

Struktur, Verbreitung und Geschichte der Sippen von *Lepto-Galium* in Bayern

Von F. Ehrendorfer, Wien

Die Klärung der Sektion *Lepto-Galium* der Gattung *Galium* ist seit etwa acht Jahren Ziel experimentell-taxonomischer Studien des Verfassers. Als vorläufige Ergebnisse darf dabei auf die Arbeiten 1949, 1953a, 1953b und 1955 hingewiesen werden. Eine endgültige Zusammenfassung in einer Monographie wird demnächst erfolgen. Die Neubearbeitung der Gruppe hat gegenüber früheren Auffassungen (vgl. dazu besonders J. Schuster 1909, A. Hayek in G. Hegi 1914 und F. Vollmann 1914) manche Veränderungen notwendig gemacht und auch eine gewisse Vertiefung des Verständnisses der Sippenzusammenhänge ermöglicht. Da im Rahmen der Herbararbeiten auch das Material der Botanischen Staatssammlung München revidiert wurde, bin ich gerne der Anregung nachgekommen, die folgende Übersicht der bayerischen Sippen der Sektion *Lepto-Galium* auszuarbeiten.

Die Sektion *Lepto-Galium* Lange sensu Ehrendf. ist durch folgende Differentialmerkmale gekennzeichnet: Ausdauernde Hemikryptophyten; Stengel zart, basal fädig, niederliegend-aufsteigend (derb und robust bei der *G. mollugo*-L. Gruppe), behaart, widerhakig-rauh oder glatt; Blätter und blattähnliche Nebenblätter in Wirteln zu (4—) 6—10 (—12), einnervig, unterseits niemals bläulich-grün (wie bei der *G. silvaticum*-L. und *G. glaucum*-L. Gruppe), spitz (stumpflich bei der *G. palustre* Gruppe); Infloreszenzen zymös, vielblütig, Blütenstiele postfloral nicht sparrig-spreizend (wie bei *G. verum* L. u. a.); Blumenkronen flach, radförmig (trichterig bei Sect. *Orientali-Galium* Ehrendf. mit *G. pyrenaicum* Gou., *G. cometerhizon* Lap., *G. saxosum* (Chaix) Breistr. = *G. megalospermum* Vill. und *G. incanum* S. S. in Europa, ferner bei der *G. uliginosum* L.-*G. rivale* Griseb.-Gruppe), rötlich, gelblich oder weiß, mit stumpfen oder begranteten Kronzipfeln; Fruchtknoten und Früchte ohne persistierende Kelchzipfel, oben abgerundet, immer kahl.

Die Sippendifferenzierung der *Lepto-Galia* geht vor allem in ökologischer Richtung, die morphologischen Verschiedenheiten sind vielfach recht unbedeutend. Eine Liste der Begleitvegetation einer Sippe erlaubt vielfach eher eine korrekte Bestimmung als ein mangelhafter Herbarbeleg. Die Voraussetzung für die erfolgreiche Ausbreitung zahlreicher, vor allem ökologisch verschiedener Sippen bei *Lepto-Galium* ist offensichtlich durch eine besonders aktive zytologische Differenzierung gegeben (vgl. dazu besonders Ehrendorfer 1954). Ebenso wie zahlreiche andere Gruppen der Gattung stellt nämlich auch *Lepto-Galium* einen umfangreichen Eu-Polyploid-Komplex mit der Grundzahl $x = 11$ dar; durch mehrfache parallele Polyploidisierung sind hier aus diploiden tetra-, hexa-, okto- und sogar dekaploide Sippen entstanden. Wie genetische Analysen zeigen (Ehrendorfer 1955,) verlieren dabei Kreuzungsbarrieren der diploiden auf den höher polyploiden Stufen in steigendem Maße an Wirksamkeit. Die Bedeutung der Polyploidie liegt also offensichtlich im wesentlichen darin, die Erneuerung der verloren gegangenen Variabilität genetisch isolierter Diploider durch Kreuzung entsprechender Autopolyploider zu ermöglichen. Dadurch kann auf der diploiden Stufe erstarrtes Merkmalsgut auf höher polyploiden Stufen rasch umkombiniert und in neuen „sekundär allopolyploiden“ Sippen mobilisiert werden.

Das morphologisch-geographische Erscheinungsbild des Sippenkomplexes entspricht dieser phylogenetischen Differenzierung: Die Sippen niederer Chromosomenzahl-Stufen bilden infolge der pleistozänen Klimateinwirkungen ein Mosaik aus isolierten, disjunkten Einheiten mit geringer morphologischer und ökologischer Amplitude, in meist unvergletscherten Gebieten*) und offenen Reliktbiozönosen mit geringer Konkurrenz; die Hochpolyploiden stellen dagegen infolge ihrer Funktion als \pm hybridogene Allel-„Reservoir“ ein schwach differenziertes „merkmalsträges“ Kontinuum dar, aufgebaut aus weitverbreiteten aneinanderschließenden Einheiten mit großer morphologischer und ökologischer Amplitude, mit Schwerpunkt in postglazial freigewordenen Räumen und aggressiven Klimax-Biozönosen mit intensiver Konkurrenz.

*) Eine natürliche Ausnahme hierzu bildet etwa das hochalpine diploide *G. belveticum*, das während der Eishochstände als Schutzpflanze verbreitungsmäßig gefördert wurde!

Für die spezielle Taxonomie und Floristik von *Lepto-Galium* ergeben sich aus diesen Erkenntnissen folgende drei allgemeinen Folgerungen:

1. Infolge der geringen Merkmalsdifferenzierung und großen Variabilität — besonders der Hochpolyptoiden — geben erst reichliche Aufsammlungen die Möglichkeit, die Populationsstruktur zu erkennen und die Sippe richtig zu bestimmen. Wichtige Merkmale sind vor allem Wuchsform, Stengelverzweigung, Indumentum, Blattform, Beschaffenheit der Fruchtepidermis, besonders aber auch die Polyploidiestufe.
2. Da Chromosomenzahl und Pollendurchmesser korreliert sind, ist eine Feststellung der Polyploidiestufe vielfach nicht nur durch Chromosomenzählung (am besten Quetschmethode mit Karminessigsäure nach Fixierung mit Alkohol-Eisessig), sondern auch durch statistische Auswertung von Pollenmessungen möglich. Gemessen werden dabei maximale Außendiameter reifer, in Karminessigsäure gequollener Körner.

Für *Galium pusillum* L. s. lat. liegen die Werte dabei etwa folgendermaßen: Diploide $2n = 22$: (16.5 —) 17 — 19.5 (— 20) μ , Tetraploide $2n = 44$: (19.5 —) 20 — 21 (— 22) μ , Hexaploide, Oktuploide und Dekaploide $2n = 66, 88, 110$: (21 —) 21.5 — 24 (— 25) μ .

3. Als „häufige“ Pflanze wurde *G. pumilum* Murr. coll. in Bayern (und auch sonst) völlig ungenügend aufgesammelt; besonders an Reliktstandorten sind in Bayern und im übrigen Mitteleuropa noch interessante Neufunde bisher übersehener tetraploider (und diploider?) Sippen zu erwarten.

Für Bayern ergibt sich folgende Übersicht der bisher bekannt gewordenen Sippen:

Sectio *Lepto-Galium* Lange in Willk. & Lange, Prodr. Fl. Hisp. 2: 316 (1870), sensu Ehrendf.

Series *Galium pusillum* L. sensu lato:

- Subseries (E) *G. anisophyllum* Vill. ssp. *bavaricum* Ehrendf. (4 \times), ssp. *anisophyllum* (6 \times);
- (F) *G. valdepilosum* H. Braun ssp. *valdepilosum* [(2 \times), 4 \times];
- (H) *G. pumilum* Murr. sensu stricto [(6 \times), 8 \times];

Series *Galium helveticum* Weig. [2 \times , (4 \times)];

Series *Galium saxatile* L. (4 \times);

Series *Galium baldense* Spreng. sensu lato: *G. noricum* Ehrendf. (4 \times).

Bestimmungsschlüssel

- (1) Blätter mit hyaliner Spitze, am Rande (oder auch auf der Fläche) meist mit Börstchen oder Haaren besetzt (Lupe!), nicht auffällig glänzend; Blüten weiß oder schwach gelblich getönt (2)
- (1*) Blätter mit nicht entfärbter Spitze, völlig kahl, ölig glänzend, lineal bis oblanzeolat, etwa 6 bis 8 mm lang und 1,1 bis 1,5 mm breit, etwas fleischig, flach oder schwach umgerollt, der Mittelnerv nur undeutlich erkennbar; Blüten deutlich gelblich, in armlütigen, schwach durchblätterten schmalpyramidalen Infloreszenzen; Blütenstiele postfloral gerade, steiflich aufrecht; Früchte klein, glatt; dichträsige, nur 30 bis 100 mm hohe, getrocknet meist schwarzverfärbte Pflanzen der Alpenstufe (Berchtesgaden); Chromosomenzahl $2n = 44$
G. noricum Ehrendf.
- (2) Blattränder mit feinen, nach vorwärts gerichteten Börstchen besetzt (wenn ausnahmsweise kahl, Blütenstiele postfloral nickend), Pflanzen im übrigen kahl; Blätter breit oblanzeolat bis schmal obovat, Längen-Breiten-Index größter Blätter fast immer unter 5; Blattspitzen kurz, knorpelig-hyalin; Früchte groß, über 1.7 mm hoch . . . (3)
- (2*) Blattränder mit zurückgekrümmten Börstchen oder (ebenso wie die Blattflächen und Stengel) mit längeren abstehenden Haaren besetzt, seltener völlig kahl, Blätter schmal oblanzeolat bis breit linear, Längen-Breiten-Index größter Blätter fast immer über 5; Blattspitzen lang nadelig-hyalin; Blütenstiele postfloral immer aufrecht; Früchte mittelgroß, unter 1.7 mm hoch (**G. pusillum** L. s. lat.) (4)
- (3) Blütenstiele postfloral gerade, spreizend; Blüten weiß, in mäßig durchblätterten, verlängert-pyramidalen Infloreszenzen; Früchte spitz-papillös; etwa 80 bis 250 mm hohe, aufsteigend-aufrechte, getrocknet \pm schwarzverfärbte Pflanzen saurer Heiden der Hügel- und Bergstufe; Chromosomenzahl $2n = 44$ (*G. berynicum* Weig. =) **G. saxatile** L.
- (3*) Blütenstiele postfloral zu Boden gekrümmt; Blüten gelblichweiß, einzeln oder in wenigblütigen Gruppen in den Achseln der oberen Laubblätter; Früchte glatt; etwa 30 bis 50 mm hohe, kriechend-ausgebreitete Rasen bildende, getrocknet unverfärbte Pflanzen des lehmigen, kalkreichen Gerölls der Alpenstufe; Chromosomenzahl $2n = 22$, (44) **G. helveticum** Weig.
- (4) Blätter meist keilförmig, knapp unter der Spitze am breitesten, plötzlich zugespitzt, relativ breit, Längen-Breiten-Index größter Blätter etwa 5 bis 8; Infloreszenzen meist stark trugdoldig abgeflacht, relativ armlütig; Internodien der Stengel zumindest gegen den Grund stärker gedrängt; basale Blätter zur Blütezeit noch erhalten; gedrungene, meist nicht über 150 mm hohe räsige (vegetative Kurzspresse!) Pflanzen neutraler bis basischer Böden
G. anisophyllum Vill.

- (A) Stengel (ebenso wie die ganze Pflanze) fast immer fein abstehend behaart; Blätter kurz, meist nicht über 10 mm; obere Internodien meist stärker gestreckt, Infloreszenzen daher verlängert, breit pyramidal; Blüten mittelgroß, unter 3 mm \varnothing ; Früchte spitz-papillös; getrocknet \pm unverfärbte Pflanzen der Kalk- und Dolomit-Rohböden des Fränkischen Jura; Chromosomenzahl $2n = 44$ ssp. *bavaricum* Ehrendf. *)
- (B) Stengel kahl; Blätter länger, längste meist über 10 mm; obere Internodien meist verkürzt, Infloreszenzen daher gedrunken-schirmförmig; Blüten groß, über 3 mm \varnothing ; Früchte fast immer glatt; getrocknet öfters schwärzlich oder schmutziggelblich verfärbte Pflanzen basischer Böden der Alpen- und Voralpenstufe; Chromosomenzahl $2n = 66$ ssp. *anisophyllum* **)
- (4*) Blätter meist schmal oblanzeolat, im oberen Drittel bis Viertel am breitesten, allmählicher zugespitzt, relativ schmal, Längen-Breiten-Index größter Blätter etwa 8 bis 12; Infloreszenzen stärker verlängert, pyramidal, relativ reichblütig; Stengel kahl oder behaart mit gestreckten Internodien; basale Blätter zur Blütezeit schon vertrocknet; höherwüchsige, meist über 150 mm hohe, kaum rasige, getrocknet niemals schwärzlich verfärbte Pflanzen neutraler bis schwach saurer Böden der Hügel- und Bergstufe (5)
- (5) Stengel schon an der Basis oder im unteren Drittel mit langen Rutenästen, relativ zart; basal meist durch Anthokyan gerötet; Infloreszenzen breit-pyramidal; Blätter gerade, oft stärker glänzend; Früchte \pm deutlich spitz-papillös; Pflanzen von Silikat-Rohböden und offenen Heiden über Kristallin (östliches Bayern); Chromosomenzahl $2n = (22), 44$ *G. valdepilosum* H. Braun
- (5*) Stengel erst in der oberen Hälfte mit relativ kurzen Seitenästen, eher kräftig und robust, basal meist nicht gerötet; Infloreszenzen verlängert, schmal-pyramidal; Blätter öfters sichelförmig, nicht auffällig glänzend; Früchte glatt oder stumpf-papillös; Pflanzen neutraler bis leicht saurer Wald-, Heide- und Wiesenböden; Chromosomenzahl $2n = (66), 88$ *G. pumilum* Murr.

Kritische Bemerkungen zu den einzelnen Sippen

Galium anisophyllum Vill. Prosp., 20 (1779) ssp. *bavaricum* Ehrendf., ssp. nov.

A typo differt caulibus plerumque hirsutis, foliis abbreviatis, 6—10 mm longis, 1,2—1,7 mm latis, longitudine: latitudine = 5—6:1, internodiis basalibus confertis, superioribus elongatis, inflorescentiis elongato-pyramidalibus, floribus usque ad 3 mm diam., fructis papillois, numero chromosomatum $2n = 44$ (4 \times).

Typus: „Oberpfalz, Neutal bei Dietfurt a. Alt., Bodenunterlage Weißer Jura, auf bemoostem Kalkgerölle, ca. 450 m; Begleitpflanzen: *Saxifraga decipiens*, *Arabis arenosa*. 9. und 28. 6. 1908, W. Nieberl; det. Schuster: „*G. comutatum* ssp. *asperum* var. *Fleuroti*“; Fl. Exs. Bav. 1224.“ M: Holotypus; M, WU, E, PR: Isotypi.

Syn.: *G. pumilum* ssp. *alpestre*, var. *puberulum* (Christ) Schuster“ Vollm. Fl. Bay., 693 (1914).

Verbreitung: Fränkische Alb, Königsfeld, Unterailsfeld, Rabenstein, Streitberg, Wildenfels, Schirradorf, Kleinziegenfelder Tal, unteres Asbachtal, Neutal b. Dietfurt und wohl noch anderwärts, ?Berneck (Fichtelgebirge) (Siehe Karte!).

Die neue Unterart erinnert in ihrem Habitus und der starken Behaarung sehr an die ebenfalls tetraploide und präalpine ssp. *puberulum* (Jura, Cevennen, Vorberge der SW-Alpen), unterscheidet sich aber von ihr vor allem durch die deutlich spitz-papillösen Fruchtepidermen, ein Merkmal, das für die nordeuropäischen Sippen der Sektion einschließlich des ost-mitteuropäischen *G. valdepilosum****) charakteristisch ist; daß es sich dabei um eine „fossil-hybridogene“ Merkmalsstruktur aus einer kalt-trockenen Pleistozän-Epoche mit weiterer Süd-Verbreitung nordischer Sippen und einem nordwärts vorgeschobenen *G. anisophyllum*-Areal handelt, erscheint höchst wahrscheinlich. Sehr bemerkenswert ist, daß ssp. *bavaricum* keine direkten Beziehungen mit der in den mittleren nördlichen Kalkalpen weit verbreiteten hexaploiden ssp. *anisophyllum* aufweist.

Auch in chorologischer und ökologischer Hinsicht ist ssp. *bavaricum* wohl die interessanteste Sippe der *Lepto-Galia* in Bayern: Sie ist auf das Gebiet der Fränkischen Alb beschränkt und hat ihren Schwerpunkt offensichtlich im nördlichen Abschnitt, wo sie auf Jura-Kalk und vor allem auch Dolomit, und zwar auf Rohböden, sowohl Ruhschutt, Grus, als auch an Felsen vorkommt. Die entsprechenden Pflanzengesellschaften dürften überwiegend nicht zu trockene Initialstadien der „Felsensteppe“ (mit *Festuca glauca* — *Sesleria calcarea* — *Dianthus gratianopolitanus*) sein (vgl. K. Gauckler 1938); kennzeichnende Begleitpflanzen sind etwa *Draba aizoides*, *Hieracium bupleuroides* und *H. scorzonrifolium*, *Biscutella laevigata* (sehr wahrscheinlich diploide Formen!), *Poa badensis*, *Cardaminopsis hispida* und *Saxifraga decipiens*, welche den relikitären präalpin-nordischen Charakter der betreffenden Lebensgemeinschaften ausgezeichnet dokumentieren.

*) Wenn Stengel kahl, Pflanzen getrocknet sich schwärzend, Früchte spitz papillös, Chromosomenzahl tetraploid: vgl. *G. sudeticum* Tausch, S. 8.

**) Die sehr ähnliche, tetraploide ssp. *alpino-balkanicum* Ehrendf. (ined.) schwärzt sich beim Trocknen im allgemeinen nicht, hat meist schmälere Blätter und bevorzugt eher trockene Standorte; eine sichere Unterscheidung ist nur durch Pollenmessungen oder zytologische Untersuchung möglich. In Bayern wäre besonders auf eine Lokalform mit \pm papillöser Fruchtepidermis zu achten (vgl. S. 8).

***) Von einer Unterordnung der ssp. *bavaricum* unter diese Art — wie sie auf Revisionszetteln erscheint — habe ich aber nunmehr Abstand genommen!

ssp. *anisophyllum*

Syn.: *G. pumilum* Murr. ssp. „*alpestre* Gaud.“ Vollm. Fl. Bay., 693 (1914).

Verbreitung: Nördliche Kalkalpen vom Dauphiné, mit großen Lücken in den Schweizer Alpen, bis zum Pyhrn (Oberösterreich); in Bayern in der alpinen Stufe und herunter bis etwa 1500 m verbreitet, vereinzelt auch noch tiefer und an der Isar auch herabgeschwemmt (siehe Karte!).

Diese in den Bayerischen Alpen weit verbreitete Sippe ist von *G. pumilum*, mit der sie vielfach vereinigt wurde, überall scharf getrennt. Obwohl eine recht starke erbliche ökotypische Variabilität vorliegt — vor allem kommt es in tieferen Lagen zur Ausbildung einer höherstengeligen, reicherblütigen und öfters schmalerblättrigen Rasse (var. 3) — ist die Trennung der beiden Sippen auf Grund der tiefen Verzweigung, der abgeflachten Infloreszenzen, der häufigen schwärzlichen Verfärbung und der keilförmigen Blätter von ssp. *anisophyllum* immer möglich. Auch in ökologischer Hinsicht bestehen große Unterschiede, da ssp. *anisophyllum* auf \pm basische Rohböden mit gutem Wasserhaushalt und damit auf diverse Pioniergesellschaften, nicht bodenversauerte Rasen und Rasenfragmente in der (sub-) alpinen (seltener oberen montanen) Stufe beschränkt ist.

Ssp. *anisophyllum* zeigt recht weitgehende Ähnlichkeiten mit der tetraploiden

ssp. *alpino-balcanicum* Ehrendf. (ined.),

die vikariierend in den nordöstlichen Kalkalpen sowie den österreichischen Zentralalpen angrenzt, in den mittleren nördlichen Kalkalpen aber bis jetzt nur in einer montanen Form mit \pm papillösen Früchten an der Südflanke des Sonnwendgebirges (Rattenberg) gefunden wurde; diese Lokalform ist von Kalk auch noch aus dem Gebiet des Brandenberger Joches (östliche Zillertaler) und aus dem Brennergebiet bekannt geworden, findet sich aber als Relikt vielleicht auch noch in anderen Erhaltungsgebieten der nördlichen Kalkalpen.

Im Nordosten Bayerns wäre auf das im nördlichen Böhmen vorkommende

Galium sudeticum Tausch in Flora 18: 347 (1835) ssp. *sudeticum* (var. 1)

zu achten.

Diese Pflanze sieht habituell gestreckten Formen von *G. anisophyllum* ssp. *anisophyllum* recht ähnlich, schwärzt sich auch getrocknet, hat aber spitzpapillöse Fruchtepidermis und tetraploide Chromosomenzahl. Die nächsten Fundorte liegen auf Serpentin bei Marienbad (Hohendorfer Höhe, Rauschenbacher Heide, Wolfsstein) und Karlsbad. Ob die Angaben von Vollmann 1914 für kahles „*G. pumilum* ssp. *alpestre*“: Wb (Neudorf b. Grafenau) und Wf, Wfr (zerstreut) allerdings hierher gehören, erscheint fraglich (vgl. Fußnote auf S. 7).

***Galium valdepilosum* H. Braun ap. Formanek Beitr. Fl. Mitt. u. Südl. Mähren, 43 (1886)**

ssp. *valdepilosum*

Verbreitung: Vom nordwestlichen Niederösterreich einerseits bis nach Mähren und Böhmen (vereinzelt), andererseits mit großen Lücken entlang der Donau über Oberösterreich bis ins östliche Bayern: Vilshofen, Sulzbach, Donaustauf, nördlich Regensburg, Sinzing, Schwandorf (siehe Karte!).

Die Unterart ist ein Endemit des kontinentalen Mitteleuropas und zwar des nördlichen pannonischen Raumes. Sie hat Bayern — ebenso wie viele andere östlich-kontinentale, wärmeliebende Sippen — offensichtlich in der postglazialen Wärmezeit entlang der Donaulinie erreicht. Während in Mähren und dem nordwestlichen Niederösterreich diploide Formen überwiegen (var. 1), sind in Böhmen und dem östlichen Bayern bis jetzt nur etwas derbere und größerblütige, \pm auto-tetraploide Individuen (var. 2) aufgefunden worden. Phylogenetisch gesehen nimmt ssp. *valdepilosum* eine Mittelstellung zwischen dem südpannonischen, di- und tetraploiden *G. austriacum* und den nordeuropäischen Formen von *Lepto-Galium* auf den gleichen Chromosomenstufen ein; außerdem bestehen enge Beziehungen zu dem hochpolyploiden *G. pumilum* s. str., an dessen Entstehung *G. valdepilosum* offensichtlich über auto-oktoploide Individuen wesentlich mitbeteiligt war. Neben der tiefansetzenden Stengelverzweigung, der größeren Zartheit und der tetraploiden Chromosomenzahl (Pollendurchmesser!) des *G. valdepilosum* bilden vor allem auch die verschiedenen Standortsansprüche der beiden Arten gute Differenzierungsmöglichkeiten: *G. valdepilosum* scheint nämlich fast ausschließlich in \pm offenen, heliophilen Rasen- und Felsgesellschaften mit *Festuca ovina* coll. und kontinentalen Elementen (meist mit Buschwald verzahnt!) auf flachgründigen Böden über anstehenden \pm metamorphen paläozoischen Sedimenten, kristallinen Schiefnern, Gneis und Granit vorzukommen.

***Galium pumilum* Murr. (sensu stricto) Prodr. Stirp. Goett., 44 (1770), non Lam. (1786).**

Syn.: *G. asperum* Schreb. Spicil. Fl. Lips., 3 (1771), non Thunbg. (1794). — *G. silvestre* Poll. Hist. Pl. Palat. 1: 151 (1776).

Verbreitung: Von SW-Frankreich und S-England über den Alpenraum, Mitteleuropa und das südliche N-Europa (eingeschleppt) bis Siebenbürgen, SW-Polen und Ostpreußen; in Bayern in der Hügel- und Bergstufe allgemein verbreitet (im wesentlichen nördlich der Arealgrenze von *G. anisophyllum* ssp. *anisophyllum*).

G. pumilum ist eine der am stärksten abgeleiteten, hochpolyploiden Sippeneinheiten der *Leptogalia* und zeigt im östlichen Mitteleuropa besonders zu *G. valdepilosum* enge phylogenetische Beziehungen (vgl. oben). Die Art ist sehr variabel (vgl. Ehrendorfer 1953) und bildet mit zahlreichen erblich ökologisch-physiologisch differenzierten Populationen ein \pm gestuftes System von „Oeko-Clines“. In morphologischer Hinsicht findet dieses System u. a. in der Verschiebung von überwiegend behaarten, frühblühenden Populationen an trockenen Standorten der Hügelstufe zu rein kahlstengeligen, spätblühenden Populationen der oberen Bergstufe*) seinen Ausdruck. Im allgemeinen handelt es sich bei den Standorten um lichte, leicht bodensaure Eichen- und andere Laubmischwälder höherer Stufen, bzw. deren menschlich bedingte Folgegesellschaften (Wiesen usw.), wobei die Empfindlichkeit gegen Rohhumus, übermäßige Bodenfeuchtigkeit und stauende Nässe sowie Düngung bemerkenswert ist.

Galium helveticum Weig. Obs. Bot., 24 (1772), excl. syn. *G. saxatile* L.

Verbreitung: Hochalpen, von den französischen und italienischen See-Alpen bis zum Mte. Gazza und Mte. Bondone in den Trienter Alpen und zum Dachsteinmassiv in den nördlichen Kalkalpen, mit Schwergewicht am Alpenaußenrand; in den Bayerischen Alpen in der hochalpinen Stufe verbreitet, seltener herabgeschwemmt (siehe Kartel).

G. helveticum ist überwiegend diploid — $2n = 22^{**}$) — und erscheint vor allem durch das Differentialmerkmal der postfloral bodenwärts gekrümmten Blütenstiele gekennzeichnet; nur in den Westalpen (wo auch autotetraploide Formen vorkommen) ist es durch eine allotetraploide Zwischenart mit *G. anisophyllum* verbunden. Die Art ist ein Schuttkriecher, der vor allem in Geröllhalden mit starker Anreicherung feindisperser Verwitterungsprodukte bei basischer Bodenreaktion (lehmmige Kalke, kalkreiche Schiefer) vorkommt. Charakteristische Begleiter wären etwa *Cerastium latifolium*, *Thlaspi rotundifolium* und *Campanula cenisia*.

Galium saxatile L. Spec. Pl., 106 (1753), excl. syn. Juss. et loc.

Syn.: *G. herycicum* Weig. Obs. Bot., 25 (1772).

Verbreitung: Von Portugal und N-Spanien bis zu den Fär-Öers, S-Skandinavien bis SW-Finnland, außeralpines West- und Mitteleuropa und Gebirgsumrahmung der Tschechoslowakei bis Mittel-Rußland und die Transsylvanischen Alpen; auf Neufundland, Grönland und den Azoren verschleppt; in Bayern im varistischen Bergland verbreitet, gegen SO seltener werdend, im Fränkischen Jura sehr vereinzelt und im Alpenvorland verschleppt: Wälder südl. München, Haager Forst, Walchen-see (in litt.: Merxmüller) (siehe Kartel).

G. saxatile ist ein weitverbreiteter europäisch-atlantischer Typ, von dem bisher nur tetraploide Formen bekannt geworden sind. Die Art ist — abgesehen von einer gewissen habituellen und wohl größtenteils modifikatorischen Plastizität — recht einheitlich und von allen anderen Sippen der Sektion scharf abgegrenzt***). Auch die Standortansprüche von *G. saxatile* sind für diese Verwandtschaftsgruppe ungewöhnlich: mäßig feuchte, völlig kalkfreie Rohhumusböden, seltener Rohböden mit offenen atlantischen Erikazeen-Zwergstrauchheiden oder *Festuca-Nardus*-Heiden mit pH etwa 6,5 — 4,5.

Galium noricum Ehrendf. in Österr. Bot. Zeitschr. 100: 670—672 (1953).

Syn.: „*G. baldense* Spreng.“ auct. p. p.

Verbreitung: Nordöstliche Kalkalpen von Reichenhall bis zum Wiener Schneeberg, westliche Niedere Tauern, Julische Alpen bis zum Krainer Schneeberg, Karawanken und Steiner Alpen; in Bayern†) nur im Steinernen Meer und dem Hagengebirge: Funtensee, Hundstodgrube, Schönfeldspitze, Hohes Brett, heruntergeschwemmt im Kies der Saalach bei Reichenhall.

Die Art gehört zu einer relikitär erstarrten Kleinarten-Gruppe des Alpen-Apenninen-Balkan-Systems, die sich von allen anderen Gruppen der Sektion scharf abhebt und mit ihr nirgends durch Hybriden verbunden erscheint. *G. noricum* steht dem diploiden *G. baldense* Spreng. der mittleren

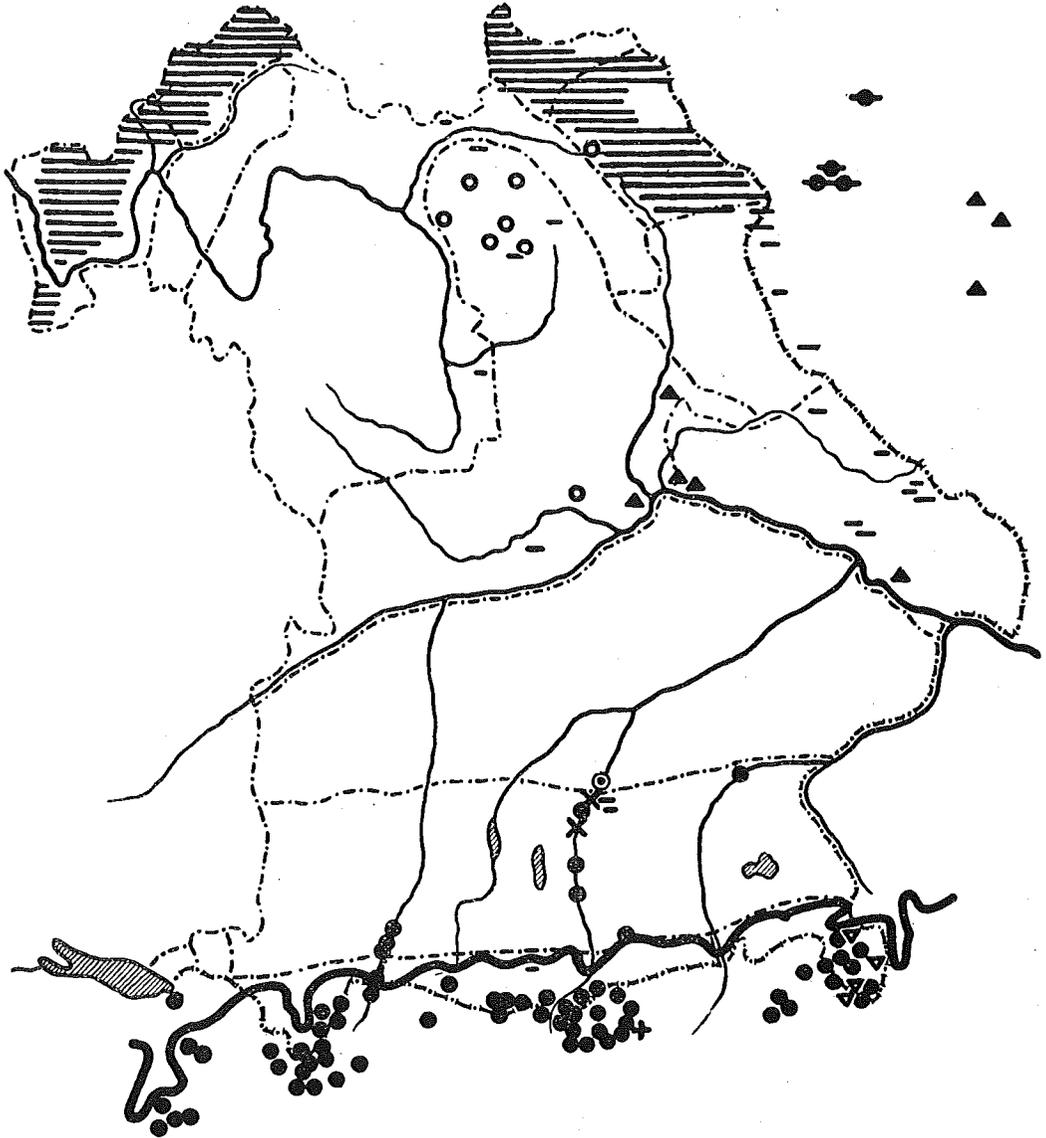
*) Auf solche gedrungene Formen aus dem nordöstlichen Bayern beziehen sich wahrscheinlich auch die Angaben von Vollmann 1914 bei *G. pumilum* ssp. *alpestre* (vgl. auch S. 8).

**) Die Angaben von $n = 33$ bei Homeyer und Fagerlind sind sicher irrtümlich und durch Verwechslung mit *G. anisophyllum* ssp. *anisophyllum* entstanden. Diese Art läßt sich nämlich recht leicht kultivieren, *G. helveticum* dagegen nur mit größten Schwierigkeiten.

***) Nur in Schottland scheinen ganz vereinzelt hybridogene (?) Zwischenformen gegen eine tetraploide Sippe der nordischen Gruppe von *G. pusillum* s. lat. vorzukommen.

†) vgl. dazu Paul 1934 und Merxmüller 1952.

Südalpen (im Gebiet Bergamo-Belluno-Sterzing) sehr nahe, ist jedoch tetraploid (Pollendurchmesser!) und in allen Teilen derber. Das Artenpaar bildet ein charakteristisches Beispiel für die Süd-Nordost-Disjunktionsgruppe von Merxmüller, wobei das Berchtesgadener „Erhaltungsgebiet“ den Nordwestpfeiler des Areals bildet. Hinsichtlich seiner Standorte bevorzugt *G. noricum* mäßig schneebedeckte sowie mäßig humusreiche und schwach versauerte Rasengesellschaften (etwa mit *Agrostis rupestris*, *Homogyne discolor* — vgl. die ähnliche Verbreitung! — und *Veronica alpina*), seltener flachergründige basiphile Rohböden.



- *G. anisophyllum* ssp. *bavarium* (4x), X~ — ssp. *anisophyllum* (6x), N-Grenze, + — ssp. *alpino-balkanica* var. (4x), ● *G. sudeticum* var. (4x), ▲ *G. valdepilosum* ssp. *valdepilosum* var. (4x), ● *G. belveticum* (2x), ≡ *G. saxatile* (4x), ▽ *G. noricum* (4x)

Verbreitung der Sippen von *Lepto-Galium* in Bayern

Auf Grund der Arealgestaltung, der morphologischen und zytogenetischen Zusammenhänge und der bekannten Daten über die paläoklimatischen Verhältnisse des Alpenraums im Pleistozän und Postglazial soll zum Abschluß versucht werden,

die raum-zeitliche Genese der bayerischen *Lepto-Galia*

kurz zu skizzieren. Die phylogenetische Trennung der einzelnen Serien oder Kollektiv-Arten erfolgte auf der diploiden Stufe und zwar bereits im Spättertiär, z. T. wohl auch noch im frühesten Pleistozän. Da es sich um eine „merkmalsarme“ Gruppe mit „totgelaufener“ Blütenentwicklung handelt, liegt das Schwergewicht auf der Ausbildung ökologisch-physiologisch verschiedener Sippen. Bei einigen Gruppen stockt jedoch die primäre Entfaltung bald, sie enden in ökologischen „Sackgassen“, erfahren eine dementsprechend streng ausgerichtete Arealgestaltung, werden genetisch vom Hauptstock der Gruppe isoliert und verlieren ihre Plastizität. So werden z. B. die alpinen Schneeboden- und Rohbodenpflanzen der *G. baldense*-Gruppe im Verlauf des Früh-Pleistozäns aufgliedert, im Spät-Pleistozän relikitär aufgesplittert: *G. noricum* im Berchtesgadener Gebiet muß zumindest als Würm-Relikt gedeutet werden. Das Areal des hochalpinen basiphilen Schuttkriechers *G. helveticum* konnte sich demgegenüber gerade vor und knapp nach den Eishochständen erweitern und fällt mit glazial stärkst aufgearbeiteten Gebieten zusammen; die Arealaufspaltung muß vorwiegend postglazial-wärmezeitlich sein. *G. saxatile*, als strenggebundene atlantisch-westeuropäische Heidepflanze saurer Böden, ist in Bayern im wesentlichen wohl als jüngste Einstrahlung des kühlfuchten Subboreal-Subatlantikum aufzufassen — mit leichter Aufspaltung im Mittelalter und lokaler Neu-Einschleppung in den letzten Dezennien.

Diesen „erstarnten“ Gruppen muß der plastische, äußerst variable, durch Polyploidie und Hybridisierung viel stärker „aktivierte“ *G. pusillum*-s. lat.-Komplex gegenübergestellt werden. Die Standorte der hierher gehörigen Sippen sind im ökologischen Koordinatensystem ursprünglich nicht „randlich-extrem“, sondern „zentral-gemäßigt“ gelegen. Hier erfolgte spätestens noch im Früh-Pleistozän eine weitere Gliederung in diverse, primär diploide Untergruppen, u. a. in eine nordische (spitz-papillöse Früchte), eine alpine (verkürzte Internodien; keilförmige Blätter) und einige kolline Untergruppen, z. B. eine pannonische (hochstengelig; glatte, schmale Blätter). Aber diese Untergruppen bleiben nicht isoliert, sondern treten immer wieder in phylogenetische Wechselbeziehung.

In der alpinen Gruppe erfolgte die Arealerweiterung der Diploiden in basi- bis neutrophilen Rasengesellschaften noch im Früh-Pleistozän; auch die Ablösung der diploiden durch tetraploide Sippen muß bereits im Mindel begonnen haben, während im Riß eine Ausbreitung der Tetraploiden besonders nach Süden und Norden in die präalpinen Refugialräume erfolgte. Gleichzeitig damit wurden aber auch die Sippen der nördlichen Untergruppe nach Süden abgedrängt. Ssp. *bavaricum* ist wohl sicher ein Riß-Relikt einer tetraploiden hybridogenen Infiltrationszone zwischen präalpinem *G. anisophyllum* und nordischen Sippen. Auf der diploiden Stufe wäre die Umformung der nördlichen Populationen der thermophileren pannonischen Untergruppe zu *G. valdepilosum* als Folge der Infiltration nordischer Merkmale ebenfalls in diesen Zeitabschnitt zu stellen. In der alpinen Untergruppe erfolgte dann erst im Spät-Riß und Riß-Würm die starke Ausbreitung der hexaploiden ssp. *anisophyllum* in den nördlichen Kalkalpen; die heutige Aufspaltung dieser Unterart trotz lokaler Erhaltung und postglazialer Wiederausbreitung ist sicherlich würmzeitlich.

Das thermophile *G. valdepilosum* konnte während der letzten Eiszeit wahrscheinlich nur im niederösterreichisch-mährischen Raum überdauern, hat aber dann als Tetraploide in lockeren Grasheiden im Präboreal und Boreal sein Areal nach Norden und Westen entlang der Donau erweitern können. Seine heutige Aufspaltung ist mit dem Eindringen und der starken Ausbreitung bodensaurer Eichenwälder im Atlantikum in Zusammenhang zu bringen. Auch die Konkurrenz mit dem nächstverwandten hochpolyploid-allopoloiden *G. pumilum* — dessen polytope Entstehung wohl ins Spät-Würm verlegt werden muß — steht damit wohl in ursächlichem Zusammenhang. *G. pumilum* konnte sich den nacheiszeitlichen und menschlich bedingten Klima- und Biozönosen-Veränderungen infolge seines großen Biotypenreichtums ausgezeichnet anpassen und stellt heute die am weitesten verbreitete Sippe der *Lepto-Galia* dar.

Zusammenfassung

Nach einer kurzen Differentialdiagnose der Sektion *Lepto-Galium* der Gattung *Galium* wird ihre Struktur als merkmalsarmer, vorwiegend ökologisch-physiologisch differenzierter Polyploid-Komplex besprochen. Es folgen kurze praktische Anregungen für die weitere floristische Erforschung, ein Bestimmungsschlüssel und eine kurze Übersicht der bis jetzt für Bayern bekannten Sippen mit einer areal-kartographischen Darstellung. Bei der kritischen Besprechung der Sippen wird besonders das neue und in Bayern endemische tetraploide *G. anisophyllum* Vill. ssp. *bavaricum*

Ehrendf. beschrieben und das bisher unberücksichtigt gebliebene (diploid-) tetraploide *G. valdepilosum* H. Braun behandelt. In einem Rekonstruktionsversuch der raum-zeitlichen Genese der bayerischen *Lepto-Galia* finden sich besonders Hinweise auf die wahrscheinlich rißeiszeitliche, durch nordische Sippen beeinflusste Entstehung von ssp. *bavaricum*, die würmeiszeitliche Arealgestaltung von *G. noricum* und dem hexaploiden *G. anisophyllum* ssp. *anisophyllum*, die präboreal-boreale Einwanderung des thermophilen *G. valdepilosum* und die starke Ausbreitung des hochpolyploiden *G. pumilum* mit Eichen- und Buchen-Klimaxwäldern.

Literatur

Ehrendorfer, F.: Zur Phylogenie der Gattung *Galium*. I. Polyploidie und geographisch-ökologische Einheiten in der Gruppe des *Galium pumilum* Murr. (Sect. *Leptogalum* Lange) im österreichischen Alpenraum. Österr. Bot. Zeitschr. 96: 109—138 (1949). — Ökologisch-geographische Mikro-Differenzierung einer Population von *Galium pumilum* Murr. (Sect. *Leptogalum* Lange). Zur Phylogenie der Gattung *Galium*. III. Österr. Bot. Zeitschr. 100: 616—638 (1953a). — *Galium noricum* Ehrendf., eine neue Art der Ostalpen. Österr. Bot. Zeitschr. 100: 670—672 (1953b). — Phylogeny and evolutionary mechanisms in *Lepto-Galium*. Rapp. & Comm. VIII. Congr. Intern. Bot., Paris 1954, Sect. 4: 80—82 (1954). — Hybridogene Merkmals-Introgression zwischen *Galium rubrum* L. s. str. und *G. pumilum* Murr. s. str. Zur Phylogenie der Gattung *Galium*. IV. Österr. Bot. Zeitschr. 102: 195—234 (1955). — Fagerlind, F.: Embryologische zytologische und bestäubungsexperimentelle Studien in der Familie der *Rubiaceae* nebst Bemerkungen über einige Polyploiditätsprobleme. Acta Horti Berg. 11: 108—470 (1937). — Gauckler, K.: Steppenheide und Steppenheidewald der Fränkischen Alb in pflanzensoziologischer, ökologischer und geographischer Betrachtung. Ber. Bay. Bot. Ges. 23: 1—134 (1938). — Hayek, A. in G. Hegi. Illustrierte Flora von Mitteleuropa 6 (1): 217—221 (1914). — Merxmüller, H.: Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen. Teil I. Jahrb. Ver. z. Schutz d. Alpenpfl. u. -Tiere 17: 127—128 (1952). — Paul, H.: *Galium baldense* in den Bayerischen Alpen. Mitt. Bay. Bot. Ges. 4: 235—237 (1934). — Schuster, J.: Über mitteleuropäische Variationen und Rassen des *Galium silvestre*. Österr. Bot. Zeitschr. 49: 1—15 (1909). — Vollmann, F.: Flora von Bayern, 692—693 (1914).

Moorgeologische Untersuchung zweier Filze des oberbayerischen Jungmoränengebiets im Umland des Starnberger Sees

Von H. Gross, Bamberg

Mit 9 Abb. im Text

1. Einleitung

Die sehr wertvollen grundlegenden stratigraphischen und pollenanalytischen Mooruntersuchungen von Paul und Ruoff (1927, 1932)*), die das ganze oberbayerische Jungmoränengebiet umfaßten, haben ergeben, daß die dortigen Hochmoore („Filze“) in ihrem Aufbau sowohl von den Hochmooren des norddeutschen Flachlandes als auch von den Gebirghochmooren abweichen und offenbar einen zwischen den Gebirghochmooren und den nordwestdeutschen Hochmooren, von denen sie sich durch das Fehlen der Zweigliederung des Hochmoortorfs unterscheiden, vermittelnden Typ darstellen. Jene Untersuchungen sind vor der Einführung wesentlicher Verbesserungen der pollenanalytischen Methode (sehr dichter Probenabstand, 400- bis 500fache Vergrößerung, größere Baumpollenzahl je Präparat, Berücksichtigung des Pollens von Ericaceen und Kräutern, vor allem von Getreide und Kulturbegleitern) ausgeführt worden. Daher können die damaligen Pollendiagramme meistens nicht nachträglich genügend genau im Sinne von F. Firbas (1949) zoniert und mit den modernen Pollendiagrammen konnektiert werden. Ich habe daher in den letzten Jahren eine günstige Gelegenheit dazu benutzt, diesem Übelstand durch die ergänzende pollenanalytische Untersuchung zweier Filze von verschiedener Ausbildung im gleichen Gebiet mit den heute üblichen Methoden abzuwehren. Für umfassende rhizopodenanalytische Hochmooruntersuchungen hatte Th. Grospietsch von der Hydrobiologischen Anstalt der Max-Planck-Gesellschaft in Plön u. a. auch in einigen Hochmooren des oberbayerischen Jungmoränengebiets je 1 Linienprofil abgebohrt und aus mehreren Profilen (oben aus Stichwänden, sonst mit dem Torfbohrer) Moorproben im Abstand von 5 bzw. 10 cm entnommen und mir einen Teil davon zur pollenanalytischen Datierung der Schichten übergeben; sie stammen aus dem Bernrieder Filz und dem Weidfilz im Gebiet von Seeshaupt am S-Ufer des Starnberger Sees (Abb. 1).

*) Im folgenden Text werden die Arbeiten dieser Autoren mit „PR I“ und „PR II“ zitiert.