. ISSN 0775-9592.

Die in diesem Band behandelten Themen sind durch die oben wiedergegebenen Untertitel gut umschrieben. Man kann hinzufügen, daß hier unter Wasserpflanzen nur *Alismatidae* verstanden werden und daß folgende Ordnungen und Familien betroffen sind: *Alismatales*: *Alismataceae* (*Alisma*, *Baldellia*), *Hydrocharitaceae* (*Enhalus*, *Lagarosiphon*, *Hydrilla*, *Thalassia*, *Halophila*); *Najadales*: *Potamogetonaceae* (*Potamogeton*, *Ruppia*), *Posidoniaceae* (*Posidonia*), *Zosteraceae* (*Zostera*, *Phyllospora*).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: [33_2](#)

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

Artikel/Article: [Nigritella gabasiana spec. nova, N. nigra subsp. iberica subsp. nova \(Orchidaceae-Orchideae\) und deren Embryologie. 179-209](#)