

# Die *Senecio nemorensis*-Gruppe (Compositae, Senecioneae) in Bayern

Von Ch. Oberprieler, Berlin

## Zusammenfassung

Mit Hilfe multivariater statistischer Methoden (Hauptkomponentenanalyse, Diskriminanzanalyse) wurden Mischpopulationen der von HERBORG (1987) für Bayern angegebenen Sippen der *Senecio nemorensis*-Gruppe untersucht. Die Analysen zeigen, daß sowohl in Mischpopulationen von *S. hercynicus* (sensu HERBORG) mit *S. ovatus* subsp. *ovatus* als auch in Mischpopulationen von *S. ovatus* subsp. *ovatus* mit *S. germanicus* subsp. *germanicus* (sensu HERBORG) und *S. germanicus* subsp. *glabratus* (sensu HERBORG) Übergangsformen auftreten, die als Hybriden zwischen den beteiligten Sippen interpretiert werden können. Numerisch-taxonomische Untersuchungen unter Einbeziehung der anderen mittel-, ost- und südosteuropäischen Sippen der *S. nemorensis*-Gruppe und Überlegungen zur Sippendifferenzierung in diesem durch Hybride verbundenen Komplex lassen drei entwicklungs-geschichtliche Linien erkennen, die als „evolutionäre Arten“ (SIMPSON 1951, WILEY 1978) angesprochen werden: *S. nemorensis* L., *S. cacaliaster* Lam. und *S. ovatus* (P. Gaertner, Meyer & Scherb.) Willd. Die in Bayern vorkommenden Pflanzen sind damit den Sippen *S. nemorensis* subsp. *jacquiniianus* (Rchb.) Čelak., *S. nemorensis* subsp. *glabratus* (Herborg) Oberprieler, *S. ovatus* (P. Gaertner, Meyer & Scherb.) Willd. subsp. *ovatus*, *S. ovatus* subsp. *alpestris* (Gaudin) Herborg und *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* (Herborg) Oberprieler zuzuordnen. Ein Schlüssel für alle in Bayern vorkommenden Sippen der *Senecio nemorensis*-Gruppe wird vorgelegt und deren Verbreitung anhand von Rasterkarten dargestellt.

## Abstract

Multivariate statistical techniques (principal component analysis, canonical variate analysis) were used to assess morphological variation in Bavarian populations of the *Senecio nemorensis*-group (as described by HERBORG 1987). *S. ovatus* subsp. *ovatus* was found to form hybrid populations leading to introgressive hybridisation with *S. hercynicus* (sensu HERBORG) as well as with *S. germanicus* subsp. *germanicus* (sensu HERBORG) and *S. germanicus* subsp. *glabratus* (sensu HERBORG). A numerical analysis of all Central, East and Southeast European taxa of the *S. nemorensis*-group along with considerations of speciation patterns in this group gives rise to the recognition of three evolutionary lineages which should be considered as „evolutionary species“ in the sense of SIMPSON (1951) and WILEY (1978): *S. nemorensis* L., *S. cacaliaster* Lam. and *S. ovatus* (P. Gaertner, Meyer & Scherb.) Willd. The Bavarian plants then belong to *S. nemorensis* subsp. *jacquiniianus* (Reichenb.) Čelak., *S. nemorensis* subsp. *glabratus* (Herborg) Oberprieler, *S. ovatus* (P. Gaertner, Meyer & Scherb.) Willd. subsp. *ovatus*, *S. ovatus* subsp. *alpestris* (Gaudin) Herborg and *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* (Herborg) Oberprieler. A key to all Bavarian taxa is presented and all taxa are mapped.

## 1. Einleitung

Die *S. nemorensis*-Gruppe hat ein Verbreitungsgebiet, das von Nordspanien bis nach China, Taiwan und Japan reicht (HERBORG 1987). Die in Mitteleuropa vorkommenden Pflanzen wurden dabei lange Zeit den Sippen *S. cacaliaster* Lam. und *S. nemorensis* L. zugeordnet, wobei letztere in die Unterarten *S. nemorensis* subsp. *nemorensis* und *S. nemorensis* subsp. *fuchsii*

unterteilt wurde (z. B. Flora Europaea, CHATER & WALTERS 1976), denen von vielen anderen Autoren (z. B. VOLLMANN 1914, RAUH & SENGHAS 1982, OBERDORFER 1983, ROTHMALER 1986) auch Artrang zuerkannt wurde.

Bewegung in das festgefügte Bild brachten erst jüngere Arbeiten von KONECHNAJA (1979) und besonders HERBORG (1987), die sich im europäischen Teil der Sowjetunion bzw. im restlichen Europa eingehender mit der Sippenabgrenzung in dieser Pflanzengruppe beschäftigten. Beide Autoren vertreten übereinstimmend die Ansicht, daß es sich bei *S. nemorensis* L. um eine eigenständige, osteuropäisch-sibirisch verbreitete Sippe handelt, die von den mitteleuropäischen Sippen auf Artniveau zu trennen ist. Für die verbleibenden mitteleuropäischen Vertreter von *S. nemorensis* s. l. schlägt HERBORG (1987) folgende Einteilung vor:

Die ehemals als *S. nemorensis* subsp. *fuchsii* angesprochene Sippe bleibt in ihrer Umgrenzung gleich, wird zur Art aufgewertet und muß dann aber aus Prioritätsgründen (HERBORG 1985) *S. ovatus* (P. Gaertner, Meyer & Scherb.) Willd. heißen. Die Pflanzen, die bisher unter *S. nemorensis* subsp. *nemorensis* (sensu Flora Europaea) zusammengefaßt wurden, sind auf die Sippen *S. germanicus* Wallr. und *S. hercynicus* Herborg aufzuteilen, da sie sowohl in morphologischer als auch ökologischer Hinsicht deutliche Unterschiede aufweisen.

Diagnostisch wichtige Merkmale bilden dabei nach HERBORG (1987) die verschiedenen Haartypen auf den für die Gattung *Senecio* typischen, die Köpfchenhülle umgebenden Außenhüllblättern. So zeichnet sich *S. hercynicus* durch abstehende Drüsenhaare, *S. germanicus* aber durch lange Flaumhaare aus, während bei *S. ovatus* nur kurze Gliederhaare vorkommen. Die ehemals unter *S. nemorensis* in Mitteleuropa subsumierten Sippen *S. hercynicus* und *S. germanicus* werden von HERBORG (1987) als vertikal vikariierend erkannt. Während die ökologische Präferenz von *S. hercynicus* in der montanen bis subalpinen Höhenstufe liegt, ist der Verbreitungsschwerpunkt von *S. germanicus* in der collinen Höhenstufe zu finden. *S. ovatus* ist weniger streng an eine Höhenstufe gebunden. Die breitere ökologische Amplitude ermöglicht es deshalb dieser Sippe, mit den beiden anderen Arten Mischpopulationen auszubilden. In Mischbeständen mit *S. hercynicus* soll es dabei zum Auftreten von Hybriden zwischen den beiden Sippen (*S.* × *decipiens* Herborg) kommen.

Für Bayern gibt HERBORG (1987) die Sippen *S. hercynicus*, *S. germanicus* mit den beiden Unterarten subsp. *germanicus* und subsp. *glabratus*, *S. ovatus* subsp. *ovatus* und – für einen einzigen Fundort – *S. ovatus* subsp. *alpestris* an. Neben Klärung der genaueren Verbreitung dieser Sippen in Bayern wurden in der vorliegenden Arbeit vorrangig folgende Aufgaben bearbeitet:

- Untersuchung von Mischpopulationen der angegebenen Sippen auf Merkmalsübergänge, Auftreten und Ausmaß hybridogener Zwischenformen und damit Überprüfung der von HERBORG (1987) vorgeschlagenen Sippenabgrenzung
- Erarbeitung eines Schlüssels, der auch Hybriden berücksichtigt
- Diskussion der Beziehungen der in den Populationsstudien untersuchten, bayerischen Sippen zu der anderen mittel-, südost- und osteuropäischen Sippen der *S. nemorensis*-Gruppe

Da sich die taxonomische Bewertung der Sippen der *S. nemorensis*-Gruppe in vorliegender Arbeit teilweise von der HERBORGS (1987) unterscheidet, werden im folgenden die hier verwendeten den von HERBORG (1987) benutzten Namen gegenübergestellt:

Vorliegende Arbeit:	HERBORG (1987):
<i>S. cacaliaster</i> subsp. <i>hercynicus</i>	<i>S. hercynicus</i> subsp. <i>hercynicus</i>
<i>S. nemorensis</i> subsp. <i>jacquinianus</i>	<i>S. germanicus</i> subsp. <i>germanicus</i> var. <i>germanicus</i>
<i>S. nemorensis</i> subsp. <i>glabratus</i>	<i>S. germanicus</i> subsp. <i>glabratus</i>
<i>S. ovatus</i> subsp. <i>ovatus</i>	<i>S. ovatus</i> subsp. <i>ovatus</i>

Grundlage für die vorliegende Veröffentlichung bildet eine am Institut für Systematische Botanik der Ludwig-Maximilians-Universität München unter der Anleitung von Prof. Dr. D. PODLECH und Dr. W. LIPPERT (Botanische Staatssammlung München) durchgeführte Diplomarbeit (OBERPRIELER 1989). Beiden sei hiermit für die Vergabe des Themas und ihr Interesse am Verlauf der Arbeit gedankt. Besonderen Dank schulde ich Herrn Dr. M. PIETSCHMANN (Bayreuth), der mich in die Methoden der multivariaten Statistik einführte, und dessen Ratschläge mir immer wertvolle Unterstützung waren. Für Hinweise auf Fundorte oder ortskundige Führungen danke ich insbesondere Herrn Dr. E. DÖRR (Kempten), Herrn Prof. Dr. L. MEIEROTT (Gerbrunn), Herrn Dr. F. SCHUHWERK (Regensburg/München), Herrn K. F. WOLFSTETTER (Wörth/Main) und Herrn Dr. W. ZAHLHEIMER (Landshut). Frau CH. PREM-VOGT (Endorf), den Herren Dr. F. HELLWIG (Göttingen), H. SCHRAG (Holzhausen), J. KRAUSS (München/Windhoek), Dr. M. STORCH (München), K. SCHOBER (Feilnbach), sowie meiner Mutter B. OBERPRIELER (Feilnbach) danke ich für das Sammeln und Mitbringen von Belegen. Für die kritische Durchsicht des Manuskripts bin ich Herrn Dr. R. VOGT (Berlin) zu großem Dank verpflichtet. Herrn Dr. W. LIPPERT (München) danke ich ebenfalls für die Durchsicht des Manuskripts und für ergänzende Verbreitungsangaben.

## 2. Allgemeiner Teil

### 2.1 Material und Methoden

#### 2.1.1 Herkunft des untersuchten Pflanzenmaterials

Das den Populationsstudien zugrundeliegende Pflanzenmaterial wurde im Sommer 1988 auf mehreren Exkursionen durch Bayern gesammelt. Insgesamt standen für die Analysen 505 Pflanzen aus 23 Populationen zur Verfügung. Eine Auflistung der untersuchten Populationen erfolgt in Anhang I. Die Größe der einzelnen Aufsammlungen wurde nicht standardisiert, sondern war abhängig von der im Freiland erkennbaren Heterogenität der Bestände. Es wurde versucht, die gesamte morphologische Variabilität einer Population zu berücksichtigen. Somit ergaben sich Aufsammlungsgrößen von 5 bis 11 Individuen bei den als vermeintliche Reinpopulationen angesprochenen Populationen Nr. 11 und Nr. 16–22 und von 12 bis 42 Individuen bei den übrigen Populationen. Die flächige Ausdehnung der Aufsammlungen überschritt nie 1000 m<sup>2</sup>, meistens war sie jedoch bedeutend kleiner (um 100 m<sup>2</sup>). Deutliche Unterschiede in den Blütezeiten der untersuchten Sippen machten es bei einigen Populationen notwendig, den betreffenden Fundort mehrfach aufzusuchen, um die gesamte in einer Population vorzufindende morphologische Bandbreite zu erfassen. Alle im Rahmen dieser Studie untersuchten Aufsammlungen wurden in der Botanischen Staatssammlung München (M) hinterlegt.

Für die Verbreitungskarten der Sippen wurden die bayerischen Belege der Botanischen Staatssammlung München, sowie der Privatherbarien Gaggermeier/Deggendorf, Vogt/Berlin, Storch/München, Schrag/Holzhausen, Meierott/Gerbrunn, Hellwig/Göttingen, Aurich/Rosenheim und Oberprieler/Berlin verwendet. Somit standen rund 350 Fundortangaben für Bayern zur Verfügung, auf deren Auflistung in vorliegender Arbeit leider aus Platzgründen verzichtet werden muß. Eine ausführliche Fundortliste ist in der Botanischen Staatssammlung München und beim Verfasser hinterlegt und kann auf Anfrage zugesandt werden. In den Verbreitungskarten entspricht ein Punkt pro Quadrant eines Meßtischblattes einem oder mehreren Belegen aus diesem Bereich.

Für die in Abschnitt 2.2.4 durchgeführte Clusteranalyse der mittel-, ost- und südosteuropäischen Sippen der *S. nemorensis*-Gruppe wurden Belege aus der Botanischen Staatssammlung München (M) und dem Privatherbarium Podlech/München verwendet. Die untersuchten Belege werden in Anhang II aufgelistet.

#### 2.1.2 Datenerhebung

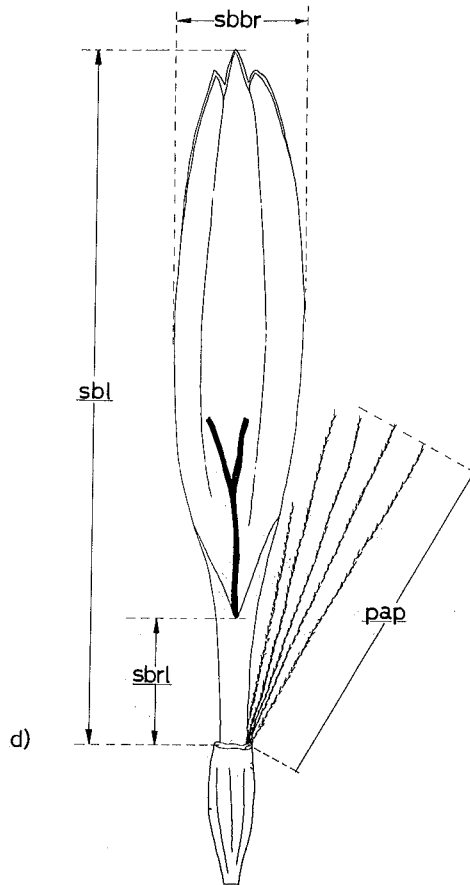
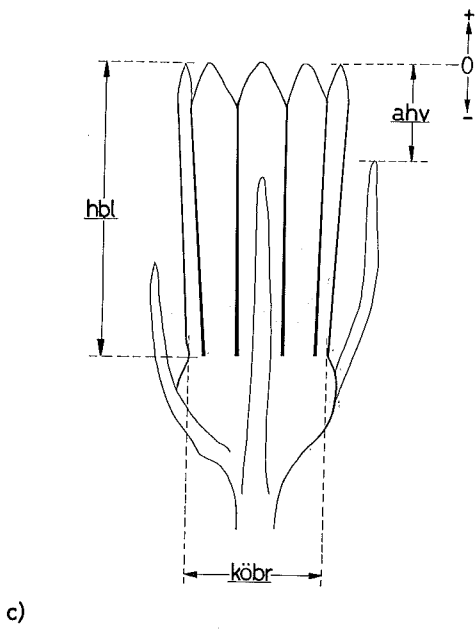
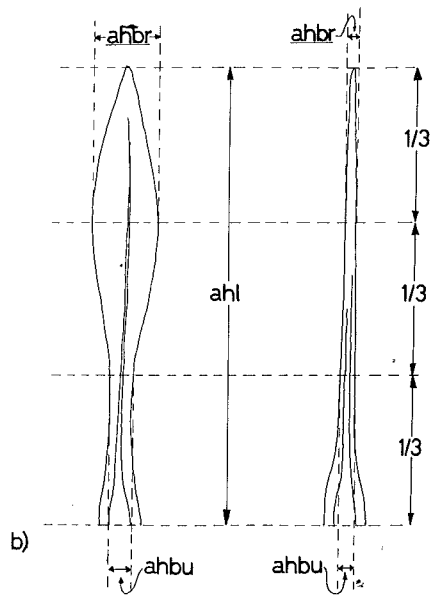
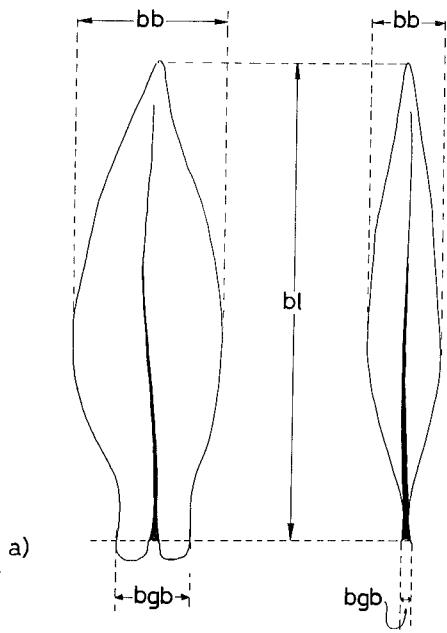
Für die in vorliegender Arbeit durchgeführten Analysen wurden an den gesammelten Belegen folgende Merkmale gemessen und berechnet (Merkmale 1 bis 22) bzw. der Literatur (HERBORG 1987) entnommen (Merkmale 23 und 24). In Klammern finden sich dabei die im

weiteren verwendeten Merkmalsabkürzungen sowie Angaben zur Meßgenauigkeit. Die meßtechnische Erfassung der quantitativen Merkmale ist aus Abb.1 ersichtlich.

- 1) Blattindex, d. i. Längen-Breiten-Verhältnis, gemessen an Blättern des oberen Stengeldrittels; Blattlänge *bl* / Blattbreite *bb* ( $\pm 1$  mm; BLIND).
- 2) Blattgrundindex, d. i. Breite des Blattgrundes bezogen auf die Blattbreite (Blätter des oberen Stengeldrittels); Blattbreite *bb* / Blattgrundbreite *bgb* ( $bb \pm 1$  mm,  $bgb \pm 0,1$  mm; BGIB).
- 3) Köpfchenbreite von Köpfchen 1. Ordnung ( $\pm 0,1$  mm; KÖBR).
- 4) Köpfchenform; Involucralblattlänge *hbl* / Köpfchenbreite *köbr* (KÖPF).
- 5) Relative Außenhüllblattlänge; Länge des längsten Außenhüllblatts eines Köpfchens bezogen auf das Involucrum ( $\pm 0,1$  mm; AHV).
- 6) Anzahl der Außenhüllblätter, die am Köpfchen oder höchstens 1 mm darunter am Köpfchenstiel inserieren (AHZ).
- 7) Maximale Außenhüllblattbreite im distalen Drittel des längsten Außenhüllblatts eines Köpfchens ( $\pm 0,02$  mm; AHBR).
- 8) Außenhüllblattindex, d. i. Längen-Breiten-Verhältnis des längsten Außenhüllblatts eines Köpfchens; Länge des Außenhüllblatts *abl* / maximale Außenhüllblattbreite im distalen Drittel *abbr* ( $abl \pm 0,1$  mm,  $abbr \pm 0,02$  mm; AHIND).
- 9) Außenhüllblattform des längsten Außenhüllblatts eines Köpfchens; maximale Außenhüllblattbreite im distalen Drittel *abbr* / minimale Außenhüllblattbreite im proximalen Drittel *abbu* ( $\pm 0,02$  mm; AHOU).
- 10) Durchschnittliche Anzahl der Involucralblätter in Köpfchen 1. Ordnung (HBZ).
- 11) Länge der Involucralblätter in Köpfchen 1. Ordnung ab der Ansatzstelle am Köpfchenboden ( $\pm 0,1$  mm; HBL).
- 12) Durchschnittliche Anzahl der Strahlblüten in Köpfchen 1. Ordnung (ZBZ).
- 13) Strahlblütenlänge von der Ansatzstelle am Ovar bis zur Spitze der Ligula ( $\pm 0,5$  mm; SBL).
- 14) Strahlblütenindex, d. i. Längen-Breiten-Verhältnis der Strahlblüten; Strahlblütenlänge *sbl* / maximale Strahlblütenbreite *sbr* ( $sbl \pm 0,5$  mm,  $sbr \pm 0,1$  mm; SBIND).
- 15) Strahlblütenröhrenlänge von der Ansatzstelle am Ovar bis zum distalen Ende des röhrigen Abschnitts der Strahlblüte ( $\pm 0,1$  mm; SBRL).
- 16) Länge des Pappus der Strahlblüten von der Ansatzstelle am Ovar bis zum distalen Ende ( $\pm 0,1$  mm; PAP).
- 17) Durchschnittliche Anzahl von Scheibenblüten in Köpfchen 1. Ordnung (RBZ).
- 18) Außenhüllblätter mit/ohne Drüsenhaare (Abb. 2b, 1/0-codiert; DRÜS).
- 19) Außenhüllblätter mit/ohne Flaumhaare (Abb. 3a; 1/0-codiert; AHBH).
- 20) Involucralblätter mit/ohne „Gliederhaare mit halbkugelige Endzelle“ (Abb. 3b; 1/0-codiert; HBBH).
- 21) Röhren der Strahlblüten mit/ohne Gliederhaare (1/0-codiert; SBBH).
- 22) Stengel mit/ohne Flaumhaare (Abb.3a) im unteren Stengeldrittel (1/0-codiert; STBH).
- 23) Bilden von Ausläufern (nach HERBORG 1987, 1/0-codiert; AUSL).
- 24) Farbe der Scheibenblüten, gelb oder blaßgelb (nach HERBORG 1987, 1/0-codiert, FARBE).

Abb. 1: Meßtechnische Erfassung quantitativer Daten:

a) Blätter des oberen Stengeldrittels (*bb*: Blattbreite, *bl*: Blattlänge, *bgb*: Breite des Blattgrundes). – b) Längstes Außenhüllblatt eines Köpfchens (*abl*: Außenhüllblattlänge, *abbr*: maximale Breite des Außenhüllblatts im distalen Drittel, *abbu*: minimale Breite des Außenhüllblatts im proximalen Drittel). – c) Köpfchen (*köbr*: Köpfchenbreite, *hbl*: Involucralblattlänge, *ahv*: relative Außenhüllblattlänge). – d) Strahlblüte (*sbl*: Strahlblütenlänge, *sbr*: Strahlblütenbreite, *sbrl*: Länge des röhrigen Abschnitts der Strahlblüte, *pap*: Länge des Pappus).



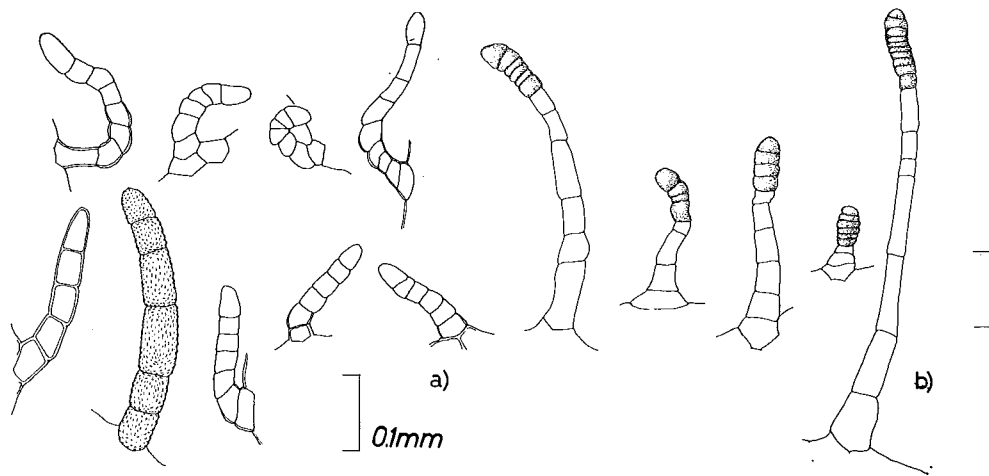


Abb. 2: Diagnostisch wichtige Haartypen:  
a) Gliederhaare mit länglicher Endzelle – b) Drüsenhaare

Messungen unter dem Binokular erfolgten mit Hilfe eines ins Blickfeld eingespiegelten und auf die jeweilige Vergrößerung geeichten Maßstabes. Die Identifizierung der verschiedenen Haartypen auf Außenhüll- (DRÜS, AHBH) bzw. Involucralblättern (HBBH), sowie auf den Röhren der Strahlblüten (SBBH) wurde unter dem Lichtmikroskop bei 125facher Vergrößerung vorgenommen.

### 2.1.3 Numerisch-taxonomische Methoden

Die Vielzahl der untersuchten Individuen und Merkmale sowie die Fragestellung der vorliegenden Arbeit machte den Einsatz statistischer Methoden unumgänglich. Sehr schnell zeigte sich, daß die Einzelbetrachtung der untersuchten Merkmale nur wenig zur Aufklärung der zugrundeliegenden Populationsstruktur beitragen konnte. Vielmehr mußten dazu Merkmalskombinationen herangezogen und alle Merkmale simultan in eine Analyse einbezogen werden. Univariate statistische Verfahren, die nur jeweils ein einzelnes Merkmal berücksichtigen, wurden durch multivariate Verfahren ersetzt, die im folgenden kurz erläutert werden sollen. Kurze Zusammenfassungen zur multivariaten Analyse biologischer Daten findet man bei TITZ (1982) und HERMY (1988), ausführlichere Einführungen in dieses komplexe Gebiet geben SNEATH & SOKAL (1973), ORLOCI & KENKEL (1987) und ABBOTT et al. (1985).

Die statistischen Analysen wurden an einem Tandon-AT Computer der Botanischen Staatssammlung München unter Verwendung der Programmpakete SYN-TAX III (PODANI 1988) und SPSS/PC+ (NORUSIS/SPSS INC. 1988, BROSIUS 1988, 1989) durchgeführt.

#### 2.1.3.1 Hauptkomponentenanalyse - principal component analysis (PCA)

Bei der simultanen Berücksichtigung von n Merkmalen nehmen die untersuchten Objekte Plätze in einem n-dimensionalen Merkmalsraum ein. Mit Hilfe von Ordinationsverfahren, von denen hier verwendete Hauptkomponentenanalyse die wohl gebräuchlichste Methode darstellt, ist es möglich, diesen vieldimensionalen Merkmalsraum mit minimalem Informationsverlust auf wenige Dimensionen zu reduzieren. An die Stelle der n Merkmale treten dabei wenige Faktoren, die sogenannten Hauptkomponenten. Diese werden durch eine mathematisch exakt festgelegte Transformation so berechnet, daß auf ihnen der größtmögliche Anteil der im Ausgangsdatensatz vorhandenen Variabilität (Varianz) erklärt wird. Miteinander linear hochkorrelierte Merkmale werden dabei mit hoher Gewichtung in eine gemein-

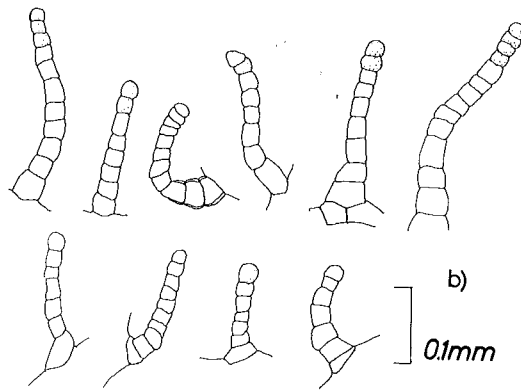
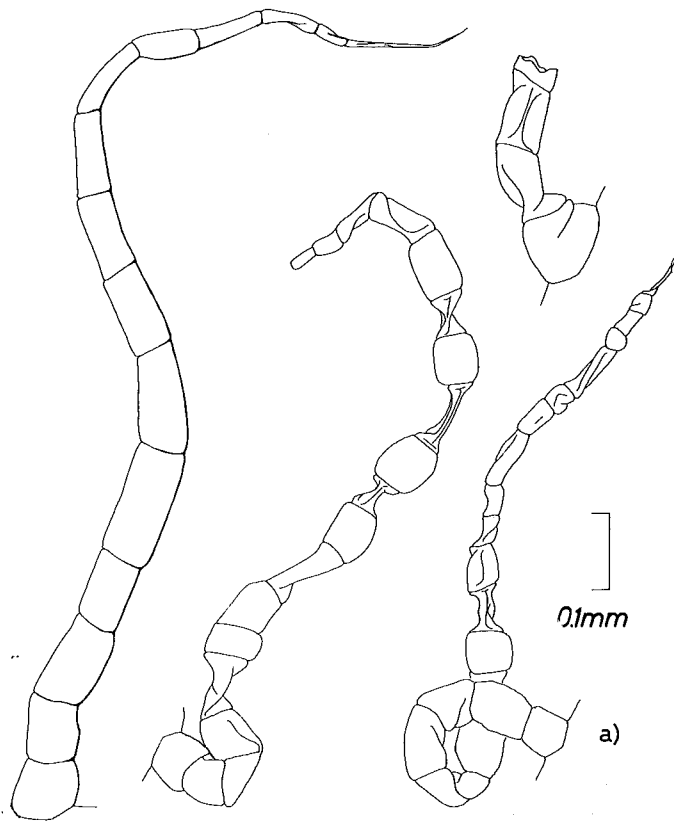


Abb. 3: Diagnostisch wichtige Haartypen:  
 a) Flaumhaare – b) Gliederhaare mit halbkugeliger Endzelle

same Hauptkomponente zusammengefaßt. Variablen, die mit diesen Merkmalsgruppen weniger stark korrelieren, tragen zur entsprechenden Hauptkomponente nur mit geringen Gewichtungen bei. An die Stelle einer Vielzahl von Streudiagrammen, die jeweils nur zwei oder drei Einzelmerkmale miteinander kombinieren können, tritt ein einziges 2- oder 3-dimensionales Diagramm, dessen Achsen von den extrahierten Hauptkomponenten gebildet

werden. Dabei werden die Faktoren (= Hauptkomponenten) nach ihrem Informationsgehalt, ausgedrückt durch den von ihnen erklärten Anteil an der Gesamtvariation, gereiht. Die erste Hauptkomponente (PC I) erklärt den größtmöglichen Anteil an der Gesamtvariation im Ausgangsdatensatz, PC II den zweitgrößten, PC III den drittgrößten, und so weiter. Die Anordnung der untersuchten Individuen im Faktorenraum ist somit eine Annäherung an die ursprüngliche Position im n-dimensionalen Merkmalsraum.

Die Interpretation einer Hauptkomponentenanalyse erfolgt über die Anordnung der Individuen im Faktorenraum und die sogenannten Faktorenladungen. Diese geben an, welche Korrelationen zwischen den ursprünglichen Merkmalen und den extrahierten Faktoren bestehen. Aus der Hauptkomponentenanalyse erwächst so die Möglichkeit, die für eine Klassifikation relevanten Merkmalskorrelationen ausfindig zu machen. Die im Verlauf einer Hauptkomponentenanalyse erhaltenen Angaben zur Relevanz einzelner Merkmale und Merkmalskombinationen sind dabei von der Struktur des Datensatzes, nicht aber von der subjektiven Gewichtung durch den bearbeitenden Taxonomen abhängig.

Um die quantitativen Merkmale des Ausgangsdatensatzes miteinander vergleichbar zu machen und sie zu Beginn der Analyse gleich zu gewichten, werden sie vor einer Hauptkomponentenanalyse standardisiert. Dies geschah hier in Form der sogenannten z-Transformation, die dazu führt, daß alle in die Analyse einbezogenen Variablen eine Standardabweichung von 1 und einen Mittelwert von 0 haben.

Die im Ergebnisteil dargestellte Hauptkomponentenanalyse wurde mit der Prozedur „factor“ des Programmpaketes SPSS/PC+ (NORUSIS/SPSS INC. 1988) durchgeführt.

#### 2.1.3.2 Diskriminanzanalyse – canonical variate analysis (CA)

Auch die Diskriminanzanalyse fußt auf – durch z-Transformation – a priori gleichgewichteten Merkmalen. Im Unterschied zur Hauptkomponentenanalyse muß hier aber bereits eine Klassifikation der untersuchten Objekte in Objektgruppen (hier Sippen) vorliegen. Durch Transformation der Datenmatrix werden dann aus den n Merkmalen eine bis wenige Diskriminanzfunktionen errechnet, die die Streuung innerhalb der Objektgruppen zu minimieren, die Varianz zwischen den Objektgruppen aber zu maximieren trachtet. Die ursprünglichen Merkmale tragen dabei unterschiedlich viel zu den erhaltenen Diskriminanzfunktionen bei: („Gute“) Merkmale, die innerhalb der Objektgruppen wenig variieren, aber große Unterschiede zwischen den Objektgruppen aufweisen, werden stark, („schlechte“) Merkmale, die innerhalb der Objektgruppen stark variieren und im Vergleich der Objektgruppen stark überlappen, werden schwach gewichtet. Die für die Einzelmerkmale erhaltenen Gewichtungsfaktoren drücken so deren Relevanz für die vorgegebene Gruppierung aus. Zur Trennung von m Objektgruppen sind m-1 Diskriminanzfunktionen notwendig; wenn nur zwei Objektgruppen vorliegen (Analysen CA1 und CA2 der vorliegenden Arbeit), gibt es also nur eine Diskriminanzfunktion, bei 6 Objektgruppen (Analyse CA3) werden 5 Diskriminanzfunktionen berechnet. Sind einmal die Diskriminanzfunktionen und damit die Gewichtungsfaktoren der Einzelmerkmale berechnet, können sie auch dazu benutzt werden, noch nicht klassifizierte Objekte den vorgegebenen Objektgruppen zuzuordnen (Identifikation).

In vorliegender Arbeit wurde die Methode der Diskriminanzanalyse folgendermaßen eingesetzt: Nach einer vorläufigen Ansprache im Feld standen für die Analysen vermeintliche Reinpopulationen der Sippen *S. caliciaster* subsp. *hercynicus*, *S. ovatus* und *S. nemorensis* subsp. *jacquimianus* zur Verfügung. In zwei unabhängigen Analysen (CA1 und CA2) wurden zwei Diskriminanzfunktionen berechnet, für die die *S. ovatus*- und *S. caliciaster* subsp. *hercynicus*-Reinpopulationen, beziehungsweise die *S. ovatus*- und *S. nemorensis* subsp. *jacquimianus*-Reinpopulationen als zu trennende Objektgruppen verwendet wurden. So sollte die Hypothese nachgeprüft werden, daß es sich bei diesen Beständen tatsächlich um Reinpopulationen handelt. Die so erhaltenen Diskriminanzfunktionen wurden dann auch auf



die Mischpopulationen angewandt, um deren Struktur darstellen und mit den Reinpopulationen vergleichen zu können.

Merkmale	Verwendung bei Analyse				
	PCA	CA1	CA2	CA3	CLU
BLIND	+	+	+	+	+
BGIB	+	+	+	+	+
KÖBR	+	+	+	+	+
KÖPF					+
AHV	+	+	+	+	+
AHZ	+	+	+	+	+
AHBR	+	+	+	+	+
AHIND	+	+	+	+	+
AHOU			+		+
HBZ	+	+	+	+	+
HBL	+	+	+	+	+
ZBZ					+
SBL	+	+	+	+	+
SBIND	+	+	+	+	+
SBRL			+		
PAP			+		
RBZ	+	+	+	+	+
DRÜS	+	(+)		+	+
AHBH	+		(+)	+	+
HBBH	+		(+)	+	+
SBBH	+		(+)	+	+
STBH	+		(+)	+	+
AUSL					+
FARBE					+

Tabelle 1: Verwendung der Einzelmerkmale bei den in vorliegender Arbeit durchgeführten Analysen.

Alle im Ergebnisteil dargestellten Diskriminanzanalysen wurden mit der Prozedur „discriminant“ des Programmpakets SPSS/PC+ (NORUSIS/SPSS INC. 1988) durchgeführt. Wie aus Tabelle 1 ersichtlich, wurden bei den Analysen der Einzelpopulationen (CA1 und CA2) nur quantitative Merkmale in die Berechnung der Diskriminanzfunktionen, in Analyse CA3 dagegen quantitative und qualitative Merkmale einbezogen. Bei den Analysen CA1 und CA2 wurde die Methode „wilks“ innerhalb der SPSS-Prozedur „discriminant“ zur Optimierung der Trennfunktion verwendet. Diese Methode bewirkt, daß nicht alle Ausgangsvariablen in die errechnete Diskriminanzfunktion eingehen, sondern *die* Variablen unberücksichtigt bleiben, deren Aufnahme in die Funktion zu einer Verschlechterung der durch die Berücksichtigung der verbleibenden Merkmale bereits erreichten Trenngüte der Diskriminanzfunktion führen würde.

### 2.1.3.3 Clusteranalyse (CLU)

In einer Clusteranalyse werden die untersuchten Objekte (hier Sippen) aufgrund ihrer Ähnlichkeit zu Gruppen zusammengefaßt. Einander ähnliche Objekte werden dabei sukzessive in Gruppen vereinigt und unähnlicheren Einheiten – oder Gruppen von diesen – gegenübergestellt, bis am Ende der Agglomeration alle Objekte miteinander verbunden sind. Diese hierarchische Klassifikation wird in einem Dendrogramm dargestellt. Aus der Vielzahl der beschriebenen Cluster-Methoden wurde das Verfahren nach dem „average-linkage“-

Merkmal	PC I	PC II	PC III
AHIND	.75	.31	.13
AHBH	-.72	.46	.15
HBBH	-.67	.43	.21
DRUES	.66	.18	-.06
HBL	.63	.40	.32
KÖBR	.63	.39	-.12
STBH	-.62	.47	.01
BLIND	.60	-.22	-.19
SBL	.58	.21	.55
SBBH	-.58	.41	.23
HBZ	.07	.69	-.37
AHV	.45	.63	.11
AHZ	-.23	.54	-.25
RBZ	.30	.49	-.48
AHBR	-.27	.46	.05
SBIND	.45	.10	.50
BGIB	-.34	-.11	.42
erklärte Varianz in %	28.9	17.3	8.9

Tabelle 2: Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse PCA. Ladungen der 17 Variablen auf die ersten drei Hauptkomponenten.

Kriterium (SNEATH & SOKAL 1973, ORLOCI & KENKEL 1987, ABBOTT et al. 1985) ausgewählt. Als Ähnlichkeitsmaß wurde der sogenannte Gower-Index (GOWER 1971) verwendet, der es erlaubt, sowohl quantitative als auch qualitative Merkmale in die Analyse miteinzubeziehen.

Die Methode der Clusteranalyse wurde dazu benutzt, die phänetischen Beziehungen (Beziehungen aufgrund der Gesamtähnlichkeit in allen untersuchten Merkmalen) der bayerischen zu den anderen von HERBORG (1987) für Mittel-, Südost- und Osteuropa beschriebenen Sippen der *S. nemorensis*-Gruppe zu analysieren. Die zu gruppierenden Einheiten stellen hier nicht mehr Einzelindividuen dar, sondern Individuengruppen, deren Merkmalswerte den Mittelwerten der zugrundeliegenden Einzelbelege eines Taxons entsprechen (Anhang II).

Für die Clusteranalyse CLU wurde das Programm „NCLAS2“ aus dem Programmpaket „SYN-TAX III“ (PODANI 1988) verwendet.

## 2.2 Ergebnisse

### 2.2.1 Hauptkomponentenanalyse des Gesamtsatzes (PCA)

Um eine Übersicht über die Merkmalskorrelationen in bayerischen Populationen der *S. nemorensis*-Gruppe zu erlangen, wurden alle 505 untersuchten Pflanzen einer Hauptkomponentenanalyse unterworfen. Die Ergebnisse dieser Analyse, insbesondere die Merkmalsladungen auf den ersten drei Hauptkomponenten, sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Die Anordnung der untersuchten Individuen im resultierenden Faktorenraum zeigt Abb. 4. Die ersten drei Hauptkomponenten erklären dabei 55,1% der im Ausgangssatz enthaltenen Gesamtvarianz. Dieser vergleichsweise geringe Wert läßt erkennen, daß nur wenigstarke Merkmalskorrelationen vorhanden sind. Darauf deutet auch die Anordnung der 505 Individuen im Faktorenraum (Abb. 4) hin, die eine zusammenhängende Punktwolke bilden; gegeneinander klar abgrenzbare Punktanhäufungen sind nicht auszumachen.

Eckpunkte der auf den ersten beiden Hauptkomponenten (Abb. 4 oben) zu beobachtenden, hakenförmigen Punktwolke bilden die aus den als vermeintliche Reinpopulationen angesprochenen Beständen stammenden „*jacquinianus*“- (Population Nr. 11, Dreiecke), „*ovatus*“- (Populationen Nr. 16–22, Kreise) und „*bercynicus*“-Individuen (frühblühender Teil der Population Nr. 1, große Punkte). Die aus den als Mischpopulationen angesprochenen Beständen stammenden Individuen (kleine Punkte) fallen entweder in den Bereich der Reinpopulationen oder vermitteln zwischen diesen. Dies ist schon als erster Hinweis für das Auftreten von in ihren Merkmalskombinationen zwischen den Reinsippen vermittelnden Zwischenformen zu verstehen.

Auf den ersten zwei Hauptkomponenten findet man viele der von HERBORG (1987) als Differentialmerkmale angegebenen Variablen mit hohen Ladungen (Tabelle 2). Dabei sind es

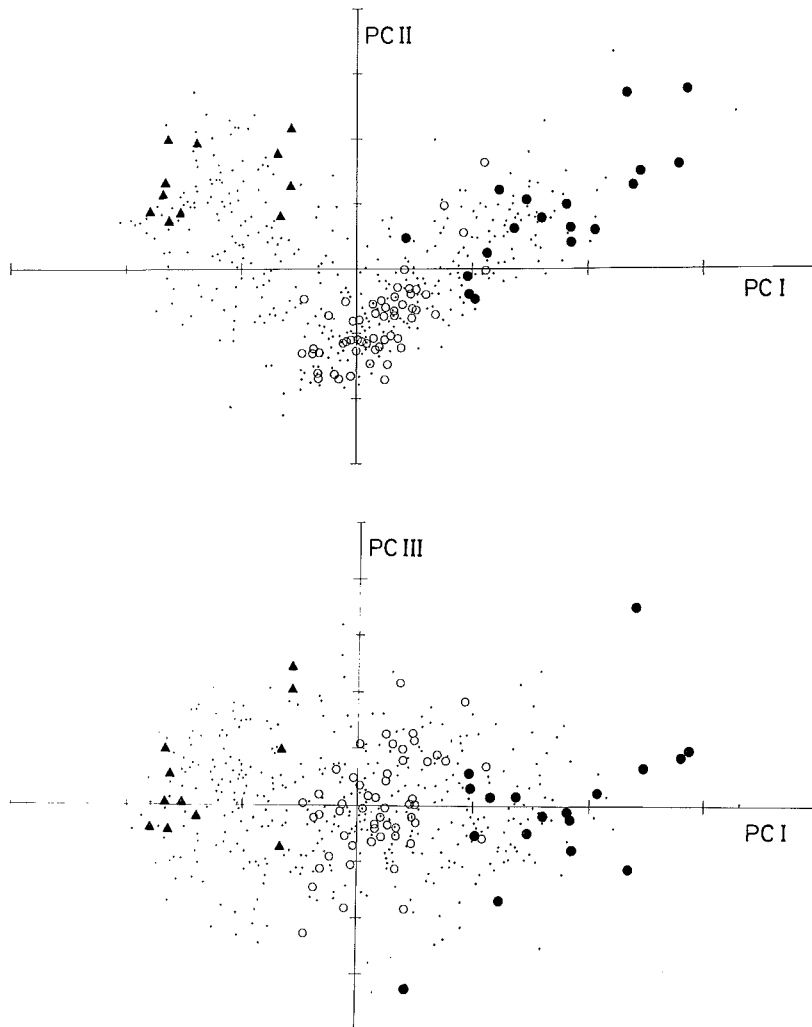


Abb. 4: Ergebnis der Hauptkomponentenanalyse des Gesamtsatzes (PCA): Anordnung der 505 untersuchten Individuen im dreidimensionalen Faktorenraum (Dreiecke: *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* aus Population 11; Kreise: *S. ovatus* subsp. *ovatus* aus den Populationen 16–22; große Punkte: *S. cacaliaster* subsp. *bercynicus* aus Population 1).

besonders die Behaarungsmerkmale (DRÜS, AHBH, HBBH, SBBH, STBH), die die erste Hauptkomponente prägen. In hohem Maße mit den Behaarungsmerkmalen korreliert sind die Merkmale AHIND, HBL, KÖBR, BLIND und SBL. „*hercynicus*“-Pflanzen zeichnen sich demnach neben der Drüsenbehaarung durch die Korrelation von langen und breiten Köpfchen, schmalen Außenhüllblättern und langen Strahlblüten aus, während „*jacquinianus*“-Pflanzen eher kleine Köpfchen mit breiten Außenhüllblättern und kurzen Strahlblüten sowie breite Blätter im oberen Stengeldrittel besitzen. „*Ovatus*“-Pflanzen nehmen auf der ersten Achse eine intermediäre Stellung ein. Das Abrücken der „*ovatus*“-Individuen von den beiden anderen Sippen wird durch die auf der zweiten Hauptkomponente hoch ladenden Variablen HBZ, AHV, AHZ, RBZ und AHBR bewirkt. Demnach unterscheiden sich „*ovatus*“-Pflanzen besonders aufgrund ihrer kurzen Außenhüllblätter und ihrer geringeren Außenhüllblatt-, Involucralblatt- und Scheibenblütenzahlen von den beiden anderen Sippen.

## 2.2.2 Diskriminanzanalysen der Einzelpopulationen

Um die Natur der untersuchten Einzelpopulationen besser verstehen und den Beitrag der quantitativen Merkmale zur Trennung der Sippen näher untersuchen zu können, wurden die „*hercynicus-ovatus*“-Mischpopulationen auf der einen und die „*nemorensis-ovatus*“-Mischpopulationen auf der anderen Seite in voneinander unabhängigen Diskriminanzanalysen untersucht. Die Datengrundlage bildeten dabei nur die quantitativen Merkmale (Tabelle 1), während die Behaarungsmerkmale erst nach Berechnung der Diskriminanzfunktionen in die erhaltenen Histogramme miteinbezogen wurden. Die für eine Diskriminanzanalyse notwendigen, vorher festzulegenden Objektgruppen bildeten dabei die vermeintlichen „*ovatus*“-Reinpopulationen Nr. 16–22 auf der einen, und die „*hercynicus*“-Pflanzen (frühblühende Pflanzen der Population Nr. 1) bzw. „*jacquinianus*“-Pflanzen (Population Nr. 11) auf der anderen Seite.

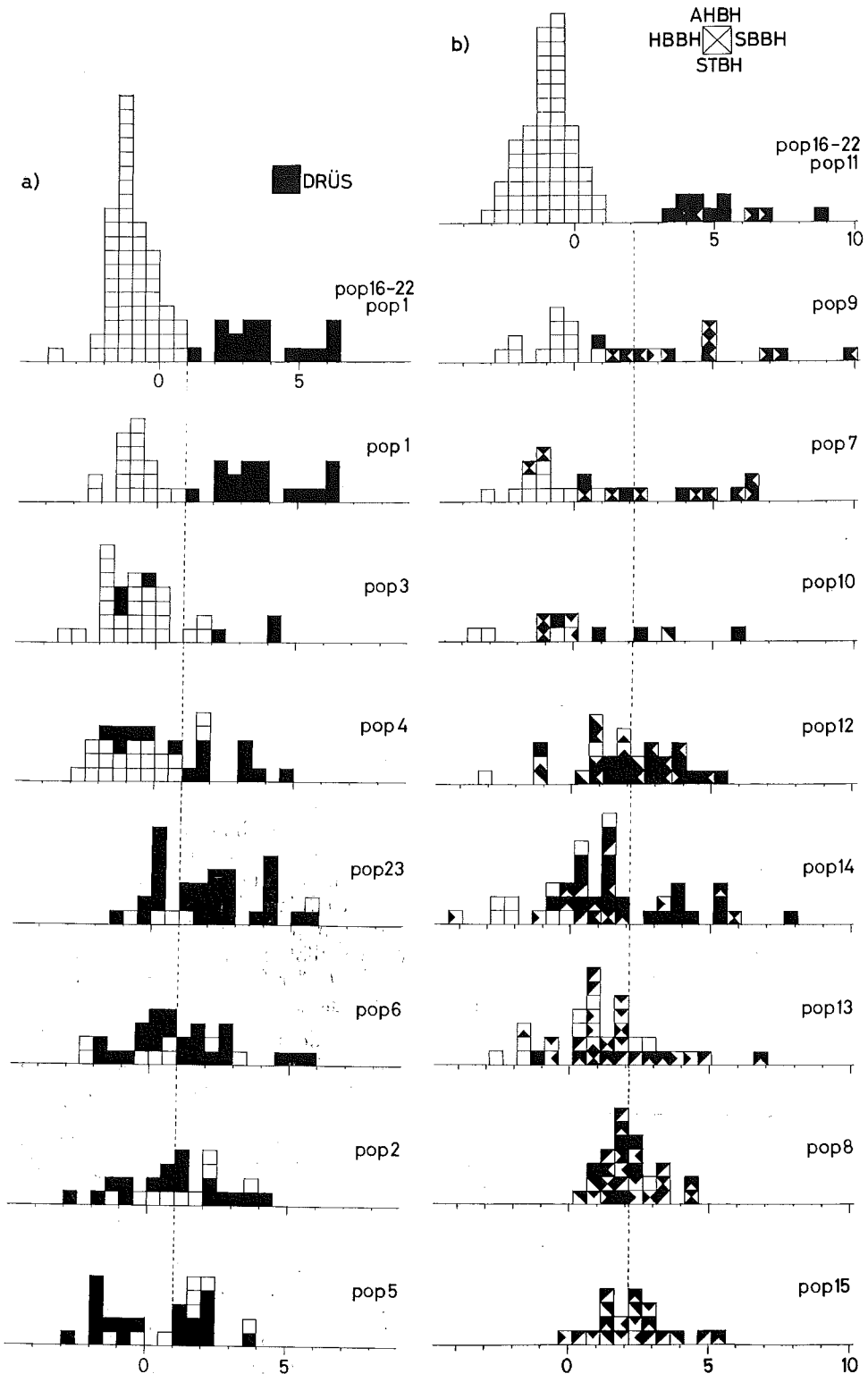
### 2.2.2.1 Mischpopulationen von *S. ovatus* subsp. *ovatus* mit *S. caliciaster* subsp. *hercynicus* (CA1)

Das erste Histogramm in Abb. 5a zeigt, daß die aus den als Reinpopulationen angesprochenen Beständen der Sippen „*ovatus*“ und „*hercynicus*“ stammenden Individuen durch eine Diskriminanzfunktion deutlich voneinander getrennt werden können. In Tabelle 3 werden die Beiträge der einzelnen Merkmale zur errechneten Diskriminanzfunktion und die Korrelationen zwischen Einzelmerkmalen und Diskriminanzfunktion aufgelistet. Die „*hercynicus*“-Pflanzen lassen sich demnach am besten aufgrund der schmalen (AHIND), das Involucrum mehr oder weniger deutlich überragenden (AHV) Außenhüllblätter und der größeren Köpfchen (KOEBR, HBL, HBZ) von „*ovatus*“-Pflanzen unterscheiden. Auch die von HERBORG (1987) für *S. caliciaster* subsp. *hercynicus* beschriebenen, breit bis geöhrt sitzenden Blätter (BGIB) laden mit hohem Betrag auf die Diskriminanzfunktion.

In den 7 unteren Histogrammen der Abb. 5a erfolgt die Darstellung der untersuchten Mischpopulationen. Es zeigt sich, daß die berechnete Diskriminanzfunktion allein in Population Nr. 1 „Eschacher Wald“ dazu geeignet ist, drüsige und nicht-drüsige Individuen vollständig zu trennen. Die für die reinen Sippen typischen Korrelationen der quantitativen Merkmale untereinander sowie deren Korrelation mit dem Auftreten von Drüsenhaaren werden dagegen in den folgenden Beständen in zunehmendem Maße durchbrochen. So treten in Population Nr. 3 „Altstädten“ drei Individuen auf, die zwar Drüsenhaare besitzen, aufgrund ihrer quantitativen Merkmalskombinationen aber eher „*ovatus*“ als „*hercynicus*“ zuzuordnen sind. Auf der anderen Seite finden sich dagegen auch drei nicht-drüsige Individuen im für „*hercynicus*“ typischen Bereich der Verteilung. Lassen sich so in Population Nr. 3

Abb. 5: Ergebnisse der Diskriminanzanalysen CA1 und CA2:

- a) Mischpopulationen von *S. ovatus* subsp. *ovatus* mit *S. caliciaster* subsp. *hercynicus*.
- b) Mischpopulationen von *S. ovatus* subsp. *ovatus* mit *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* und *S. nemorensis* subsp. *glabratus*.



Merkmal	DF I	Korr.koeff.
KÖBR	.84	.45
SBIND	.52	.29
BGIB	-.52	-.32
HBZ	.47	.40
RBZ	-.45	.18
AHBR	-.35	-.05
AHIND	.32	.46
SBL	-.22	.15
HBL	.16	.34
BLIND	.16	.09
AHV	*	.41
AHZ	*	.06

Tabelle 3: Ergebnisse der Diskriminanzanalyse CA1. Ladungen der 12 verwendeten Variablen auf die Diskriminanzfunktion DF I und Korrelationskoeffizienten zwischen Variablen und Diskriminanzfunktion (\*: ausgeschlossene Variablen; vgl. 2.1.3.2).

rund 18% der Pflanzen nicht mehr den reinen Sippen zuordnen, so nehmen die Überschneidungen in den folgenden Populationen noch zu (Population Nr. 4: 22%; Population Nr. 23: 31%; Population Nr. 6: 42%; Population Nr. 2: 50%; Population Nr. 5: 54%).

#### 2.2.2.2 Mischpopulationen von *S. ovatus* mit *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* und subsp. *glabratus* (CA2)

Das erste Histogramm in Abb. 5b zeigt, daß es auch hier möglich ist, „*ovatus*“-Pflanzen und die aus der als Reinbestand angesprochenen Population Nr. 11 „Vilseck“ stammenden „*jacquinianus*“-Pflanzen in einer Diskriminanzanalyse allein unter Verwendung quantitativer Merkmale voneinander zu trennen. Die in Tabelle 4 dargestellten Ergebnisse dieser Analyse lassen dabei folgende Unterschiede zwischen den Sippen erkennen: Im Gegensatz zu „*ovatus*“-Pflanzen finden sich bei „*jacquinianus*“-Pflanzen Außenhüllblätter, die im distalen Drittel breiter sind als im proximalen (AHOU). Letztere zeichnen sich zudem durch erhöhte Außenhüllblatt- (AHZ), Involucralblatt- (HBZ) und Scheibenblütenzahlen (RBZ) aus. Weitere wichtige Unterschiede ergeben sich im Bereich der Blätter im oberen Stengeldrittel: „*jacquinianus*“-Pflanzen haben breitere (BLIND) und mit breiterem Blattgrund versehene (BGIB) Blätter. Zudem besitzen sie flaumhaarige Außenhüllblätter und Stengel, der überwiegende Teil auch „Gliederhaare mit halbkugeligen Endzellen“ auf den Involucralblättern und Gliederhaare auf den röhriigen Abschnitten der Strahlblüten.

Die vier untersuchten, nordbayerischen Mischpopulationen von *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* mit *S. ovatus* (Populationen Nr. 7, 9, 10 und 12) zeigen ebenfalls in zunehmendem Maße Übergangsphänomene zwischen den beteiligten Sippen, insbesondere das Auftauchen von für „*jacquinianus*“-Pflanzen charakteristischen Behaarungsmerkmalen bei Individuen, die aufgrund ihrer quantitativen Merkmale in den für „*ovatus*“ typischen Bereich der Verteilung fallen. Das Auftreten dieser Merkmalskombinationen kann in Analogie zu den Ergebnissen in Mischpopulationen von *S. ovatus* mit *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* als Resultat von Hybridisierungsvorgängen interpretiert werden. Inwieweit auf der anderen Seite das Fehlen von für *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* typischen Haartypen bei Individuen, die aufgrund ihrer quantitativen Merkmale dieser Sippe zuzuordnen sind, auf eine Einkreuzung von *S. ovatus* hindeutet (alle mindestens ein Haarmerkmal entbehrenden Individuen mit Funktionswerten >2,2 daher als Hybriden anzusprechen sind) oder aber Ausdruck einer Variabilität in der Behaarungsdichte innerhalb der reinen „*jacquinianus*“-Pflanzen ist, kann dabei mit den mir vorliegenden Daten nicht entschieden werden. Allerdings macht das Fehlen

der Behaarungsmerkmale HBBH und SBBH bei 3 Pflanzen aus der als Reinbestand angesprochene Population Nr. 11 „Vilseck“ die Richtigkeit der zweiten Erklärungsmöglichkeit wahrscheinlicher. Ich habe daher Pflanzen, die in ihren quantitativen Merkmalen im für „*jacquinianus*“ typischen Bereich der Verteilung liegen und mindestens eines der vier für diese Sippe typischen Behaarungsmerkmale AHBH, HBBH, SBBH, STBH besitzen, als reine Vertreter von *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* angesprochen. Als Hybriden werden nur Pflanzen angesehen, die in ihren quantitativen Merkmalskombinationen *S. ovatus* entsprechen und mindestens ein für *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* typisches Behaarungsmerkmal besitzen.

Merkmal	DF I	Korr.koeff.
AHOU	.84	.59
RBZ	-.72	-.02
HBZ	.66	.32
AHZ	.62	.16
BLIND	-.48	-.33
SBIND	.48	.02
BGIB	-.25	-.08
SBRL	.22	.02
AHV	*	.30
AHBR	*	.28
PAP	*	-.08
SBL	*	-.05
AHIND	*	-.05
HBL	*	.04
KOEBR	*	.00

Tabelle 4: Ergebnisse der Diskriminanzanalyse CA2. Ladungen der 15 verwendeten Variablen auf die Diskriminanzfunktion DF I und Korrelationskoeffizienten zwischen Variablen und Diskriminanzfunktion (\*: ausgeschlossene Variablen; vgl. 2.1.3.2).

Zusätzliche Schwierigkeiten bei der Ansprache der von HERBORG (1987) unterschiedenen Sippen treten in oberbayerischen Mischpopulationen von *S. ovatus* und *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* auf, da hier auch noch *S. nemorensis* subsp. *glabratus* vorkommen kann. Diese Sippe wird vor allem aufgrund des Fehlens von Flaumhaaren im unteren Stengeldrittel und der Fähigkeit, Ausläufer zu bilden, von *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* unterschieden (HERBORG 1987). Da keine Reinbestände von *S. nemorensis* subsp. *glabratus* als Ausgangspunkt für Diskriminanzanalysen zur Verfügung standen (meist wurden Mischpopulationen mit *S. ovatus* gefunden), wird für die vorliegende Analyse angenommen, daß sich die beiden Unterarten von *S. nemorensis* zwar in den erwähnten qualitativen Merkmalen unterscheiden, in ihren quantitativen Merkmalen aber übereinstimmen. Demzufolge werden hier alle Pflanzen, die in ihren quantitativen Merkmalen in den Bereich von *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* fallen, keine flaumige Stengelbehaarung aufweisen, sonst aber mindestens eines der Merkmale AHBH, HBBH oder SBBH besitzen, als *S. nemorensis* subsp. *glabratus* angesprochen. Analog zu Populationen unter Beteiligung von *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* wären in diesem Falle auch alle auf der linken Seite der Diskriminanzfunktion liegenden Pflanzen mit den oben erwähnten Behaarungsmerkmalen als Hybriden anzusprechen.

Demnach besteht Population 14 „Kühmooswald“ aus *S. ovatus*, *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus*, subsp. *glabratus* und 21 Hybriden (50% der Population) zwischen *S. ovatus* und den beiden Unterarten von *S. nemorensis*. Population 13 „Hohenpeißenberg Nord“ setzt sich aus *S. ovatus* und *S. nemorensis* subsp. *glabratus* sowie Hybriden zwischen beiden Sippen

zusammen. Pflanzen mit flaumhaarigen Stengel deuten zudem auf eine Beteiligung von *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* hin, obwohl reine Vertreter dieser Sippe in der untersuchten Populationsaufsammlung fehlen. In den Populationen 8 und 15 fehlen reine „*ovatus*“-Pflanzen vollständig. Nur die Tatsache, daß Teile der Populationen auf Grund ihrer quantitativen Merkmale im für *S. ovatus* typischen Bereich des Histogramms zu finden sind, weist auf die (vielleicht ehemalige?) Beteiligung von „*ovatus*“-Pflanzen an den vorliegenden Populationen hin. An Population 8 ist *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* und subsp. *glabratus* beteiligt, an Population 15 nur die letztgenannte Unterart.

Die vorliegenden Ergebnisse legen den Schluß nahe, daß neben der von HERBORG (1987) angegebenen Kreuzbarkeit von *S. ovatus* mit *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* auch von der Hybridbildung zwischen *S. ovatus* und *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* bzw. subsp. *glabratus* ausgegangen werden muß.

### 2.2.3 Abschließende Diskriminanzanalyse des Gesamtsatzes (CA3)

Die in den vorangegangenen Abschnitten anhand der Diskriminanzanalysen von Einzelpopulationen erfolgte Sippenabgrenzung wurde in einer abschließenden Diskriminanzanalyse des Gesamtsatzes auf seine Güte hin untersucht. Die reinen Sippen und die sich aus Hybriden zusammensetzenden Gruppen „*hercynicus* × *ovatus*“ und „*nemorensis* × *ovatus*“ (= „*jacquinianus* × *ovatus*“ und „*glabratus* × *ovatus*“) wurden dabei als die zu trennenden Objektgruppen angesehen. Aus der Analyse resultierten fünf Diskriminanzfunktionen, von denen die ersten drei bereits 98,2% der im Datensatz vorhandenen Gesamtvarianz erklärten. Damit kann auf die Darstellung der Diskriminanzfunktionen DF IV und V verzichtet werden. Die Anordnung der untersuchten Individuen im dreidimensionalen Funktionsraum ist in Abb. 6 dargestellt, die Ladungen der 17 verwendeten Merkmale finden sich in Tabelle 5.

Merkmals	DF I	DF II	DF III
DRUES	.89	.48	.01
KOEBR	.34	.21	.08
BGIB	-.26	-.14	.03
AHIND	.23	.15	.07
AHBR	-.21	.02	-.00
AHV	.11	-.03	-.01
AHBH	-.30	.47	.32
HBZ	.23	.36	.09
SBIND	.16	.25	.22
BLIND	.19	-.23	-.04
AHZ	-.12	.19	.17
SBL	-.08	-.13	-.05
SBBH	-.10	.11	.10
STBH	-.23	.44	-.82
HBBH	-.10	.29	.36
HBL	.12	-.03	-.23
RBZ	-.06	-.17	-.18
erklärte Varianz in %	72.2	23.3	2.7

Tabelle 5: Ergebnisse der Diskriminanzanalyse CA3. Ladungen der 17 verwendeten Variablen auf die ersten drei Diskriminanzfunktionen DF I, DF II und DF III.



Deutlich zeigt sich, daß sich die Sippen *S. caliciaster* subsp. *hercynicus*, *S. ovatus* subsp. *ovatus* und *S. nemorensis* subsp. *jacquiniannus* klar voneinander abtrennen lassen. Auffällig ist die intermediäre Stellung von *S. nemorensis* subsp. *glabratus* zwischen *S. nemorensis* subsp. *jacquiniannus* und *S. ovatus*. Die als Vertreter dieser Sippe angesprochenen Pflanzen zeigen sehr große Übereinstimmung (Abb. 6 unten) mit Teilen der Hybrid-Gruppe „*nemorensis* × *ovatus*“.

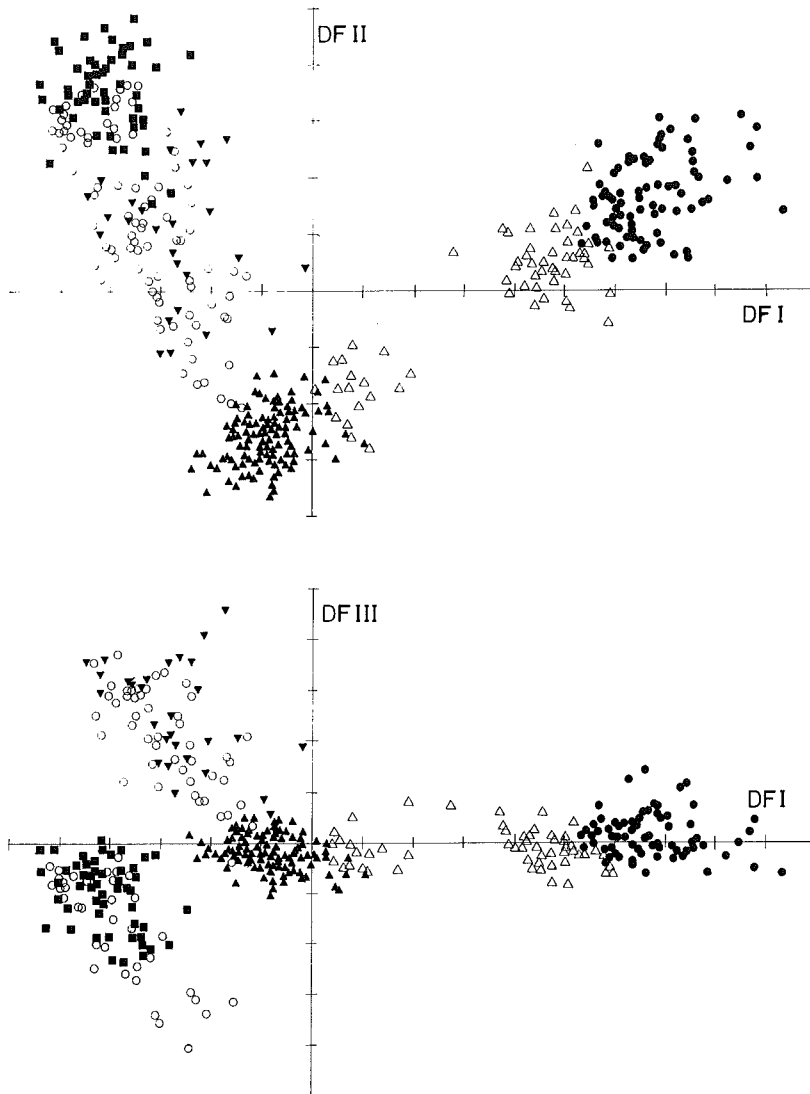


Abb. 6: Ergebnisse der abschließenden Diskriminanzanalyse (CA3): Anordnung der 505 untersuchten Individuen im dreidimensionalen Funktionsraum (Punkte: *S. caliciaster* subsp. *hercynicus*; schwarze Dreiecke: *S. ovatus* subsp. *ovatus*; schwarze Quadrate: *S. nemorensis* subsp. *jacquiniannus*; schwarze Dreiecke mit Spitze nach unten: *S. nemorensis* subsp. *glabratus*; weiße Dreiecke: *S. caliciaster* subsp. *hercynicus* × *S. ovatus* subsp. *ovatus*; weiße Kreise: *S. nemorensis* × *S. ovatus* subsp. *ovatus*).

Für die Sippen ergeben sich die in Tabelle 6 aufgelisteten Merkmalsmittelwerte. Durch t-Test wurde hier zusätzlich untersucht, inwieweit sich die Mittelwerte von „*hercynicus*“, „*jacquiniannus*“ und „*glabratus*“ von denen bei „*ovatus*“ signifikant unterscheiden. Signifikante Mittelwertsdifferenzen wurden in der Tabelle durch Sternchen (\*) gekennzeichnet. Es zeigt sich, daß *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* in 10 der 15 quantitativen Merkmale signifikant von *S. ovatus* subsp. *ovatus* abweicht. *S. nemorensis* subsp. *jacquiniannus* zeigt signifikante Mittelwertsunterschiede gegenüber *S. ovatus* subsp. *ovatus* in acht, *S. nemorensis* subsp. *glabratus* in nur vier quantitativen Merkmalen.

#### 2.2.4 Clusteranalyse der mittel-, ost- und südosteuropäischen Sippen der *S. nemorensis*-Gruppe (CLU)

Die aus den Populationsstudien erhaltenen Mittelwerte für die Sippen „*hercynicus*“, „*ovatus*“, „*jacquiniannus*“ und „*glabratus*“ dienten zusammen mit den Mittelwerten von sieben weiteren, von HERBORG (1987) für Mittel-, Ost- und Südosteuropa angegebenen Sippen als Datengrundlage für eine Clusteranalyse, deren Ergebnis das im rechten Teil der Abb. 7 dargestellte Dendrogramm ist.

Die nächstähnliche Sippe zu *S. nemorensis* subsp. *jacquiniannus* bildet demnach die südosteuropäisch verbreitete Sippe „*kavauensis*“. Diesen beiden ist von allen anderen untersuchten Sippen *S. nemorensis* subsp. *glabratus* am ähnlichsten. Die *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* ähnlichste Sippe findet sich mit der Sippe „*expansus*“ ebenfalls in Südosteuropa, während *S. ovatus* subsp. die größte Ähnlichkeit mit der westeuropäischen Sippe „*alpestris*“ aufweist.

#### 2.3 Diskussion der Ergebnisse und taxonomische Konsequenzen

a) Zur Anwendung multivariater Analysemethoden bei der Untersuchung von Mischpopulationen in der *S. nemorensis*-Gruppe

Nach TITZ (1982) ergibt sich bei der systematischen Bearbeitung von Natur aus wenig deutlich untergliederter, polymorpher Artengruppen oft die Schwierigkeit, eine Vielzahl schwer zu gewichtender, vorwiegend quantitativer Merkmale zu berücksichtigen. Insbesondere dann, wenn es darum geht, zwischen diesen einander äußerst ähnlichen Sippen auftretende Hybride zu untersuchen, stößt die nur Einzelmerkmale miteinander vergleichende, univariate statistische Analyse sehr schnell an ihre Grenzen. Die intermediäre Stellung von Hybriden ist nämlich oftmals nicht durch intermediäre Merkmalsausprägungen in Einzelmerkmalen gekennzeichnet, sondern ergibt sich aus der Kombination von typischen Merkmalsausprägungen der einen Elternsippe mit solchen der anderen Elternsippe. Durch anschauliche, zweidimensionale Streudiagramme können nur sehr wenige Merkmale zueinander in Beziehung gesetzt werden, deren Auswahl und Skalierung zudem noch der Subjektivität des Bearbeiters unterworfen ist.

Die in vorliegender Arbeit angewandten Methoden der multivariaten Statistik – Hauptkomponentenanalyse, Diskriminanzanalyse und Clusteranalyse – bieten die Möglichkeit, viele a priori gleich gewichtete Merkmale in eine Analyse einzubeziehen. Eine Gewichtung der Merkmale ergibt sich erst im Laufe der Analyse aufgrund der Datenstruktur selbst, ist aber nicht von der Beurteilung durch den Bearbeiter abhängig. Im Bezug auf die Analyse von Hybridschwärmen können diese Methoden als eine Weiterentwicklung der von RILEY (1938) und HEISER (1949) angewandten Methoden (Populationsstudien mit Hilfe von Scatter-Diagrammen bzw. Hybrid-Indexwerten) in Richtung auf mehr Objektivität verstanden werden.

b) Mischpopulationen von *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* mit *S. ovatus* subsp. *ovatus*

Die von HERBORG (1987) für *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* (sub *S. hercynicus*) und *S. ovatus* subsp. *ovatus* beschriebenen Hybridisierungsvorgänge in Mischpopulationen können in vorliegender Arbeit bestätigt werden. Die Ergebnisse der Analysen bayerischer Populationen

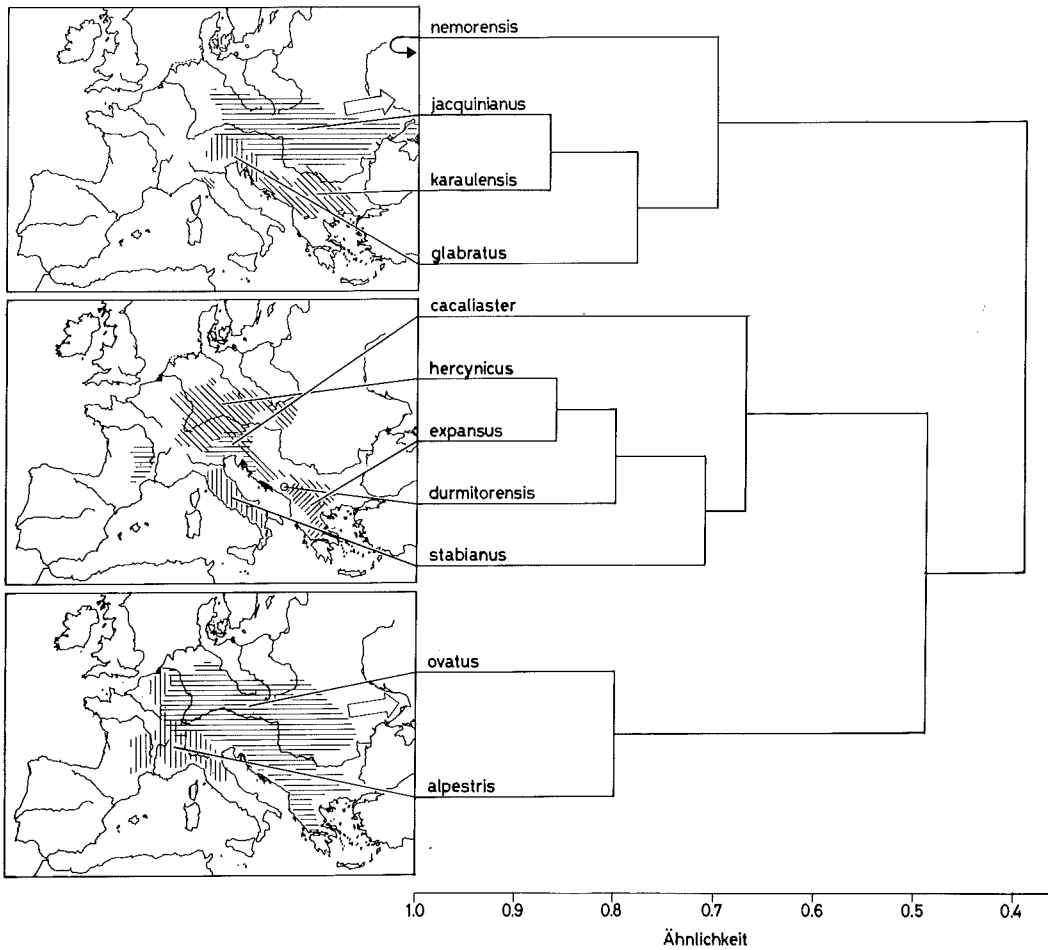


Abb. 7: Verbreitung der mittel-, ost- und südosteuropäischen Sippen der *S. nemorensis*-Gruppe (nach HERBORG 1987) und deren Anordnung im Dendrogramm der Clusteranalyse (CLU).

widersprechen aber HERBORGS (1987) Auffassung, wonach Hybriden zwischen beiden Sippen „weit weniger als gemeinhin angenommen auftreten“ sollen. Von den hier untersuchten 7 bayerischen Mischpopulationen kann nur ein Bestand (Population Nr. 1 „Eschacher Wald“) als Population angesprochen werden, in der beide Sippen nebeneinander wachsen, ohne zu hybridisieren. In allen anderen Populationen treten Intermediärformen auf.

Auch neben den hier untersuchten Populationen konnte ich auf meinen zahlreichen Exkursionen durch Bayern keinen Bestand finden, in dem die Trennung der beiden Sippen so vollständig war wie im „Eschacher Wald“. Sämtliche im Bayerischen Wald aufgesuchten Bestände von *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* waren über intermediäre Individuen mit *S. ovatus* verbunden. Wie sich die Verhältnisse in der Rhön darstellen konnte nicht in Erfahrung gebracht werden, da sich die Vorkommen von *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* aller Wahrscheinlichkeit nach auf das Gebiet des Truppenübungsplatzes „Wildflecken“ beschränken, zu dem kein Zutritt möglich war. Von dort lagen nur Einzelbelege, nicht aber Populationsaufsammlungen vor.

Wie HERBORG (1987) zeigen konnte, wirkt allein die unterschiedliche Blütezeit der beiden Sippen als Kreuzungsbarriere zwischen *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* und *S. ovatus* subsp.

Merkmal	<i>alpestris</i>	<i>cacaliaster</i>	<i>durmitorensis</i>	<i>expansus</i>	<i>glabratus</i>
N	5	5	1	5	29
BLIND	5.3	4.2	3.3	3.6	3.3 *
BGITB	11.3	5.6	10.7	5.2	13.4
KÖBR (mm)	2.2	3.7	3.4	4.1	3.0
KÖPF	3.1	2.2	2.4	2.0	2.3
AHV (mm)	-3.0	+3.8	-0.8	+1.7	0.0
AHZ	2	4	3	3	4.5 *
AHBR (mm)	0.33	0.55	0.30	0.47	0.45
AHIND	15	26	27	24	16
AHOÜ	1.0	1.2	0.9	1.2	1.2 *
HBZ	8	8	8	9	10 *
HBL (mm)	6.8	8.1	8.2	7.9	6.0
ZBZ	3	0	4	6	5
SBL (mm)	15.4	n	18.5	18.2	16.0
SBIND	7.7	n	13.2	7.1	7.4
REZ	8	16	10	15	13
DRÜS	0	1	1	1	0
AHBH	0	0	0	0	1
HBBH	0	0	0	0	1
SBBH	0	0	0	0	1
STBH	1	0	0	0	0
AUSL	1	1	1	1	1
FARBE	1	0	1	1	1

Tabelle 6: Mittelwerte aller Merkmale der bayerischen Sippen und der weiteren von HERBORG (1987) beschriebenen mittel-, ost- und südosteuropäischen Sippen der *S. nemorensis*-Gruppe. Für die Sippen *jacquinianus*, *glabratus* und *hercynicus* zeigt die Markierung (\*) an, ob sich die Mittelwerte der entsprechenden Sippe signifikant von denen in *S. ovatus* unterscheiden (t-Test,  $P < 0.001$ ). Die Merkmalsmatrix stellt gleichzeitig den Ausgangsdatensatz für die Clusteranalyse CLU dar (n: fehlende Angaben, da *S. cacaliaster* subsp. *cacaliaster* keine Strahlblüten besitzt).

*ovatus*. Diese Unterschiede wurden auch von DÖRR (1979) für das Eschacher Vorkommen beobachtet. In anderen Populationen treten aber häufig Blühzeitüberlappungen auf und ermöglichen die Hybridbildung. Da die Hybriden kaum verminderte Pollenfertilität und zwischen den Elternsippen vermittelnde Blütezeiten (HERBORG 1987, OBERPRIELER 1989) aufweisen, setzt mit ihrem Auftreten ein intensiver Genfluß zwischen den Ausgangssippen ein. Dieser Vorgang, der als „introgressive Hybridisation“ (ANDERSON & HUBRICHT 1938, ANDERSON 1939, 1953) bezeichnet wird, führt auch dazu, daß sich die beiden Elternsippen morphologisch immer ähnlicher werden und im Extremfall völlig miteinander verschmelzen. Das in Abb. 5a (von oben nach unten) zu beobachtende Schmälerwerden der Histogramme mit zunehmender Zahl von intermediär liegenden Individuen ist wohl auf dieses Phänomen zurückzuführen.

Aufgrund phänologischer Untersuchungen hat HERBORG (1987) festgestellt, daß *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* eine deutlich raschere vegetative Entwicklung durchläuft als *S. ovatus* subsp. *ovatus*. Dies ermöglicht es jener Sippe, in rauhen Klimaten (z.B. Population Nr. 1 „Eschacher Wald“) bereits Anfang Juni zu blühen, während diese dort erst rund 4 Wochen später zur Blüte gelangt. In Population Nr. 3 „Altstädten“, die nur wenige Kilometer von Population Nr. 1 entfernt, aber um rund 200 m niedriger und insgesamt sonniger liegt, ist *S. ovatus* bereits Mitte Juni blühend anzutreffen und somit zur Bastardbildung mit dem dort ebenfalls wachsenden *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* befähigt. Die Kreuzungsbarriere zwischen den beiden Sippen ist also nur dort wirksam, wo *S. ovatus* subsp. *ovatus* durch rauhere klimatische Bedingungen in seiner Entwicklung deutlich hinter *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus*

<i>hercynicus</i>	<i>jacquinianus</i>	<i>karaulensis</i>	<i>nemorensis</i>	<i>ovatus</i>	<i>stebianus</i>
82	55	2	5	174	1
5.1	3.2 *	2.7	4.3	4.7	5.6
7.6 *	12.0	14.3	13.8	12.5	12.0
3.9 *	3.1	3.9	4.6	3.2	4.4
1.8	2.2	1.8	1.2	2.0	1.9
+1.7 *	+0.3 *	+1.6	+0.7	-0.8	+1.8
3.7 *	4.7 *	5	4	3.1	4
0.38	0.54 *	0.58	0.55	0.40	0.52
28 *	14 *	18	19	18	23
1.0	1.5 *	1.2	1.1	0.9	1.3
10 *	10 *	11	13	8	8
7.3 *	6.4	6.9	5.6	6.3	8.3
5	5	5	8	5	3
17.6 *	14.9 *	16.0	18.2	16.0	22.5
8.4 *	6.3	4.8	6.3	6.5	7.5
15 *	14	17	32	14	12
1	0	0	0	0	0
0	1	1	1	0	0
0	1	1	1	0	0
0	1	1	1	0	0
0	1	1	1	0	0
1	0	0	1	1	1
1	1	1	1	1	1

zurückbleibt. In milderen Lagen reicht der Entwicklungsvorsprung von *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* hingegen nicht mehr aus, Kreuzungen zwischen beiden Sippen zu verhindern.

Damit hängt wohl auch die Beobachtung zusammen, daß alle untersuchten Hybridschwärme an mehr oder weniger „gestörten“ Standorten (Forstwegränder, Skipiste, Wegränder) gesammelt wurden, während die Pflanzen in Population Nr. 1 „Eschacher Wald“ einem relativ ungestörteren Lebensraum (Fichten-Hochlagenwald) entstammen. Nach meiner Meinung weisen die „gestörten“ Standorte ein insgesamt milderes Kleinklima (mehr Sonne, kürzere Schneebedeckung) auf als der Standort der Population Nr. 1 inmitten des Baumbestandes. Dieses mildere Kleinklima ist es aber, das eine raschere Entwicklung von *S. ovatus* und damit ein Zusammenbrechen der Kreuzungsbarriere „Blütezeit“ zur Folge hat. Neben dieser Rolle bei der Entstehung von Hybriden, stellen gestörte und offene Standorte auch eine wichtige Voraussetzung für die Etablierung von Hybridschwärmen dar (HEISER 1949, RILEY 1938, GRANT 1976), da diese Standorte der Vielzahl von F<sub>1</sub>-Hybriden und Rückkreuzungsformen – mit ihrem bunten Mosaik an zwischen den Elternarten vermittelnden ökologischen Ansprüchen – eine Vielzahl von, in ihren ökologischen Bedingungen kleinräumig variierenden Nischen bereitzustellen vermögen. Ob und inwieweit diese Voraussetzungen für die Etablierung von Zwischenformen auch bei den Sippen der *S. nemorensis*-Gruppe eine Rolle spielen, kann aber aus den vorliegenden Daten nicht geschlossen werden. Hier wären phytosoziologische, pedologische und ökophysiologische Untersuchungen in den Rein- und Mischpopulationen für eine weitere Klärung sehr wünschenswert, wie sie von CAMENISCH (1991) für *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* (sub *S. hercynicus*) und *S. ovatus* subsp. *alpestris* in der Schweiz durchgeführt wurden.

#### c) Mischpopulationen von *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* mit *S. ovatus* subsp. *ovatus*

Auch in den hier untersuchten Mischpopulationen von *S. ovatus* subsp. *ovatus* mit *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* ergeben sich Hinweise auf hybridogen entstandene Zwischenformen. In den vier untersuchten Mischbeständen von *S. ovatus* mit *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* treten nämlich Individuen auf, die in ihren quantitativen Merkmalen eher mit *S. ovatus* übereinstimmen, in einem oder mehreren Behaarungsmerkmalen aber auf *S.*

*nemorensis* subsp. *jacquinianus* hindeuten. In Population Nr. 9 noch auf drei Intermediärformen beschränkt, nimmt deren Zahl über Population Nr. 7 und Nr. 10 bis hin zu Population Nr. 12 zahlenmäßig deutlich zu (Abb. 5b). Die abnehmende Spannweite der Histogramme mit zunehmender Anzahl von Hybridformen (Population Nr. 9: 13%; Population Nr. 12: 48%) deutet dabei meines Erachtens ebenfalls auf eine phänetische Annäherung der beteiligten Elternsippen durch Genfluß über die Intermediärformen (introgressive Hybridisation) hin.

Zwar werden von HERBORG (1987) auch Unterschiede in der Blütezeit von *S. ovatus* subsp. *ovatus* und *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* (sub *S. germanicus*) im Kulturversuch festgestellt (*S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* blüht nach *S. ovatus*), es konnten aber von mir keine Populationen gefunden werden, in denen sich beide Sippen in ihrer Blütezeit vollständig ausschlossen.

#### d) Die Stellung von *S. nemorensis* subsp. *glabratus*

Das Hinzutreten von *S. nemorensis* subsp. *glabratus* zu Mischpopulationen zwischen *S. ovatus* und *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* in Oberbayern macht die Interpretation der Mischpopulationen komplizierter, da auch in diesen Populationen wahrscheinlich ablaufende Hybridisierungsvorgänge zwischen *S. ovatus* und *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* durch das Vorhandensein dieser dritten Sippe überlagert werden. Die Ergebnisse deuten darauf hin (Abb. 6), daß *S. nemorensis* subsp. *glabratus* eine Zwischenstellung zwischen *S. ovatus* und *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* einnimmt. HERBORG (1987) folgend ist sie aber als eigenständige Sippe und nicht als Gruppe gelegentlich auftretender Hybride anzusprechen, da sie auch in Gebieten vorkommt, in denen *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* fehlt (Österreich, Nordostitalien, Jugoslawien). Es besteht aber die Möglichkeit, daß die Sippe hybridogen entstanden ist. Dafür spricht neben der intermediären Merkmalsausprägungen bei *S. nemorensis* subsp. *glabratus* auch die zwischen *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* und *S. ovatus* subsp. *ovatus* stehenden Standortsansprüche der Sippe. Während *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* in Bayern mildere Standorte meist unter 800 m besiedelt, fand sich *S. nemorensis* subsp. *glabratus* auch in Höhen über 1500 m und teilt damit die breite ökologische Amplitude mit *S. ovatus* subsp. *ovatus*. Die Hypothese der hybridogenen Entstehung von *S. nemorensis* subsp. *glabratus* kann mit den vorliegenden Daten nicht weiter überprüft werden. Hierzu müßten wohl neben morphologischen Daten auch phytochemische (Flavonoidchemie; vgl. BAIN & DENFORD 1985; WEIMARCK 1974; HEUBL & VOGT 1985) und moderne Methoden der Populationsgenetik (Untersuchungen zu Allozym-Frequenzen in Populationen; vgl. BAYER 1988; CRAWFORD 1983,1985) in die Betrachtungen miteinbezogen werden.

#### e) Das Artkonzept in der *S. nemorensis*-Gruppe

Die Betrachtung der von HERBORG (1987) für Mittel-, Ost- und Südosteuropa angegebenen Sippen der *S. nemorensis*-Gruppe zeigt, daß das Auftreten von Übergängen zwischen einzelnen Sippen viel eher die Regel als die Ausnahme darstellt. Mit den in vorliegender Arbeit nachgewiesenen Übergangsformen zwischen *S. ovatus* subsp. *ovatus* und *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* bzw. subsp. *glabratus* schließt sich eine der letzten Lücken im Sippengefüge der *S. nemorensis*-Gruppe (Abb. 8). Übergangsformen und Hybriden reichen nun von den intermediären Formen zwischen *S. nemorensis* subsp. *nemorensis* und *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* (sub *S. germanicus*) im Südrural (KONECHNAJA 1979, zitiert in HERBORG 1987) bis hin zu den Hybriden von *S. ovatus* subsp. *ovatus* und subsp. *alpestris* mit sowohl *S. cacaliaster* subsp. *cacaliaster* (*S.* × *lamottei*; HERBORG 1987) als auch mit *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* (*S.* × *decipiens*; HERBORG 1987) und den Übergangsformen zwischen *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* und der typischen Unterart (*S.* × *austriacus*; HERBORG 1987). Die Sippen der *S. nemorensis*-Gruppe bilden somit ein sogenanntes „Syngameon“, das definiert ist (GRANT 1976) als „die Gesamtzahl der Spezies oder Semispezies, die durch häufige oder gelegentliche Bastardierung in der Natur miteinander verbunden sind“. Es stellt sich die Frage, wie dieses

Syngameon taxonomisch behandelt werden sollte, um den beobachteten Verhältnissen gerecht zu werden, und damit nach dem Artkonzept in der *S. nemorensis*-Gruppe.

Folgt man dem strikten, „biologischen“ – nach VAN VALEN (1976) besser dem „reproduktiven“ – Artkonzept MAYRS (1970), wonach Arten „Gruppen von tatsächlich oder potentiell sich kreuzenden, natürlichen Populationen (sind), die von anderen derartigen Gruppen reproduktiv getrennt sind“, so müßten wohl alle von HERBORG (1987) unterschiedenen Arten in der *S. nemorensis*-Gruppe in einer Sammelart zusammengefaßt werden. Diese, von vielen, vor allem aus der zoologischen Taxonomie stammenden Autoren (vgl. HÄUSER 1987, THOMAS 1971, WILLMANN 1985) als objektives Artkriterium verfochtene Definition der taxonomischen Rangstufe „Art“ stößt nach Meinung anderer Autoren in der botanischen Taxonomie an ihre Grenzen. So führt EHRENDORFER (1984) aus, daß es wohl bei „mehr als der Hälfte der einigermaßen bekannten, taxonomischen Spezies von Höheren Pflanzen Probleme mit der Abgrenzung und Einstufung sowie Widersprüche mit dem Konzept der „Biologischen Spezies“ gibt“. STACE (1986) gibt für die Britischen Insel mit ihren rund 2500 einheimischen und eingeschleppten Arten die Zahl von 770 bisher bekannten, natürlichen Hybriden an. Eine konsequente Anwendung des „reproduktiven Artkonzeptes“ würde den an diesen Kreuzungen beteiligten Sippen den Artrang absprechen. Gleiches würde vielen der morphologisch oder ökologisch deutlich getrennten Arten aus den Gattungen *Salix*, *Quercus*, *Carex*, *Rosa*, *Epilobium* oder *Dactylorhiza* (STACE 1986, GRANT 1976) widerfahren. Für viele Botaniker sind diese Konsequenzen schon Grund genug, das „reproduktive Artkonzept“ abzulehnen. Was nach meiner Ansicht aber viel deutlicher gegen die Gültigkeit des „reproduktiven Artkonzeptes“ in der Botanik spricht, sind populationsgenetische Untersuchungen (zusammengefaßt bei EHRLICH & RAVEN 1969), die zeigen, daß den reproduktiv isolierten Arten MAYRS gar nicht die Rolle als „Einheiten der Evolution“ zukommt, wie dies von vielen Verfechtern des „reproduktiven Artkonzeptes“ angenommen wird, sondern daß diese Rolle eher von lokalen Populationen in der Gesamtheit aller miteinander kreuzbarer Individuen (mag man sie nun einer gemeinsamen Art zurechnen oder nicht) übernommen wird.

Informationen zur Kreuzbarkeit der Sippen oder zum Auftreten von natürlichen Bastarden können uns in der Taxonomie der *S. nemorensis*-Gruppe also ebensowenig weiterbringen, wie die alleinigen Informationen zur morphologischen Gesamtähnlichkeit („overall similarity“) der Sippen, fehlt uns doch ein objektives Kriterium, bei welcher Unähnlichkeit der Sippengruppen (auf welcher Ebene im Dendrogramm der Abb. 7) die Gruppen als Arten, auf welchem Niveau nur als Unterarten anzusprechen sind. Gleichzeitig gibt es viele Beispiele dafür, daß einander sehr nah verwandte Sippen durch große morphologische Unterschiede voneinander getrennt, weniger nah verwandte Sippen aber – z. B. aufgrund konvergenter Entwicklungen in ihrem Merkmalsbestand – große Ähnlichkeiten zueinander aufweisen können. Auch dies macht die Unzulänglichkeiten eines rein „phänetischen Artkonzeptes“ insbesondere dann offensichtlich, wenn wir durch die Taxonomie einer Pflanzengruppe nicht nur eine übersichtliche Einteilung der uns umgebenden, pflanzlichen Vielfalt, sondern auch Aussagen über die entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhänge, über die Evolution dieser Vielfalt ausdrücken möchten.

Hilfsmittel bei der Aufstellung eines natürlichen, d. h. die Phylogenie der untersuchten Pflanzengruppe beschreibenden Systems bilden nach WETTSTEIN (1898) neben der Berücksichtigung phänetischer (insbesondere morphologischer) Daten vor allem diejenigen Informationen, die Rückschlüsse auf die Sippenentstehung erlauben. Da er den wichtigsten Speziationsmechanismus in der Artbildung über geographische Rassen erkennt, sind es vor allem Informationen zur Verbreitung der Sippen, die seiner Meinung nach in die Betrachtungen miteinbezogen werden müssen. Auch von modernen Evolutionsbiologen (GRANT 1976, EHRENDORFER 1984, FUTUYMA 1990) wird die allopatrische Sippendifferenzierung als wichtiger Mechanismus der Artbildung angesehen (obwohl darüber hinaus noch weitere Möglichkeiten der Speziation – z. B. durch Polyploidisierung – bestehen, die keine räumliche Trennung der unterschiedlichen Genotypen für deren Etablierung notwendig macht). Einander nah verwandte, phylogenetisch junge Sippen (Unterarten) sollten demnach räumlich vikariierend,

jedoch einander morphologisch und in ihren ökologischen Ansprüchen (noch) relativ ähnlich sein. Erst zunehmende Auseinanderentwicklung der Sippen in bezug auf ihre ökologischen Ansprüche ermöglicht es dann den Sippen, ihre Allopatrie aufzugeben und (als Arten) sympatrische Areale zu besetzen. Da oftmals neben der ökologischen auch eine morphologische Differenzierung abläuft, weichen diese Sippen dann durch größere morphologische Unterschiede voneinander ab.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit stimmen sehr gut mit dem Bild einer allopatrischen Sippendifferenzierung überein. Abb. 7 zeigt, daß sich die einander morphologisch näher stehenden Sippen (z. B. „*nemorensis*“, „*jacquiniannus*“, „*glabratus*“ und „*karaulensis*“) in ihren Verbreitungsgebieten ausschließen, während nur Areale von Sippen, die sich durch größere morphologische Unähnlichkeit auszeichnen (z. B. „*hercynicus*“ und „*jacquiniannus*“), in großen Teilen überlappen. Mit der morphologischen geht aber auch eine ökologische Differenzierung einher: Bevorzugt *S. nemorensis* subsp. *jacquiniannus* die tieferen Lagen (collin, selten montan), so finden wir *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* (montan bis subalpin) meist nur über 800 m.

Diese mit den morphologischen Veränderungen einhergehende ökologische Differenzierung läßt nun den Blick auf eine weitere Möglichkeit fallen, Arten (in der Botanik) zu definieren. Es handelt sich dabei um das „ökologische Artkonzept“ VAN VALENS (1976), das dieser in der, ebenfalls ein sippenreiches Syngameon bildenden Gruppe nordamerikanischer Vertreter der Gattung *Quercus* benutzt. VAN VALEN (1976) folgend ist eine Art „eine (Abstammungs)linie (oder mehrere nah verwandte (Abstammungs)linien), die eine adaptive Zone besetzt, welche sich ein wenig von den adaptiven Zonen anderer, sympatrischer Abstammungslinien unterscheidet, und die eine von allen allopatrischen Abstammungslinien unabhängige Entwicklung durchläuft“. In Anbetracht der Ausführungen WETTSTEINS (1898) stellt dieses „ökologische Artkonzept“ wohl nur einen gedanklichen Zwischenschritt zum von SIMPSON (1951) und WILEY (1978) propagierten „evolutionären Artkonzept“ dar. WILEY (1978) definiert dabei die Art als „eine einzelne Abstammungslinie von Populationen von Organismen, die sich ihre Identität gegenüber anderen Abstammungslinien erhält, und die ihre eigenen evolutionären Tendenzen und ein ihr eigenes historisches Schicksal besitzt“.

Es können in der hier untersuchten *S. nemorensis*-Gruppe drei dieser in ihren „evolutionären Tendenzen“ (hier: ökologische Differenzierung) und ihrem „historischen Schicksal“ (hier: Verbreitungsgeschichte, Arealdifferenzierung) einander gegenüberstehende Sippengruppen erkannt und damit als „evolutionäre“ Arten angesprochen werden: *S. cacaliaster*, *S. nemorensis* und *S. ovatus*.

#### Sippengruppe I – *S. cacaliaster*

Diese Sippengruppe setzt sich aus den von HERBORG (1987) unterschiedenen drüsenhaarigen Sippen „*cacaliaster*“, „*hercynicus*“, „*durmitorensis*“ und „*expansus*“ zusammen. Die hier zusammengefaßten Sippen sind einander morphologisch sehr ähnlich (Abb. 7 rechts) und besiedeln einander ausschließende Areale.

Nach Abb. 7 ist auch *S. stabiannus* hier anzuschließen. Da der Clusteranalyse jedoch nur ein einziger Beleg dieser Sippe zugrunde lag, ist diese Zuordnung äußerst unsicher. Nach HERBORG (1987) steht diese Sippe eher *S. ovatus* subsp. *alpestris* nahe. Allerdings sollen nach HERBORG (1987) in einer Population dieser Sippe auch Pflanzen mit Drüsenhaaren auftreten, was wiederum den Anschluß an Sippengruppe II rechtfertigen würde.

Sippengruppe I weist eine zentral- und südosteuropäische Verbreitung auf. Die voneinander isolierten Vorkommen in den höheren Lagen der Mittelgebirge und der Gebirge Mittel- und Südosteuropas deuten dabei auf eine Reliktverbreitung als Folge der letzten Eiszeit hin. Man kann annehmen, daß diese Sippengruppe während der Kaltzeit ein zusammenhängendes Areal besaß und sich nach Rückgang der Vergletscherung in Europa auf die höheren, klimatisch widrigeren Lagen zurückgezogen hat, bzw. zurückgedrängt wurde, denn wie wir am Beispiel von *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* sahen, ist es nur hier möglich, Hybridisierungen mit *S.*



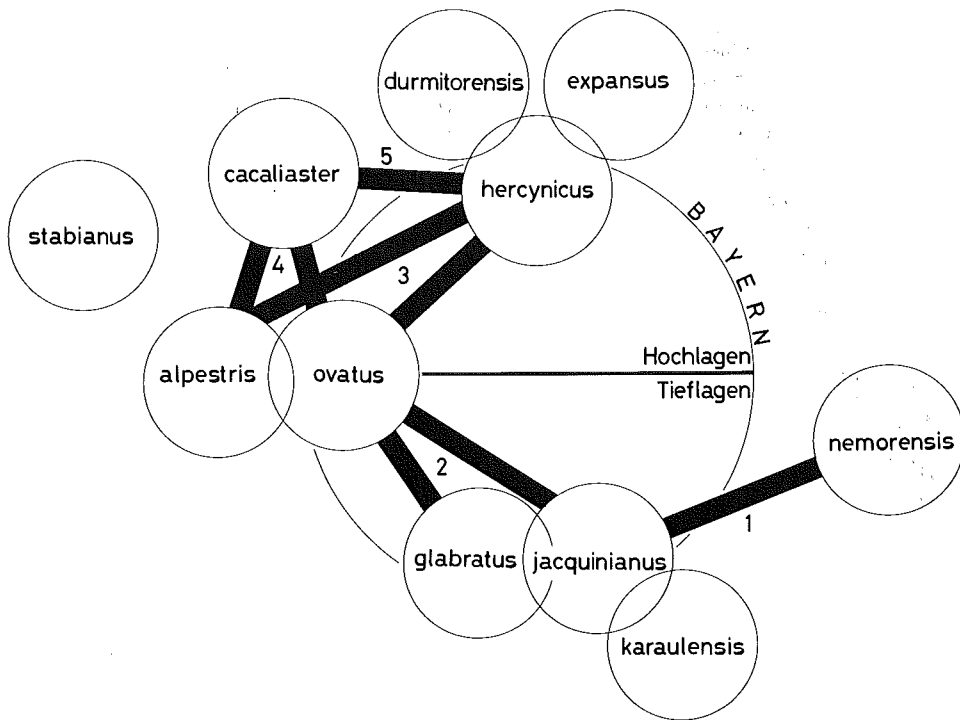


Abb. 8: Die Mischpopulationen bildenden Sippen der *S. nemorensis*-Gruppe und die zwischen ihnen auftretenden Übergangsformen: 1) Übergangsformen zwischen *S. nemorensis* subsp. *nemorensis* und *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* im Südural (KONECHNAJA 1979); 2) Hybriden zwischen *S. ovatus* subsp. *ovatus* und *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* bzw. subsp. *glabratus*; 3) Hybriden zwischen *S. ovatus* und *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* (*S. x decipiens*; HERBORG 1987); 4) Hybride zwischen *S. ovatus* und *S. cacaliaster* subsp. *cacaliaster* (*S. x lamottei*; HERBORG 1987); 5) Übergangsformen zwischen *S. cacaliaster* subsp. *cacaliaster* und subsp. *hercynicus* (*S. x austriacus*; HERBORG 1987).

*ovatus* zu entgehen. *S. cacaliaster* subsp. *cacaliaster* zeigt deshalb auch in seinem phänologischen Verhalten (schnelle vegetative Entwicklung) große Ähnlichkeit zu *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus*. Keinesfalls gibt es Hinweise darauf, daß sich, wie HEGI (1928) vermutet, der strahlblütenlose *S. cacaliaster* subsp. *cacaliaster* „schon frühzeitig von einem Vorläufer des *S. nemorensis* (d. h. von allen Strahlblüten besitzenden Sippen der *S. nemorensis*-Gruppe; Anm. d. Verf.) abgespalten“ hat. Viel einleuchtender scheint es mir, anzunehmen, daß sich *S. cacaliaster* subsp. *cacaliaster* von *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* abgespalten hat, nachdem sich diese Entwicklungslinie von der des *S. nemorensis* und der des *S. ovatus* getrennt hat. Die morphologischen Unterschiede zwischen subsp. *hercynicus* und subsp. *cacaliaster* beruhen nämlich allein auf dem Fehlen der Strahlblüten und der helleren Farbe der Scheibenblüten, Merkmalen, die zwar die Sippen deutlich zu trennen vermögen, deren Entstehung wahrscheinlich aber nur wenige Mutationen voraussetzt, wie das Auftreten von strahlblütenlosen Pflanzen bei *S. jacobaea* (*S. jacobaea* subsp. *dunensis*; KADEREIT & SELL 1986) und *S. sarracenicus* (HERBORG 1987) bzw. das Auftreten von Strahlblüten besitzenden Pflanzen bei *S. vulgaris* (ALLEN 1967) zeigt.

#### Sippengruppe II – *S. nemorensis*

Diese Gruppe bilden die vier von HERBORG (1987) unterschiedenen Sippen „*nemorensis*“, „*jacquinianus*“, „*glabratus*“ und „*karaulensis*“. Sie zeichnen sich durch große phänetische

Ähnlichkeit (Abb. 7 rechts), durch allopatrische Areale (Abb. 7 links, sowie HERBORG 1987, KONECHNAJA 1979) und den gemeinsamen Besitz von Flaumhaaren (Abb. 3a) auf den Außenhüll- und „Gliederhaaren mit halbkugeliger Endzelle“ (Abb. 3b) auf den Involucralblättern sowie von Gliederhaaren auf dem röhri-gen Abschnitten der Strahlblüten aus. Bei dreien der vier Sippen (*nemorensis*, *jacquinianus*, *karaulensis*) kommen auch Flaumhaare auf dem Stengel vor.

Rückschlüsse auf die ökologischen Ansprüche der Sippen lassen sich anhand der Verbreitungsareale und der von JÄGER (1969) erarbeiteten, pflanzengeographischen Ozeanitätsgliederung der Holarktis ziehen. Die anhand des Areals von „*nemorensis*“ mit Schwerpunkt im sibirischen Teil Asiens und einer Westgrenze Kola-Halbinsel-Archangelsk-Ural für diese Sippe abzuleitende Bevorzugung relativ kontinental geprägter Klimate (Ozeanitätsstufen V, VI und VII auf der von JÄGER (1969) entworfenen und von Ozeanitätsstufe I (ozeanisch) bis Stufe X (kontinental) reichenden Skala) findet sich auch bei „*jacquinianus*“ wieder, dessen Westgrenze mit der Westgrenze der Ozeanitätsstufe III JÄGERS (1969) zusammenfällt. Die von den anderen Sippen *S. ovatus* und *S. cacaliaster* zusätzlich besiedelte, westlicher liegende und stark ozeanisch geprägte Stufe II wird von „*jacquinianus*“ nicht mehr erreicht. Wie JÄGER (1969) zeigt, kann die Vegetationsperiode im ozeanischen Klima für kontinentale Arten – mit ihren relativ hohen Austriebs- und Keimungstemperaturen – zu kurz sein. Dies kann in Anbetracht der von HERBORG (1989) beobachteten späten Blütezeit von „*jacquinianus*“ für diese Sippe durchaus als Grund für die fehlende Ausbreitung nach Westen angesehen werden. In die gleiche Richtung mag auch die Beobachtung des bayerischen Verbreitungsschwerpunkts von *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* um Regensburg zu deuten sein. Nach JÄGER (1969) zeichnet sich dieses Gebiet im Vergleich zum Umland durch eine relativ hohe Kontinentalität des Klimas aus (Ozeanitätsstufe IV, restliches Bayern Stufe III). Auch die Sippen „*glabratus*“ und „*karaulensis*“ haben ihre Verbreitungsschwerpunkte in Gebieten mit Ozeanitätsstufen III oder höher.

Wenn, wie wir bei der Diskussion der Sippengruppe I angenommen haben, die Entstehung der Sippen um *S. cacaliaster* während der letzten Kaltzeit stattgefunden hat, so ist davon auszugehen, daß die Entstehung der drei hier unterschiedenen Sippengruppen – und damit auch die der hier zu diskutierenden Sippengruppe II – vor oder mit Einsetzen dieser Kaltzeit stattgefunden hat, da für die Sippengruppen ein höheres Alter angenommen werden muß als für die einzelnen Sippen. Die heutige Verbreitung und die oben angeführten ökologischen Gemeinsamkeiten der Sippen um *S. nemorensis* sprechen dafür, daß das Entfaltungszentrum der Sippengruppe II im asiatischen Raum zu suchen ist. Das „historische Schicksal“ der „evolutionären Art“ *S. nemorensis* mag daher unter Zuhilfenahme dieser Voraussetzungen folgendermaßen rekonstruiert werden: Während der maximalen Vergletscherung der letzten Eiszeit war die relativ wärmebedürftige Vorläufersippe des *S. nemorensis* vermutlich auf Mischwaldreste im südlichen Westsibirien beschränkt. Nach FRENZEL (1960) stockten dort zwischen Ural im Westen und Altaigebirge im Osten während der letzten Eiszeit vermutlich von einem milden Klima geprägte Mischwälder. Die postglaziale Ausdehnung des Areals hätte dann dazu geführt, daß wir *S. nemorensis* vom Ural bis nach Taiwan und Korea (JEFFREY & CHEN 1984) finden können. Westlich des Urals könnte sich die Sippe *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* differenziert haben und weiter nach Mitteleuropa vorgedrungen, an deren Arealgrenzen später wiederum *S. nemorensis* subsp. *glabratus* und die Sippe „*karaulensis*“ entstanden sein.

### Sippengruppe III – *S. ovatus*

Den in Sippengruppe III als *S. ovatus* zusammengefaßten Sippen „*ovatus*“ und „*alpestris*“ fehlen sowohl die für *S. nemorensis* typischen Flaumhaare auf den Außenhüllblättern (Abb. 3a) als auch die für *S. cacaliaster* typischen Drüsenhaare (Abb. 2b). Die Außenhüllblätter sind entweder kahl oder tragen nur Gliederhaare (Abb. 2a), die auch bei den anderen Sippen vorkommen. Das Areal dieser Sippengruppe erstreckt sich über Mittel-, Ost- und Südosteuropa. Weder bei KONECHNAJA (1979) noch in der Flora der UdSSR (SCHISCHKIN 1961)

ergeben sich Hinweise darauf, daß auch der asiatische Teil der Sowjetunion besiedelt wird. Es erscheint daher unwahrscheinlich, daß das von KITAMURA (1942) für Japan angegebene Vorkommen von *S. fuchsii* der Sippengruppe um *S. ovatus* zuzurechnen ist. Daraus folgt, daß sich das Entstehungs- und Ausbreitungszentrum der Sippengruppe III wohl in Europa befunden hat.

Ob die Trennung von Sippengruppe III und Sippengruppe I vor oder mit Beginn der letzten Eiszeit und die Aufrechterhaltung dieser beiden „evolutionären Arten“ während der Kältezeit eher durch geographische Separierung oder aber aufgrund der auch heute noch feststellbaren Blütezeitverschiebung abließ, ist mit den vorliegenden Informationen nicht zu entscheiden.

### 3. Spezieller Teil

#### 3.1 Bestimmungsschlüssel

Mit dem folgenden Schlüssel A soll eine Bestimmung der in Bayern vorkommenden Sippen der *S. nemorensis*-Gruppe ermöglicht werden. Es sei jedoch darauf hingewiesen, daß die in vielen Populationen auftretenden Hybriden mit vorliegendem Schlüssel nicht als solche angesprochen werden können, da sie mit einer der beiden Elternarten ausschließen. Ein genauerer Schlüssel B, der auch das Bestimmen von Hybridpflanzen ermöglichen soll, ist im Anschluß an Schlüssel A zu finden.

#### Schlüssel A

- 1 Außenhüll- und Involucralblätter mit abstehenden Drüsenhaaren (Abb. 2b); Außenhüllblätter pfriemlich bis fadenförmig, das Involucrum meist überragend; Blätter des oberen Stengeldrittels verschmälert bis gehört sitzend; Köpfchen mit meist mehr als 9 Involucralblättern ..... *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus*
- 1\* Außenhüll- und Involucralblätter ohne abstehende Drüsenhaare
  - 2 Außenhüllblätter mit langen (ca. 0,4–1,6 mm) Flaumhaaren (Abb. 3a); Involucralblätter oftmals mit „Gliederhaaren mit halbkugeliger Endzelle“ (Abb. 3b); röhrige Abschnitte der Strahlblüten meist mit Gliederhaaren; Außenhüllblätter lineal bis lineal-lanzettlich, mit der größten Breite im distalen Drittel, das Involucrum meist überragend; Köpfchen mit meist mehr als 9 Involucralblättern; Blätter des oberen Stengeldrittels sitzend, mit einem Längen-Breiten-Verhältnis kleiner 4.
    - 3 Stengel im unteren Drittel mit langen Flaumhaaren (Abb. 3a) ..... *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus*
    - 3\* Stengel im unteren Drittel ohne Flaumhaare ..... *S. nemorensis* subsp. *glabratus*
  - 2\* Außenhüllblätter ohne Flaumhaare, manchmal mit kurzen, bis zu 0,4 mm langen Gliederhaaren besetzt; Hüllblätter kahl oder mit Gliederhaaren, deren Endzelle aber niemals halbkugelig ist; röhrige Abschnitte der Strahlblüten immer kahl; Außenhüllblätter pfriemlich bis lineal, mit der größten Breite im unteren Drittel, das Involucrum selten überragend; Köpfchen meist mit 8 oder weniger Involucralblättern; Blätter des oberen Stengeldrittels gestielt, mit einem Längen-Breiten-Verhältnis größer 4.
    - 4 Köpfchen mit 1–2 (–4) Strahlblüten und mit höchstens 8 Scheibenblüten; Stengel unterhalb des Blattansatzes mit einzelnen Flaumhaaren ..... *S. ovatus* subsp. *alpestris*
    - 4\* Köpfchen mit meist 5 Strahlblüten und mehr als 8 Scheibenblüten; Stengel kahl oder mit kurzen Gliederhaaren. .... *S. ovatus* subsp. *ovatus*

## Schlüssel B

Im folgenden wird ein auf die in vorliegender Arbeit analysierten 505 Belege basierender Schlüssel für die *S. nemorensis*-Gruppe in Bayern vorgelegt, der zum Ziel hat, neben den auf Grund von Behaarungsmerkmalen leicht anzusprechenden, reinen Sippen auch die auftretenden Hybriden bestimmbar zu machen. Wie die Analysen zeigten, ist es dazu notwendig, auch qualitative Merkmale miteinzubeziehen. Dem wurde bei der Erstellung des Schlüssels folgendermaßen Rechnung getragen: Bei den Schlüsselschritten, bei denen quantitative Merkmale eine Rolle spielen (2-2\*, 4-4\*, 7-7\* und 8-8\*), wurden die zu trennenden Sippen oder Sippengruppen einer Diskriminanzanalyse unterworfen. Die Ergebnisse der einzelnen Analysen zeigten dann, welche Merkmale für eine Trennung geeignet sind und in welchem Maße sie zu dieser Trennung beitragen. Für den Schlüssel wurden dann nur die Merkmale verwendet, die für die zu trennenden Sippen und Sippengruppen hochsignifikante Mittelwertsunterschiede zeigten. Die in den Schlüsselschritten angegebenen Grenzwerte wurden nach der Formel  $gw = m_1 + ((m_2 - m_1) / ((s_2 / s_1) + 1))$ , wobei gw der Grenzwert,  $m_1$  und  $m_2$  die beiden Mittelwerte und  $s_1$  und  $s_2$  die Standardabweichungen der beiden Verteilungen sind. Die Angaben in den jeweiligen Schlüsselschritten erfolgen mit absteigender Trenngüte, angezeigt durch Sternchen hinter der Merkmalsabkürzung. Das bedeutet, daß das zur Trennung der beiden Alternativen am besten geeignete Merkmal an erster, das nächstbeste Merkmal an zweiter Stelle, usw. genannt wird. Bei der Benutzung des Schlüssels ist zu beachten, daß möglichst alle in einem Schlüsselschritt genannten Merkmale überprüft werden und eingedenk der oben erwähnten Gewichtung der Merkmale (Anzahl der Sternchen!) die beiden Alternativen gegeneinander abgewogen werden müssen, bevor bei einer der beiden Alternativen fortgefahren wird. Nur so kann ein Großteil der Pflanzen der richtigen Sippe zugeordnet werden!

- 1 Außenhüll- und Involucralblätter mit abstehenden Düsenhaaren (Abb. 2b)
  - 2 Außenhüllblätter pfriemlich bis fadenförmig, AHIND(\*\*\*\*) > 23; Köpfchen erster Ordnung KÖBR(\*\*\*\*) > 3,6 mm breit; Köpfchen erster Ordnung mit HBZ(\*\*\* > 9 Involucralblättern; längstes Außenhüllblatt eines Köpfchens im distalen Drittel AHBR(\*\*) < 0,4 mm breit; Blätter des oberen Stengeldrittels verschmälert bis breit geöhrt sitzend, BGIB(\*\*) < 9; Involucralblätter in Köpfchen erster Ordnung HBL(\*\*) > 7,0 mm lang; Längen-Breiten-Verhältnis der Strahlblüten SBIND(\*) > 7,2; Anzahl der Scheibenblüten in Köpfchen erster Ordnung RBZ(\*) ≥ 14 ..... *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus*
  - 2\* Außenhüllblätter pfriemlich bis lineal, AHIND(\*\*\*\*) < 23; Köpfchen erster Ordnung KÖBR(\*\*\*\*) < 3,6 mm breit; Köpfchen erster Ordnung mit HBZ(\*\*\* ≤ 9 Involucralblättern; längstes Außenhüllblatt eines Köpfchens im distalen Drittel AHBR(\*\*) > 0,4 mm breit; Blätter des oberen Stengeldrittels gestielt bis verschmälert sitzend, BGIB(\*\*) > 9; Involucralblätter in Köpfchen erster Ordnung HBL(\*\*) < 7,0 mm lang; Längen-Breiten-Verhältnis der Strahlblüten SBIND(\*) < 7,2; Anzahl der Scheibenblüten in Köpfchen erster Ordnung RBZ(\*) < 14 ..... *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* × *S. ovatus* subsp. *ovatus*
- 1\* Außenhüll- und Involucralblätter ohne abstehende Drüsenhaare
  - 3 Außenhüllblätter ohne Flaumhaare (Abb. 3a), Involucralblätter ohne „Gliederhaare mit halbkugeliger Endzelle“ (Abb. 3b), röhrlige Abschnitte der Strahlblüten ohne Gliederhaare, Stengel ohne Flaumhaare (selten Stengel höchstens unterhalb des Blattansatzes mit einzelnen Flaumhaaren, dann aber nur 1-3 Strahlblüten pro Köpfchen)

- 4 Außenhüllblätter pfriemlich bis fadenförmig, AHIND(\*\*\*\*) > 21; Anzahl der Involucralblätter in Köpfchen erster Ordnung HBZ(\*\*\*\*) ≥ 9; Köpfchen erster Ordnung KÖBR(\*\*\*\*) > 3,5 mm breit; längstes Außenhüllblatt eines Köpfchens länger als das Involucrum, AHV(\*\*\*) > +0,2mm; Blätter im oberen Stengeldrittel verschmälert bis geöhrt sitzend, BGIB(\*) < 10; Involucralblätter in Köpfchen erster Ordnung HBL(\*) > 6,7mm lang; Anzahl der Scheibenblüten in Köpfchen erster Ordnung RBZ(\*) > 14 \*  
..... *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* × *S. ovatus* subsp. *ovatus*
- 4\* Außenhüllblätter lineal bis pfriemlich, AHIND(\*\*\*\*) < 21; Anzahl der Involucralblätter in Köpfchen erster Ordnung HBZ(\*\*\*\*) < 9; Köpfchen erster Ordnung KÖBR(\*\*\*\*) < 3,5 mm breit; längstes Außenhüllblatt eines Köpfchens kürzer oder genauso lang wie das Involucrum, AHV(\*\*\*) < +0,2mm; Blätter im oberen Stengeldrittel gestielt bis sitzend, BGIB(\*) > 10; Involucralblätter in Köpfchen erster Ordnung HBL(\*) < 6,7 mm lang; Anzahl der Scheibenblüten in Köpfchen erster Ordnung RBZ(\*) ≤ 14.
- 5 Strahlblütenanzahl 1–3 (– 4); Scheibenblütenanzahl in Köpfchen erster Ordnung < 8; Stengel unterhalb des Blattansatzes mit einzelnen Flaumhaaren ..... *S. ovatus* subsp. *alpestris*
- 5\* Strahlblütenanzahl meist 5; Scheibenblütenanzahl in Köpfchen erster Ordnung > 8; Stengel ohne Flaumhaare ..... *S. ovatus* subsp. *ovatus*
- 3\* Außenhüllblätter mit Flaumhaaren (Abb. 3a) und/oder Hüllblätter mit „Gliederhaaren mit halbkugelige Endzelle“ (Abb. 3b) und/oder röhri- ge Abschnitte der Strahlblüten mit Gliederhaaren; Stengel mit oder ohne Flaumhaare (Abb. 3a)
- 6 Stengel mit Flaumhaaren
- 7 Anzahl der Involucralblätter in Köpfchen erster Ordnung HBZ(\*\*\*\*) ≥ 10; Außenhüllblätter lineal-lanzettlich, mit der größten Breite im distalen Drittel, AHOU(\*\*\*) > 1,2; Längen-Breiten-Verhältnis der Blätter im oberen Stengeldrittel BLIND(\*) < 3,5; Außenhüllblätter im distalen Drittel AHBR(\*) > 0,5 mm breit ..... *S. nemorensis* subsp. *jacquiniianus*
- 7\* Anzahl der Involucralblätter in Köpfchen erster Ordnung HBZ(\*\*\*\*) ≤ 9; Außenhüllblätter lineal bis pfriemlich, AHOU(\*\*\*) < 1,2; Längen-Breiten-Verhältnis der Blätter im oberen Stengeldrittel BLIND(\*) > 3,5; Außenhüllblätter im distalen Drittel AHBR(\*) < 0,5 mm breit ..... *S. nemorensis* subsp. *jacquiniianus* × *S. ovatus* subsp. *ovatus*
- 6\* Stengel ohne Flaumhaare
- 8 Anzahl der Involucralblätter in Köpfchen erster Ordnung HBZ(\*\*) ≥ 9; Anzahl der Außenhüllblätter von Köpfchen erster Ordnung AHZ(\*) > 4 ..... *S. nemorensis* subsp. *glabratus*
- 8\* Anzahl der Involucralblätter in Köpfchen erster Ordnung HBZ(\*\*) < 9; Anzahl der Außenhüllblätter von Köpfchen erster Ordnung AHZ(\*) ≤ 4 *S. nemorensis* subsp. *glabratus* × *S. ovatus* subsp. *ovatus* (hierher auch: kahlstengelige Formen von *S. nemorensis* subsp. *jacquiniianus* × *S. ovatus* subsp. *ovatus*)

## 3.2 Beschreibung der bayerischen Sippen und deren Verbreitung

### 3.2.1 *Senecio cacaliaster* subsp. *hercynicus* (Herborg) Oberprieler, comb. nov.

Basionym: *Senecio hercynicus* Herborg subsp. *hercynicus*, Diss. Bot. 107: 161 (1987).

Typus: BR Deutschland, Niedersachsen, Harz, Sonnenberg, zwischen dem „Alten Forsthaus“ und der Kläranlage, ca. 700 m, J. HERBORG (GOET; Isotypus in M!)

Synonyme: siehe HERBORG (1987)

Abbildungen: 9, 10a.

#### Beschreibung

Rhizomstaupe mit bis zu 10 (–15) cm langen Ausläufern. **Stengel** 50 bis 180 cm hoch, im unteren Teil kahl bis zerstreut, anliegend kurzhaarig, im oberen Teil mit abstehenden Drüsenhaaren. **Blätter** im oberen Stengeldrittel mit einem Längen-Breiten-Verhältnis von (3,1–)3,9–6,3(–8,7), basal verschmälert bis breit geöhrt sitzend; Quotient aus maximaler Blattbreite und maximaler Breite des Blattgrundes BGIB (2,3–)3,6–11,6(–24,5); **Köpfchenstiele** abstehend drüsig. **Köpfchen** erster Ordnung an der Ansatzstelle der Involucralblätter am Köpfchenboden (3,0–)3,5–4,3(–5,1) mm breit, mit (2–)3–4(–6) Außenhüllblättern und (8–)9–11(–13) Involucralblättern. **Außenhüllblätter** meist so lang wie oder länger als das Involucrum (Länge des längsten Außenhüllblattes eines Köpfchens bezogen auf das Involucrum AHV (–3,0 –)–0,6 –+4,0(–+9,5)mm), fadenförmig bis pfriemlich, Breite im distalen Drittel (0,20–)0,31–0,45 (–0,60) mm, Quotient (AHIND) aus Länge des längsten Außenhüllblattes eines Köpfchens und seiner maximalen Breite im distalen Drittel (15–)20–36(–60), mit abstehenden Drüsenhaaren (Abb. 2b). **Involucralblätter** (6,0–)6,6–7,9(–9,3) mm lang, meist mit abstehenden Drüsenhaaren. **Strahlblüten** meist 5 pro Köpfchen, (10–)15–20(–24) mm lang, mit einem Längen-Breiten-Verhältnis (SBIND) von (4,0–)5,9–10,9(–19,2), röhrlige Abschnitte der Strahlblüten kahl. **Scheibenblüten** (7–)12–18(–22) in Köpfchen erster Ordnung.

Blütezeit: Ende Juni bis Anfang August, rund 3–4 Wochen vor *S. ovatus* subsp. *ovatus*.

Chromosomenzahl:  $2n = 40$  (HERBORG 1987)

Verbreitung: Zentral- und Südosteuropa (Karte in Abb. 7), auf Mittelgebirge und Gebirge beschränkt. In Bayern nur in der Rhön, im Bayerischen Wald und im Allgäu (Abb. 11).

Wuchsorte in Bayern: Auf Schlagfluren, an Forstwegrändern, Waldsäumen und in lichten Fichten-Hochlagenwäldern meist über 800 m.

#### Anmerkungen:

*S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* ist besonders durch das Auftreten von Drüsenhaaren auf den Köpfchenstielen, den Außenhüll- und Involucralblättern sowie die breit bis geöhrt sitzenden Blätter im oberen Stengeldrittel und die großen Köpfchen von den anderen bayerischen Sippen der *S. nemorensis*-Gruppe und insbesondere von *S. ovatus*, mit der Mischpopulationen gebildet werden, zu unterscheiden. Selten reicht in diesen Mischpopulationen der Blühzeitunterschied zwischen *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* und *S. ovatus* subsp. *ovatus* aus, um eine Hybridisierung der beiden Sippen zu vermeiden. Wie HERBORG (1987) nachweisen konnte, besitzen die aus der Kreuzung hervorgehenden Hybriden eine zwischen den Elternarten vermittelnde Blütezeit, so daß Rückkreuzungen mit beiden Elternsippen vorkommen und zu Hybridschwärmen führen können. Wie die in vorliegender Arbeit dargelegten Ergebnisse veranschaulichen, finden sich in diesen Populationen die reinen Ausgangssippen nur mehr in der Unterzahl, ein Großteil der Pflanzen zeichnet sich durch intermediäre Merkmalskombinationen aus. Nur in einer der untersuchten Mischpopulationen (Eschacher Wald, Allgäu) war der Blühzeitunterschied zwischen den beiden Sippen so groß, daß keine Hybridisierung zu beobachten war.

In Bayern finden wir *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* nur in der Rhön, im Bayerischen Wald und im Allgäu. Für die Rhön und das Allgäu werden sie schon in der „Flora von Bayern“ von VOLLMANN (1914) unter *S. nemorensis* – allerdings zusammen mit anderen Fundorten, die eher für *S. nemorensis* subsp.



Abb. 9: Habitus einer blühenden *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus*-Pflanze.

*jacquinianus* und *S. ovatus* subsp. *ovatus* sprechen – angegeben. Die Rhön findet dabei mit den Fundorten „Beutelstein, Ruckberg, Galgenfirst“ Erwähnung. Die beiden ersten Fundorte liegen heute im nicht zugänglichen Truppenübungsplatz „Wildflecken“, zu dem ich keinen Zugang hatte. Allerdings zeigen 1988 von Dr. Lippert (München) gesammelte Belege, daß *S. caliaSTER* subsp. *hercynicus* dort noch vorkommt. Auf dem außerhalb des Truppenübungsplatzes gelegenen „Galgenfirst“ konnte die Sippe trotz intensiver Suche nicht gefunden werden. Mir lagen von dort jedoch Belege vor, die als nichtdrüsige Hybridformen mit *S. ovatus* subsp. *ovatus* anzusprechen waren. Dies mag ein Hinweis darauf sein, daß *S. caliaSTER* subsp. *hercynicus* dort früher vorkam.

Die Angabe für das Allgäu („Mönchenstein“) in VOLLMANN (1914) folgt einer Erwähnung von *S. nemorensis* bei ADE (1901). DÖRR (1979, pers. Mitt.) zufolge ist unter dem „Mönchenstein“ der bei Weiler im Allgäu gelegene Entschenstein zu verstehen. Meine Exkursionen im Sommer 1988 erbrachten neben den Fundorten im Eschacher Wald und am Entschenstein auch noch weitere, bislang unbekannte Nachweise der Sippe im Allgäu.

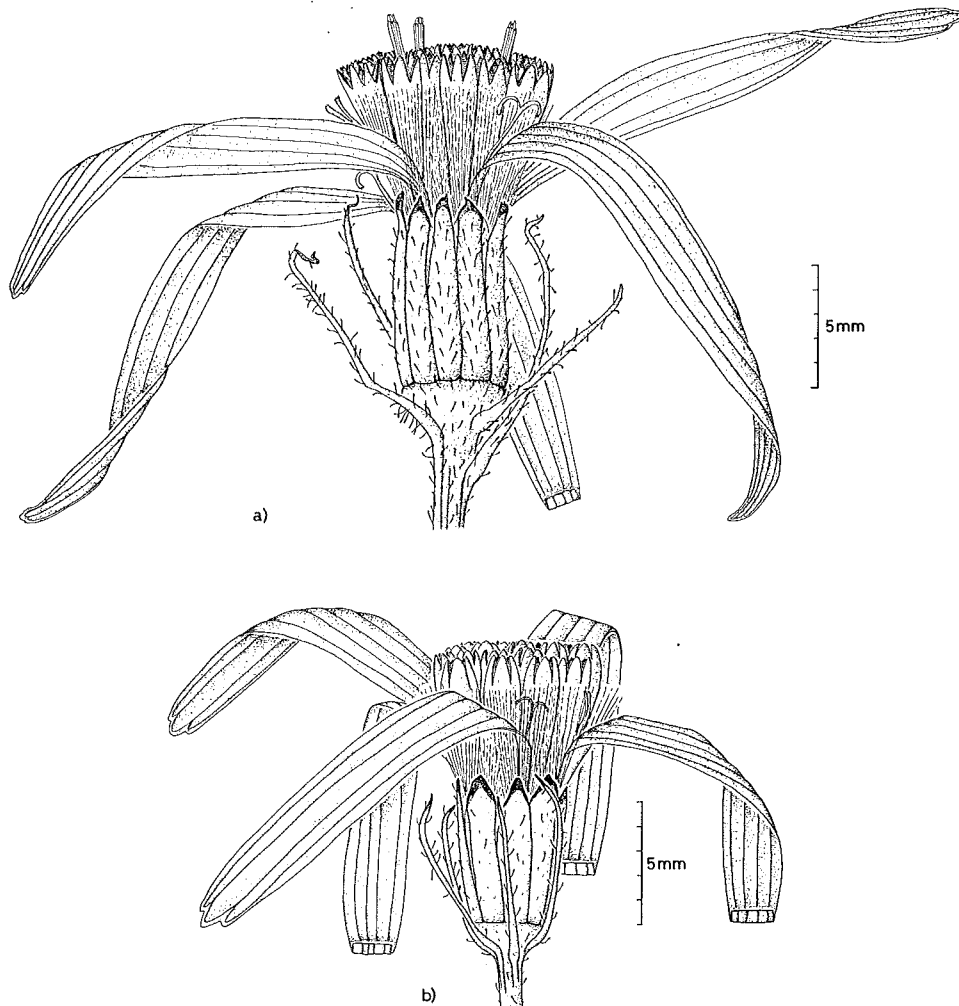


Abb. 10: Köpfchen von a) *S. caliaSTER* subsp. *hercynicus*.  
 b) *S. caliaSTER* subsp. *hercynicus* x *S. ovatus* subsp. *ovatus*.



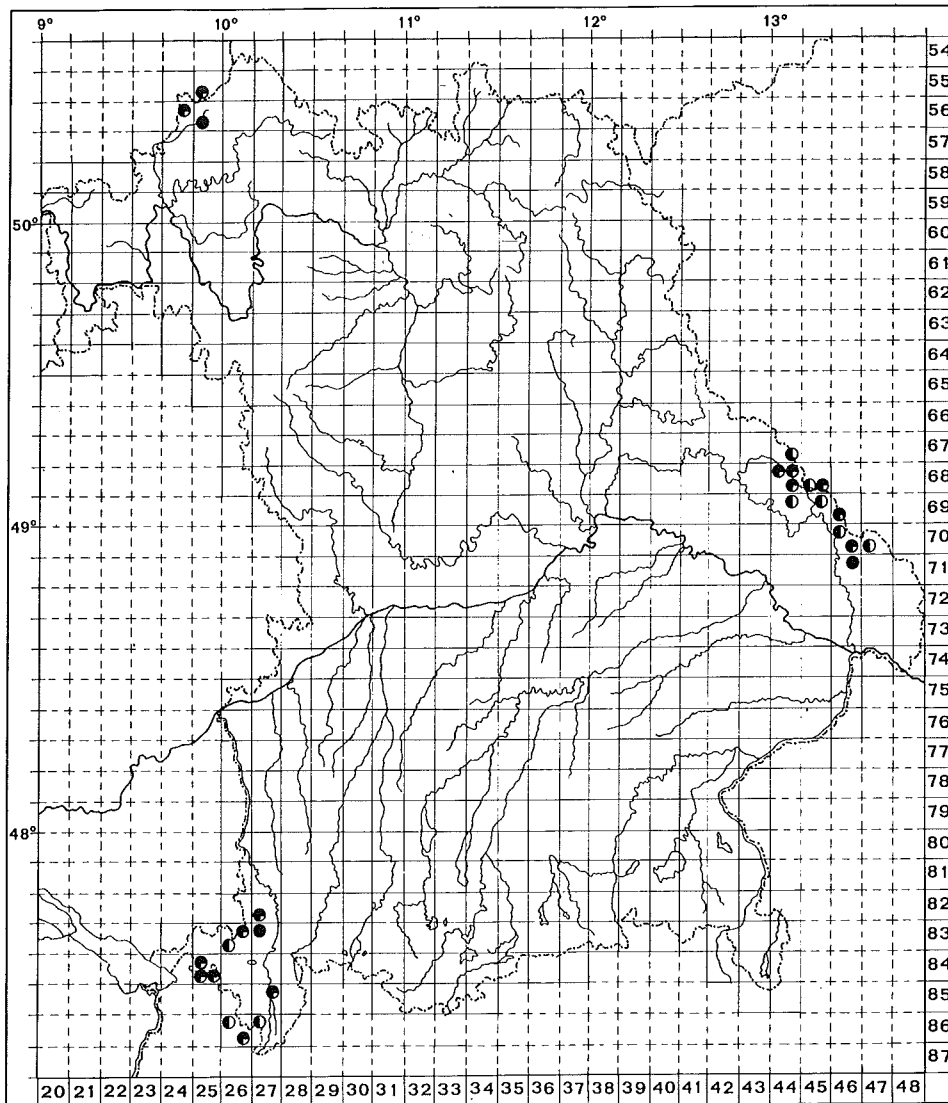


Abb. 11: *S. caliastr* subsp. *hercynicus* in Bayern.

- Quadrant mit *S. caliastr* subsp. *hercynicus*
- ⊙ Quadrant mit *S. caliastr* subsp. *hercynicus* x *S. ovatus* subsp. *ovatus*
- ⊗ Quadrant mit *S. caliastr* subsp. *hercynicus* und *S. caliastr* subsp. *hercynicus* x *S. ovatus* subsp. *ovatus*

Im Bereich des Bayerischen Waldes scheint sich *S. caliastr* subsp. *hercynicus* auf den Böhmerwald (Innerer Bayerischer Wald) zu beschränken. Im Vorderen Bayerischen Wald konnte ich nur *S. ovatus* subsp. *ovatus* finden. Dies steht im Widerspruch zu Angaben für die Sippe (sub *S. nemorensis*) in HAEUPLER & SCHÖNFELDER (1988) bzw. SCHÖNFELDER & BRESINSKY (1990). Die Verbreitung der Sippe bedarf daher besonders im Bayerischen Wald der weiteren, mit Belegen dokumentierten Untersuchung.

### 3.2.2 *Senecio nemorensis* subsp. *jacquimianus* (Rchb.) Čelak., Prodr. Fl. Böhmen 2: 241 (1871).

Basionym: *Senecio jacquimianus* Rchb., Iconogr. Bot. Pl. Crit. 3: 79 (1825).

Iconotypus: Jacquin, N. J., Fl. Austr. Taf. 184 (1774)

Synonyme: siehe HERBORG (1987; sub *S. germanicus* var. *germanicus*)

Abbildungen: 12, 13a.

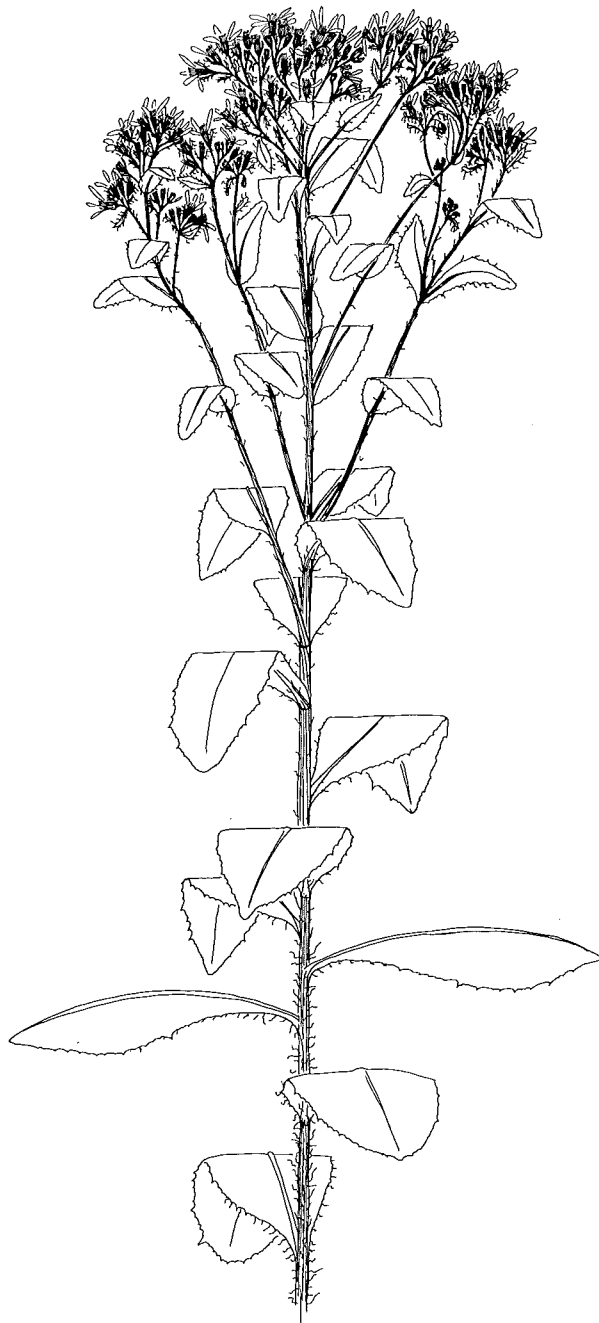


Abb. 12: Habitus einer blühenden *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus*-Pflanze.

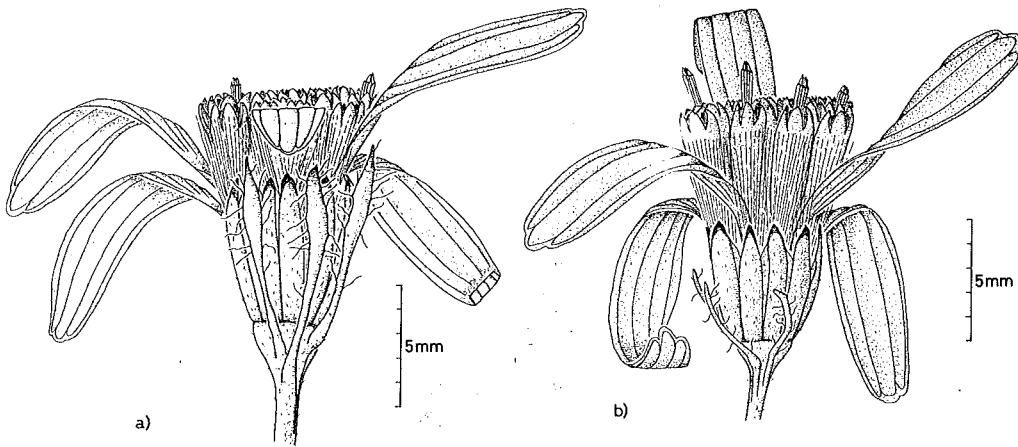


Abb. 13: Köpfchen von: a) *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus*.  
 b) *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* x *S. ovatus* subsp. *ovatus*.

### Beschreibung

Rhizomstaude ohne Ausläufer. **Stengel** im unteren Drittel mit 0,4–1,6 mm langen Flaumhaaren. **Blätter** im oberen Stengeldrittel mit einem Längen-Breiten-Verhältnis von (1,9–)2,4–4,1(–6,5), verschmälert bis abgerundet sitzend, Quotient aus maximaler Blattbreite und maximaler Breite des Blattgrundes BGIB (2,8–)7,0–17,2(–25,9); **Köpfchen** erster Ordnung an der Ansatzstelle der Involucralblätter am Köpfchenboden (2,3–)2,7–3,5(–4,0) mm breit, mit (3–)4–6(–9) Außenhüllblättern und (8–)9–11(–13) Involucralblättern. **Außenhüllblätter** meist wenig kürzer bis wenig länger als das Involucrum (Länge des längsten Außenhüllblattes eines Köpfchens bezogen auf das Involucrum AHV (–2,5 –)–1,2 – +1,8(–+3,5)mm), lineal bis lineal-lanzettlich, maximale Breite im distalen Drittel (0,35–)0,41–0,68(–1,0) mm, Quotient (AHIND) aus Länge des längsten Außenhüllblattes eines Köpfchens und seiner maximalen Breite im distalen Drittel (8–)11–19(–27), Quotient (AHOU) aus maximaler Breite im distalen Drittel und minimaler Breite im proximalen Drittel eines Außenhüllblattes (1,0–)1,1–1,9(–3,1), am Rande mit langen, bis zu 1,6 mm langen Flaumhaaren (Abb. 3a). **Involucralblätter** (5,2–)5,8–7,0(–8,0) mm lang, meist mit „Gliederhaaren mit halbkugeliger Endzelle“ (Abb. 3b). **Strahlblüten** meist 5 pro Köpfchen, (11–)13–17(–22) mm lang, mit einem Längen-Breiten-Verhältnis (SBIND) von (4,0–)5,0–7,6(–10,3), röhrlige Abschnitte der Strahlblüten sehr oft mit Gliederhaaren besetzt. **Scheibenblüten** (8–)12–17(–19) in Köpfchen erster Ordnung.

Blütezeit: Anfang August bis Anfang September

Chromosomenzahl:  $2n = 40$  (HERBORG 1987)

Verbreitung: Mittel-, Südost- und Osteuropa (Karte in Abb. 7). In Bayern in Oberfranken, in der Umgebung von Regensburg und im Voralpengebiet (Abb. 14).

Wuchsorte in Bayern: Auf Schlagfluren, an Forstwegrändern, Waldsäumen und in lichten Wäldern meist unter 800 m.

Verbreitungskarten: WALTER (1983) für Oberfranken, MERGENTHALER (1982) für das Gebiet um Regensburg

### Anmerkungen:

*S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* ist besonders aufgrund von Behaarungsmerkmalen leicht von *S. ovatus* subsp. *ovatus* und *S. caeliaster* subsp. *hercynicus* zu unterscheiden. Zusammen mit der ebenfalls in Bayern vorkommenden Unterart *S. nemorensis* subsp. *glabratus* besitzt die Sippe Flaum-

haare an den Rändern der Außenhüllblätter (Abb. 3a), „Gliederhaare mit halbkugelige Endzelle“ auf den Involucralblättern (Abb. 3b) sowie Gliederhaare auf den röhri-gen Abschnitten der Strahlblüten. Im Gegensatz zu *S. nemorensis* subsp. *glabratus* finden wir bei *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* auch Flaumhaare im unteren Stengeldrittel. Neben diesen qualitativen Merkmalen gibt es auch quantitative Merkmale, die zur Unterscheidung von *S. ovatus* subsp. *ovatus*, mit der Mischpopulationen gebildet werden, beitragen. Auffällig sind dabei die lanzettlichen Außenhüllblätter, die ihre größte Breite im distalen Drittel besitzen, die erhöhte Anzahl von Involucralblättern (meist 10 oder mehr) sowie die

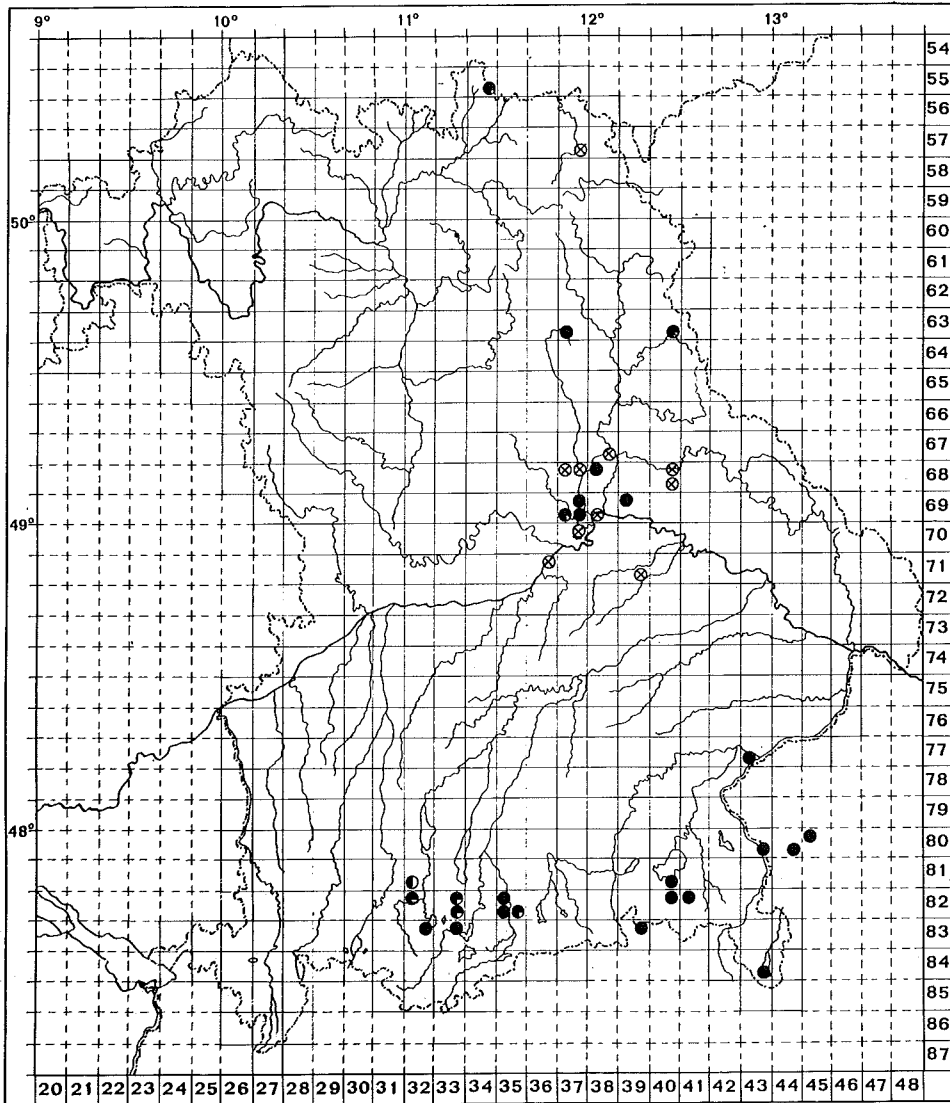


Abb. 14: *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* in Bayern.

- Quadrant mit *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus*
- Quadrant mit *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* x *S. ovatus* subsp. *ovatus*
- Quadrant mit *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* und *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* x *S. ovatus* subsp. *ovatus*
- ⊗ Fundortangaben nach WALTER (1983) und MERGENTHALER (1982).

breiten, meist sitzenden Blätter im oberen Stengeldrittel, die ein Längen-Breiten-Verhältnis von meist weniger als 4,0 aufweisen.

Auf *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* beziehen sich die Angaben VOLLMANNs (1914) „Drachenschlucht b. Regensburg, Etterzhausen, Pielenhofen, Vilstal b. Freihung.“ Die weiteren Angaben „Irlbacher Au, zw. Schambach u. Böhmfeld b. Kipfenberg, Nonnenholz im Ries“ – letztere Angabe auch bei FISCHER (1982) – konnten dagegen nicht bestätigt werden. Hier wurde nur *S. ovatus* subsp. *ovatus* gefunden. Gleiches gilt für die Angaben für Mittel- und Unterfranken bei BESNARD (1866), BOTTLER (1882) und SCHNITZLEIN & FRICKINGER (1848).

Für Oberfranken gelang WALTER (1983) der Erstnachweis von *S. nemorensis* subsp. *jacquiniqnu*s (sub *S. nemorensis*). Neben dem Vorkommen im Doberbach-Tal findet dort auch ein Fundort der Sippe auf



Abb. 15: Habitus einer blühenden *S. nemorensis* subsp. *glabratus*-Pflanze.

der Münchberger Hochfläche Erwähnung. Es darf angenommen werden, daß der Autor die Sippe so gut kannte, daß auch der zweite Fundort zu bestätigen ist. Gleiches gilt für die von MERGENTHALER (1982) vorgelegte Verbreitungskarte von *S. nemorensis* subsp. *jacquimianus* (sub *S. nemorensis*) im Raum Regensburg.

Für Oberbayern finden sich Angaben für *S. nemorensis* nur bei BESNARD (1866), allerdings zeigen die weiteren Angaben für Mittel- und Unterfranken, daß die Sippe von ihm wohl verkannt wurde. In VOLLMANN (1914) fehlen dagegen oberbayerische Fundorte vollständig. Nach HERBORG (1987) reicht das südbayerische Teilareal der Sippe im Westen bis zum Hohenpeißenberg, Dies kann hier bestätigt werden. *S. nemorensis* subsp. *jacquimianus* ist somit in Bayern wohl nur östlich der Linie Frankenwald-Regensburg-Hohenpeißenberg zu finden.

### 3.2.3 *Senecio nemorensis* subsp. *glabratus* (Herborg) Oberprieler, comb.nov.

Basionym: *Senecio germanicus* subsp. *glabratus* Herborg, Diss. Bot. 107: 119 (1987).

Typus: Österreich, Tirol, zw. Biberwier und Fernpaß, ca. 1100 m, 10.08.1981, Herborg, J. 81/A002-005 (GOET, Isotypen in G, M!, Herb. Herborg)

Synonyme: siehe HERBORG (1987)

Abbildungen: 15, 16a.

#### Beschreibung

Rhizomstaude mit 10 bis 25 cm langen Ausläufern. **Stengel** im unteren Drittel kahl bis zerstreut kurzhaarig. **Blätter** im oberen Stengeldrittel mit einem Längen-Breiten-Verhältnis von (2,2-)2,5-4,0(-5,3), verschmälert bis abgerundet sitzend, Quotient aus maximaler Blattbreite und maximaler Breite des Blattgrundes BGIB (4,4-)9,0-18,0(-24,6). **Köpfchen** erster Ordnung an der Ansatzstelle der Involucralblätter am Köpfchenboden (2,1-)2,5-3,5(-4,0) mm breit, mit (3-)4-5(-6) Außenhüllblättern und 8-11(-13) Involucralblättern. **Außenhüllblätter** meist wenig kürzer bis wenig länger als das Involucrum (Länge des längsten Außenhüllblattes eines Köpfchens bezogen auf das Involucrum AHV (-3,0-) -1,8 - +1,7 (-+4,0)mm), lineal bis lineal-lanzettlich, maximale Breite im distalen Drittel (0,30-)0,35-0,55 (-0,70) mm, Quotient (AHIND) aus Länge des längsten Außenhüllblattes eines Köpfchens und seiner maximalen Breite im distalen Drittel (9-)12-21(-28), Quotient (AHOU) aus maximaler Breite im distalen Drittel und minimaler Breite im proximalen Drittel eines Außenhüllblattes (0,8-)0,9-1,5(-1,7), am Rande mit langen, bis zu 1,6 mm langen Flaumhaaren (Abb. 3a). **Involucralblätter** (4,6-)5,4-6,6(-7,3) mm lang, meist mit „Gliederhaaren mit

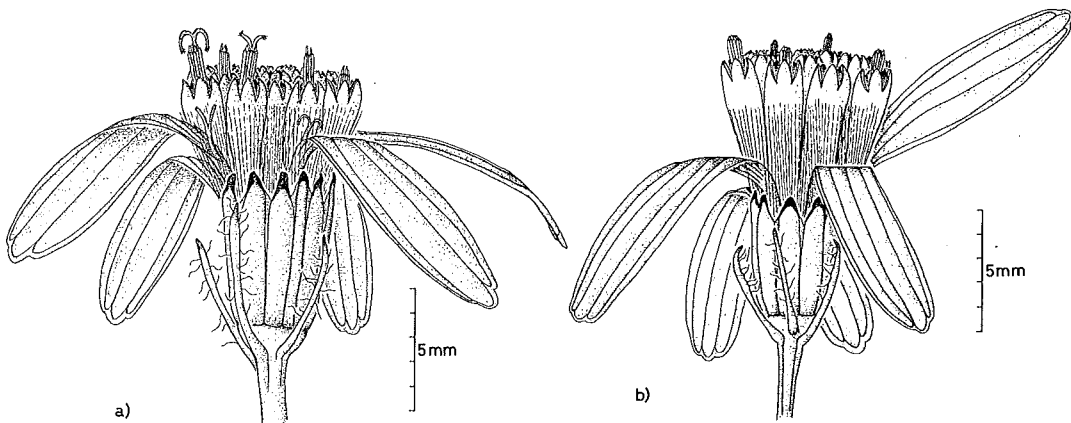


Abb. 16: Köpfchen von: a) *S. nemorensis* subsp. *glabratus*  
b) *S. nemorensis* subsp. *glabratus* x *S. ovatus* subsp. *ovatus*.

halbkugeliger Endzelle“ (Abb. 3b). **Strahlblüten** meist 5 pro Köpfchen, (12–)14–18(–20) mm lang, mit einem Längen-Breiten-Verhältnis (SBIND) von 4,6–10,6(–18,8), röhrlige Abschnitte der Strahlblüten oft mit Gliederhaaren. **Scheibenblüten** (9–)10–15(–22) in Köpfchen erster Ordnung.

Blütezeit: Anfang August bis Anfang September

Chromosomenzahl:  $2n = 40$  (HERBORG 1987)

Verbreitung: Bayerisches Voralpengebiet, österreichische Alpen, Nordostitalien, Nordjugoslawien (Karte in Abb. 7, Abb. 17).

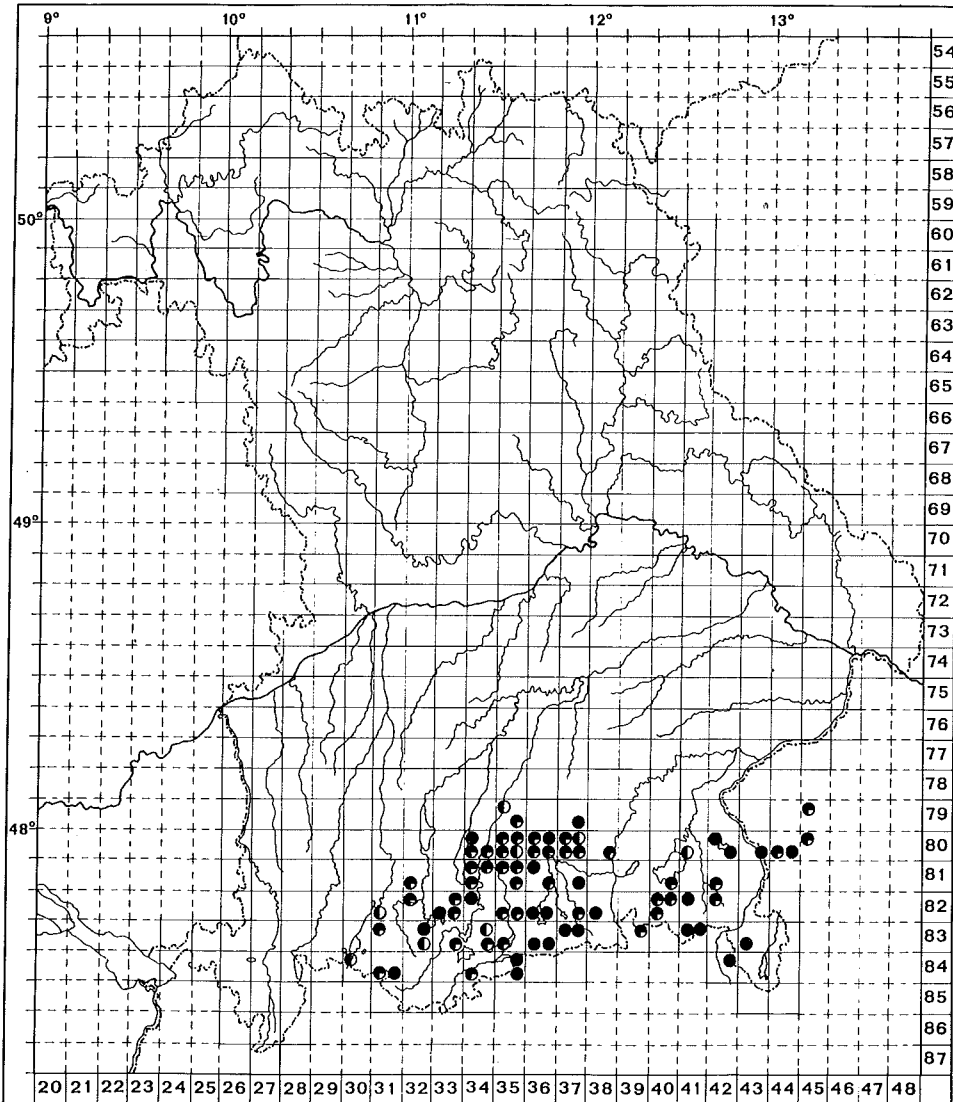


Abb. 17: *S. nemorensis* subsp. *glabratus* in Bayern.

- Quadrant mit *S. nemorensis* subsp. *glabratus*
- ⊙ Quadrant mit *S. nemorensis* subsp. *glabratus* x *S. ovatus* subsp. *ovatus*
- Quadrant mit *S. nemorensis* subsp. *glabratus* und *S. nemorensis* subsp. *glabratus* x *S. ovatus* subsp. *ovatus*.

Wuchsorte in Bayern: Auf Schlagfluren, an Forstwegrändern, Waldsäumen, in lichten Wäldern und subalpinen Hochstaudenfluren. Meist über 500 m.

#### Anmerkungen:

Wie schon HERBORG (1987) feststellt, nimmt *S. nemorensis* subsp. *glabratus* eine intermediäre Stellung zwischen *S. nemorensis* subsp. *jacquiniatus* und *S. ovatus* subsp. *ovatus* ein. Neben den für *S. nemorensis* typischen Behaarungsmerkmalen (Flaumhaare auf den Außenhüllblättern; „Gliederhaare mit halbkugeliger Endzelle“ auf den Involucralblättern und Gliederhaare auf den röhriigen Abschnitten der Strahlblüten) ist *S. nemorensis* subsp. *glabratus* besonders durch die lanzettlichen Außenhüllblätter, die Köpfchen mit erhöhter Involucralblattzahl und die breiten, sitzenden Blätter im oberen Stengeldrittel von *S. ovatus* subsp. *ovatus* zu unterscheiden. Von *S. nemorensis* subsp. *jacquiniatus* ist die Sippe durch die fehlende Flaumbehaarung des Stengels und den Besitz von Ausläufern geschieden.

Die phänetische Nähe zu *S. ovatus* subsp. *ovatus* erschwert die richtige Ansprache von *S. nemorensis* subsp. *glabratus*, zumal in Mischpopulationen beider Sippen auch noch hybridogene Zwischenformen auftreten können, wie die Analysen in vorliegender Arbeit gezeigt haben.

Das Vorkommen von *S. nemorensis* subsp. *glabratus* ist in Bayern auf die Alpen und das Alpenvorland beschränkt und dürfte seine Westgrenze bei Füssen erreichen, da mir von dort ein Beleg vorliegt, der meiner Beurteilung nach eine Hybride der Sippe mit *S. ovatus* subsp. *ovatus* ist. Im Norden wird wohl die Verbreitungsgrenze durch den Beginn des tertiären Hügellandes nördlich München markiert.

3.2.4 *Senecio ovatus* (P. Gaertner, Meyer & Scherb.) Willd. subsp. *ovatus*, Sp. Pl. ed. 4, 3 (3): 2004 (1803).

Basionym: *Jacobaea ovata* P. Gaertner, Meyer & Scherb., Oekon. Fl. Wetterau 3 (1): 212 (1801).

Typus: Wetterauische Flora, No. 1051, P. GAERTNER (Lectotypus FR, Iso-Lectotypus W, non vidi)

Synonyme: siehe HERBORG (1987)

Abbildungen: 18, 19.

#### Beschreibung

Rhizomstaude mit 5 bis 20 cm langen Ausläufern. **Stengel** im unteren Drittel kahl oder zerstreut kurzhaarig. **Blätter** im oberen Stengeldrittel mit einem Längen-Breiten-Verhältnis von (2,8–)3,8–5,7(–7,2), gestielt, Quotient (BGIB) aus maximaler Blattbreite und maximaler Breite des Blattgrundes (2,9–)8,4–16,6(–29,3). **Köpfchen** erster Ordnung an der Ansatzstelle der Involucralblätter am Köpfchenboden (2,0–)2,7–3,6(–5,0) mm breit, mit (1–)2– 4(–6) Außenhüllblättern und (7–)8–9(–11) Involucralblättern. **Außenhüllblätter** meist kürzer als das Involucrum (Länge des längsten Außenhüllblattes eines Köpfchens bezogen auf das Involucrum AHV (–3,8 –)–2,5 – +0,1(– +5,4)mm), pfriemlich bis lineal, maximale Breite im distalen Drittel (0,23–)0,31–0,49(–0,7) mm, Quotient (AHIND) aus Länge des längsten Außenhüllblattes eines Köpfchens und seiner maximalen Breite im distalen Drittel (10 –)13–22(– 41), Quotient (AHOÜ) aus maximaler Breite im distalen Drittel und minimaler Breite im proximalen Drittel eines Außenhüllblattes (0,6–)0,8–1,1(–1,3), kahl oder mit kurzen Gliederhaaren (Abb. 2a). **Involucralblätter** (4,9–)5,7–7,0(–8,3) mm lang, kahl oder mit kurzen Gliederhaaren (Abb. 2a). **Strahlblüten** meist 5 pro Köpfchen, (8–)14–19(–24) mm lang, mit einem Längen-Breiten-Verhältnis (SBIND) von (3,5–)5,1–7,9(–10,8), röhriige Abschnitte der Strahlblüten kahl. **Scheibenblüten** (7–)11–16(–21) in Köpfchen erster Ordnung.

Blütezeit: Ende Juli bis August

Chromosomenzahl:  $2n = 40$  (HERBORG 1987)

Verbreitung: Mittel-, Ost- und Südosteuropa (Karte in Abb. 7). In ganz Bayern anzutreffen (Abb. 20).





Abb. 18: Habitus einer *S. ovatus* subsp. *ovatus*-Pflanze.

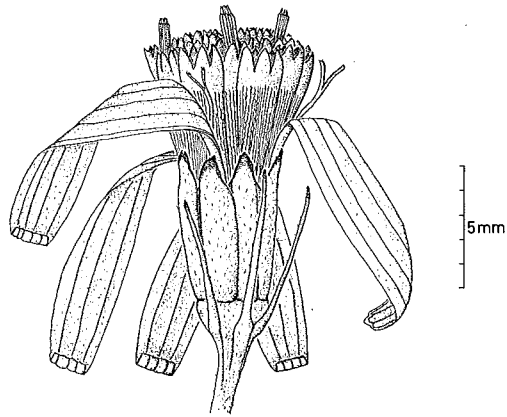


Abb. 19: Köpfchen einer *S. ovatus* subsp. *ovatus*-Pflanze

Wuchsorte in Bayern: Auf Schlagfluren, an Forstwegrändern, Waldsäumen, in lichten Wäldern und subalpinen Hochstaudenfluren zwischen 200 m und 2000 m.

#### Anmerkungen:

Die Sippe kommt in großen Teilen Bayerns in reinen Populationen vor und ist dort sehr einfach anzusprechen. Schwierigkeiten ergeben sich nur dort, wo mit den anderen Sippen der *S. nemorensis*-Gruppe Mischpopulationen gebildet werden, da in den meisten Fällen Hybride mit den beteiligten Sippen gebildet werden. Insbesondere in oberbayerischen Mischbeständen mit *S. nemorensis* subsp. *glabratus* ist die richtige Zuordnung nicht immer einfach.

Für die Bildung von Hybriden von *S. alpinus* (L.) Scop. (= *S. cordatus* Koch) mit *S. ovatus* (*S. × leirisii* Humbert), wie sie von WAGENITZ (1987) erwähnt werden, konnte ich in den Alpen keinerlei Hinweise finden.

#### 3.2.5 *Senecio ovatus* subsp. *alpestris* (Gaudin) Herborg, Diss. Bot. 107: 143 (1987)

Basionym: *Senecio alpestris* Gaudin, Fl. Helv. 5: 296–298 (1829), excl. var. *sessilifolius*.

Typus: Schweiz, Kt. Wallis, Turtmanntal, an der Abzweigung nach Tuminen, ca. 900 m, Straßenböschung, 24.7.1980, HERBORG, J. (Neotypus GOET, Iso-Neotypen LAU, M!, Herb. Herborg).

Abbildungen: siehe HERBORG (1987).

#### Beschreibung

Rhizomstaude mit bis zu 10 cm langen Ausläufern. **Stengel** im unteren Drittel zumindest unterhalb des Blattansatzes mit kurzen, leicht gekräuselten Flaumhaaren. **Blätter** im oberen Stengeldrittel mit einem Längen-Breiten-Verhältnis von (2,7–)3,5–5,7(–6,7), gestielt. **Köpfchen** erster Ordnung an der Ansatzstelle der Involucralblätter am Köpfchenboden 1,3–1,8 (–2,0) mm breit, mit (6–)7–8 Involucralblättern. **Außenhüllblätter** kürzer als das Involucrum, Länge des längsten Außenhüllblatt eines Köpfchens bezogen auf das Involucrum AHV (–3,5 –) –2,9 – –1,3(–0,2)mm), pfriemlich oder fadenförmig, kahl oder mit kurzen Gliederhaaren (Abb. 2a). **Involucralblätter** (5,5–)6,0–7,2 (–7,7) mm lang, kahl oder mit kurzen Gliederhaaren (Abb. 2a). **Strahlblüten** 2–3(–4) pro Köpfchen. **Scheibenblüten** 3–8(–10) in Köpfchen erster Ordnung.

Blütezeit: Juli bis August

Chromosomenzahl:  $2n = 40$  (HERBORG 1987)

Verbreitung: Süd- und Westeuropa (Karte in Abb. 7). In Bayern nur ein Fundort (Abb. 20).

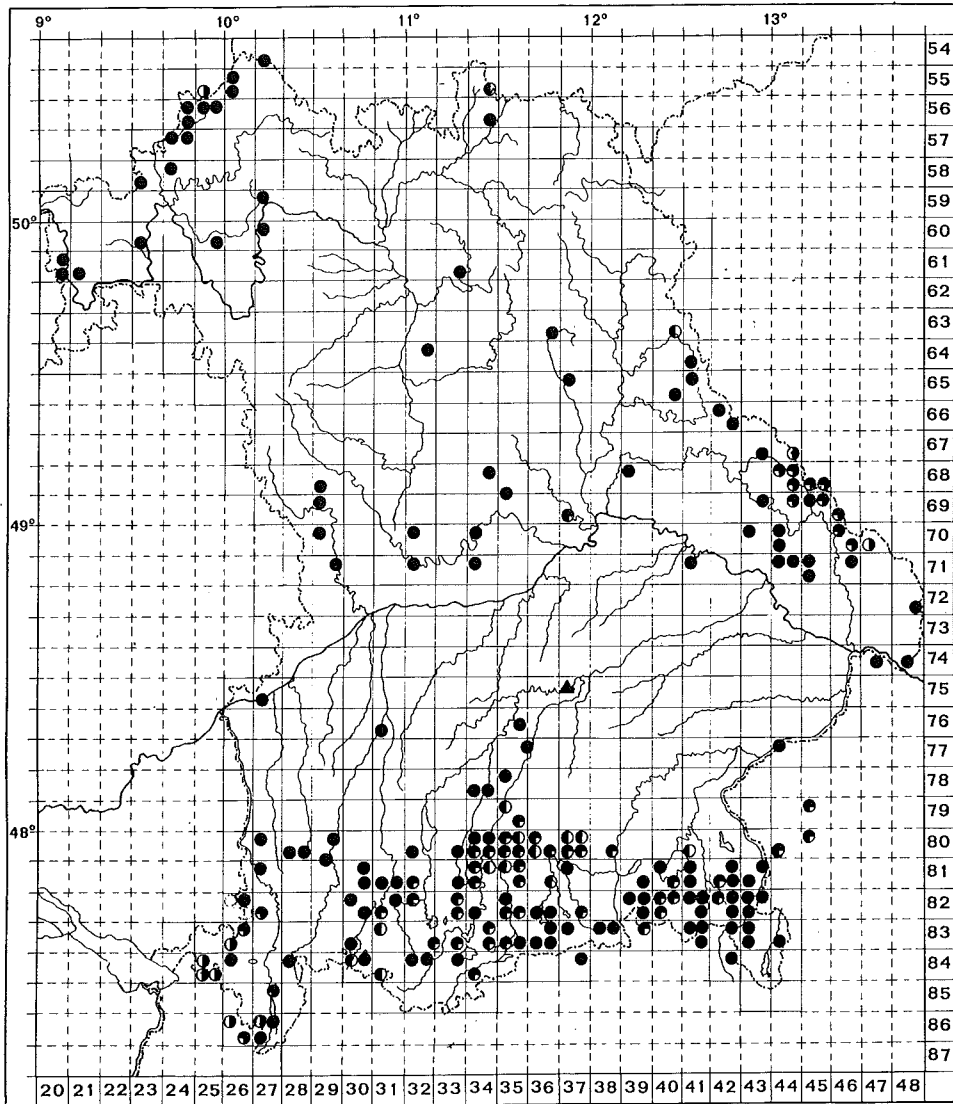


Abb. 20: *S. ovatus* subsp. *ovatus* und subsp. *alpestris* in Bayern.

- Quadrant mit *S. ovatus* subsp. *ovatus*
- Quadrant mit *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* x *S. ovatus* subsp. *ovatus*
- ◐ Quadrant mit *S. nemorensis* x *S. ovatus* subsp. *ovatus*
- ◑ Quadrant mit *S. ovatus* subsp. *ovatus* und *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* x *S. ovatus* subsp. *ovatus*
- ◒ Quadrant mit *S. ovatus* subsp. *ovatus* und *S. nemorensis* x *S. ovatus* subsp. *ovatus*
- ▲ Quadrant mit *S. ovatus* subsp. *alpestris*

## Anmerkungen:

Wie HERBORG (1987) zeigen konnte, lassen sich die beiden Unterarten von *S. ovatus* recht gut voneinander unterscheiden. Sie zeigen allopatrische Verbreitung (Abb. 7). *S. ovatus* subsp. *alpestris* ersetzt dabei die typische Unterart westlich der Linie Belgien-Ostfrankreich-Südschwarzwald-Norditalien.

Der von HERBORG (1987) für Bayern angegebene Beleg (zwischen Obermarchenbach bei Freising und Seeberg (7537/1), 19.07.1975, Sellmair 181 (M)) lag auch mir vor und ist ohne Zweifel *S. ovatus* subsp. *alpestris* zuzuordnen. Da der Sammler, Herr Sellmair, eine Etikettenverwechslung ausschließt (mdl. Mitt.), sehen wir uns der Tatsache gegenüber, daß die Sippe auch in Bayern – mehr als 200 km vom nächstgelegenen Fundort im Schwarzwald entfernt – vorkommen kann. Auf meinen ausgedehnten Sammelreisen durch Bayern konnte ich dagegen keinen Hinweis auf die Sippe erhalten.

### 3.2.6 Hybriden

#### 3.2.6.1 *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* × *S. ovatus* subsp. *ovatus*

Hierher sind die Pflanzen zu stellen, die entweder in ihren quantitativen Merkmalen *S. ovatus* subsp. *ovatus* entsprechen (kleine Köpfchen, kurze, lineale bis pfriemliche Außenhüllblätter, gestielte Blätter im oberen Stengeldrittel) und auf den Außenhüll- oder Involucralblättern abstehende Drüsenhaare besitzen (Abb. 2b; Abb. 10b), oder aber Pflanzen, die in ihren quantitativen Merkmalen eher *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* entsprechen (große Köpfchen mit langen, fadenförmigen Außenhüllblättern, breit bis gehört sitzende Blätter im oberen Stengeldrittel), aber keine Drüsenbehaarung aufweisen.

In den untersuchten Mischpopulationen der beiden Elternsippen konnten unterschiedliche Intensitäten von introgressiver Hybridisation festgestellt werden. Eine exakte Abgrenzung zwischen Hybridformen und Elternsippen ist in den meisten Fällen kaum möglich, da die Grenzen zwischen den Sippen durch intensiven Genfluß über die Zwischenformen hinweg verwischt werden. In vorliegender Arbeit wurde versucht, diese Grenze zu definieren (vgl. Bestimmungsschlüssel B); inwieweit allerdings die morphologischen Ergebnisse den genetischen Verhältnissen in den Populationen entsprechen, kann wohl erst durch genauere Untersuchungen in Mischpopulationen unter Zuhilfenahme phytochemischer oder makromolekularer Methoden geklärt werden.

Die Hybriden treten immer dort auf, wo ihre beiden Elternsippen nebeneinander vorkommen und in ihren Blütezeiten überlappen. Meinen Beobachtungen nach zu urteilen ist dies in den meisten bayerischen Populationen von *S. cacaliaster* subsp. *hercynicus* der Fall. Die Hybride kann also in der Rhön, dem Bayerischen Wald und dem Allgäu erwartet werden.

#### 3.2.6.2 *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* × *S. ovatus* subsp. *ovatus*

Hierunter fallen alle Pflanzen, deren quantitative Merkmale zwar in den *S. ovatus* subsp. *ovatus*-Bereich fallen (Köpfchen erster Ordnung mit nur 8 Involucralblättern, lineale oder pfriemliche Außenhüllblätter, schmale Blätter im oberen Stengeldrittel), die aber durch die Flaumbehaarung des Stengels und den Besitz mindestens eines der drei für *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* typischen, sonstigen Behaarungsmerkmale (AHBH, HBBH, SBBH) auf eine Beteiligung dieser Sippe schließen lassen (Abb. 5b; Abb. 13b). In Mischpopulationen von *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* und *S. ovatus* subsp. *ovatus* können auch Hybriden auftreten, die keine Flaumhaare am Stengel haben und nach dem vorgelegten Schlüssel B als *S. nemorensis* (subsp. *glabratus*) × *S. ovatus* subsp. *ovatus* bestimmt werden. Klarheit darüber, daß auch diese Pflanzen der Hybride *S. nemorensis* subsp. *jacquinianus* × *S. ovatus* subsp. *ovatus* zuzurechnen sind, gibt es nur im nordbayerischen Raum, wo *S. nemorensis* subsp. *glabratus* nicht vorkommt. Im Voralpengebiet kann dagegen bei Hybriden mit kahlem Stengel nicht angegeben werden, welche der beiden bayerischen Unterarten von *S. nemorensis* als Elternsippe fungiert hat.

### 3.2.6.3 *S. nemorensis* subsp. *glabratus* u *S. ovatus* subsp. *ovatus*

In Anbetracht der phänetischen Nähe von *S. nemorensis* subsp. *glabratus* zu *S. ovatus* subsp. *ovatus* ist diese Hybride wohl von allen hier beschriebenen Bastarden am schwierigsten anzusprechen. Als Hybriden werden Pflanzen angesehen, die in ihren quantitativen Merkmalen eindeutig *S. ovatus* subsp. *ovatus* entsprechen (geringe Involucralblattzahl in Köpfchen erster Ordnung, kurze, pfriemliche Außenhüllblätter, schmale, gestielte Blätter im oberen Stengeldrittel) aber eines der für *S. nemorensis* subsp. *glabratus* typischen Behaarungsmerkmale (AHBH, HBBH, SBBH) besitzen (Abb. 5b; Abb. 16b). Das Vorkommen in Bayern ist auf das Voralpengebiet beschränkt, da nur hier *S. nemorensis* subsp. *glabratus* als Elternsippe zur Verfügung steht.

## 4. Literatur

- ABBOTT, L. A., BISBY, A. & D. J. ROGERS, 1985: Taxonomic Analysis in Biology. Computers, Models, and Databases. New York. – ADE, A. 1901: Flora des bayerischen Bodenseegebiets. Übersicht über die im bayerischen Bodenseegebiet wildwachsenden Phanerogamen und Gefäßkryptogamen. München. – ALLEN, D. E., 1967: The taxonomy and nomenclature of radiate variants of *Senecio vulgaris* L. *Watsonia* 6: 280–282. – ANDERSON, E., 1939: Recombination in species crosses. *Genetics* 24: 668–698. – ANDERSON, E., 1953: Introgressive Hybridisation. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* 28: 280–307. – ANDERSON, E. & L. HUBRICHT, 1938: Hybridisation in *Tradescantia*, 3. The evidence for introgressive hybridisation. *Amer. J. Bot.* 25: 396–402. – ANDERSSON, S., 1990: A phenetic study of *Crepis tectorum* in Fennoscandia and Estonia. *Nordic J. Bot.* 9 (6): 589–600. – BAIN, J. F. & K. E. DENDORF, 1985: Flavonoid variation in the *Senecio streptantifolius* complex. *Canad. J. Bot.* 63: 1685–1690. – BAYER, R. J., 1988: Patterns of Isozym Variation in Western North American *Antennaria* (Asteraceae: Inuleae). I. Sexual Species of sect. *Dioicae*. *Syst. Bot.* 13 (4): 525–537. – BESNARD, A. F., 1866: Bayern's Flora – Aufzählung der in Bayern diesseits und jenseits des Rheins wildwachsenden phanerogamischen Pflanzen. München. – BOTTNER, M., 1882: Exkursionsflora von Unterfranken. Kissingen. – BRANDRUD, K. H. & L. BORGES, 1986: *Viola epipsila*, *V. palustris* and their hybrid in SE Norway. *Symb. Bot. Upsal.* 27 (2): 19–24. – BROSIUS, G., 1988: SPSS/PC+ Basic und Graphics. Hamburg. – BROSIUS, G., 1989: SPSS/PC+ Advanced Statistics und Tables. Hamburg. – CAMENISCH, M., 1991: Autökologische Aspekte bei *Senecio hercynicus* Herborg und *S. ovatus* (Gaertner, Meyer & Scherbius) Willdenow subsp. *alpestris* (Gaudin) Herborg (*Senecio nemorensis*-Gruppe, Asteraceae/Compositae). *Bot. Helv.* 101: 149–158. – CHATER, A. O. & S. M. WALTERS, 1976: *Senecio* L. in TUTIN, T. G. & al.: Flora Europaea 4. Cambridge. – CRAWFORD, D. J., 1983: Phylogenetic and systematic inferences from electrophoretic studies. in: TANKSLEY, S. & T. ORTON (eds.): Isozymes in plant genetics and breeding, part A. Amsterdam. – CRAWFORD, D. J., 1985: Electrophoretic data and plant speciation. *Syst. Bot.* 10: 405–416. – DÖRR, E., 1979: Flora des Allgäus. 13. Teil: Campanulaceae – Compositae (Teil 1). *Ber. Bayer. Bot. Ges.* 50: 189–253. – EHRENDORFER, F., 1984: Artbegriff und Artbildung in botanischer Sicht. *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch.* 22: 234–263. – EHRLICH, P. R. & P. H. RAVEN, 1969: Differentiation of Populations. *Science* 165: 1228–1232. – FISCHER, R., 1982: Flora des Rieses und seiner näheren Umgebung. Nördlingen. – FRENZEL, B., 1960: Die Vegetations- und Landschaftszonen Nord-Eurasiens während der letzten Eiszeit und während der postglazialen Wärmezeit. II. Teil: Rekonstruktionsversuch der letzteiszeitlichen und wärmezeitlichen Vegetation Nord-Eurasiens. *Akad. Wiss. Abh. Math.-Naturwiss. Kl. Jahrg. 1960, Nr. 6*. – FUTUYMA, D. J., 1990: Evolutionsbiologie. Basel-Boston-Berlin. – GOWER, J. C., 1971: A general coefficient of similarity and some of its prosperities. *Biometrics* 27: 857–871. – GRANT, V., 1976: Artbildung bei Pflanzen. Berlin-Hamburg. – HAEUPLER, H. & P. SCHÖNFELDER, 1988: Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland. Stuttgart. – HÄUSER, C. L., 1987: The debate about the biological species concept – a review. *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch.* 25: 241–257. – HEGI, G., 1928: Illustrierte Flora von Mitteleuropa 6 (2). München. – HEISER, C. B., 1949: Study in the evolution of the sunflower species *Helianthus annuus* and *H. petiolaris*. *Evolution* 1: 249–262. – HEISER, C. B., J. SORIA & D. L. BURTON, 1965: A numerical taxonomic study of *Solanum* species and hybrids. *Amer. Naturalist* 99: 471–488. – HERBORG, J., 1985: *Senecio ovatus* (P. Gaertner, Meyer & Scherb.) Willd., der korrekte Name für *Senecio fuchsii* C. C. Gmelin. *Willdenowia* 15: 183–186. – HERBORG, J., 1987: Die Variabilität und Sippenabgrenzung in der *Senecio nemorensis*-Gruppe (Compositae) im europäischen Teilareal. *Diss. Bot.* 107. – HERMY, M., 1988: An introduction to multivariate analysis in biology. *Bull. Soc. Roy.*

Bot. Belgique 121: 128–133. – HEUBL, G. R. & R. VOGT, 1985. Chemosystematische Studien in der Gattung *Cochlearia* L. (Cruciferae). Bot. Jahrb. Syst. 107: 177–194. – HUBAC, J. M., 1969: Premier essai d'étude de croisements expérimentaux à l'aide des méthodes numériques de la taxonomie chez *Campanula rotundifolia* L. s. l. Compt.-Rend. Hebd. Séances Mém. Soc. Biol. 163: 336–344. – JÄGER, E., 1969: Die pflanzengeographische Ozeanitätsgliederung der Holarktis und die Ozeanitätsbindung der Pflanzenareale. Feddes Repert. 79: 157–335. – JEFFREY, C. & CHEN YI-LING, 1984: Taxonomic studies on the tribe Senecioneae (Compositae) of Eastern Asia. Kew Bull. 39: 205–446. – KADEREIT, J. W. & P. D. SELL, 1986. Variation in *Senecio jacobaea* L. (Asteraceae) in the British Isles. Watsonia 16: 21–23. – KITAMURA, S., 1942: Compositae Japonicae, Pars 3, Tribus 8: Senecioneae. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ., Ser. B. Biol. 16: 155–292. – KONECHNAJA, G., 1979: De generis *Senecio* L. specibus partis europaeae URSS. 1. Sectio Pseudo-oliganthi Sof. Novosti Sist. Nizsh. Rast. 15: 216–219. – MAYR, E., 1970. Populations, Species, and Evolution. Cambridge. – McNEILL, J., 1984. Numerical Taxonomy and Biosystematics. in: GRANT, W. F. (ed.): Plant Biosystematics. Toronto. – MERGENTHALER, O., 1982: Verbreitungsatlas zur Flora von Regensburg. Hoppea 40: 1–297. – NORUSIS, M. J./SPSS Inc., 1988: SPSS/PC+™ V2.0. Chicago. – OBERDORFER, E., 1983: Pflanzensoziologische Exkursionsflora. Stuttgart. – OBERPRIELER, C., 1989: Numerisch taxonomische Studien in bayerischen Populationen der *Senecio nemorensis*-Gruppe (Compositae). Diplomarbeit, Ludwig-Maximilians-Universität München, unveröffentlicht. – ORLOCI, L. & N. C. KENKEL, 1987: Data analysis in population and community ecology, Vol. 1 Static Systems. Las Cruces. – PODANI, J., 1988: SYN-TAX III – User's Manual. Növényrendsz. Növényföldr. Tansz., Eötvös Lovánd Tudományegyet. Budapest 12 (Suppl. 1): 1–183. – RAUH, W. & K. SENGHAS, 1982: in SCHMEIL, O. & J. FITSCHEN: Flora von Deutschland. Heidelberg. – RILEY, H.P., 1938: A character analysis in colonies of *Iris fulva*, *Iris hexagona* var. *giganticaerulea* and their natural hybrids. Amer. J. Bot. 25: 727–738. – ROTHMALER, W. (ed.), 1986: Exkursionsflora. Kritischer Band. Berlin. – SCHISCHKIN, B.K., 1961: Genus *Senecio*. in: V. L. KOMAROV & al.: Flora SSSR 26: 699–788. – SCHNITZLEIN, A. & A. FRICKINGER, 1848: Die Vegetationsverhältnisse der Jura- und Keuperformation in den Flußgebieten der Wörnitz und Altmühl. Nördlingen. – SCHOENFELDER, P. & A. BRESINSKY, 1990: Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Bayerns. Stuttgart. – SIMPSON, G. G., 1951: The species concept. Evolution 5: 285–298. – SMITH, D. W., 1969: A taximetric study of *Vaccinium* in northeastern Ontario. Canad. J. Bot. 47: 1747–1759. – SNEATH, P. H. A. & R. R. SOKAL, 1973: Numerical taxonomy. San Francisco. – STACE, C.A., 1986: Hybridization and plant taxonomy. Symb. Bot. Upsal. 27 (2): 9–18. – THOMAS, H., 1971: Zur Abgrenzung der niedrigen taxonomischen Kategorien Rasse, Unterart und Art. Biol. Rundschau 9: 143–154. – TITZ, W., 1982: Über die Anwendbarkeit biomathematischer und biostatistischer Methoden in der Systematik (mit besonderer Berücksichtigung multivariater Verfahren). Ber. Deutsch. Bot. Ges. 95: 149–154. – VAN VALEN, L., 1976: Ecological species, multispecies, and oaks. Taxon 25: 233–239. – VOLLMANN, F., 1914: Flora von Bayern. Stuttgart. – WAGENITZ, G., 1987: Nachträge, Berichtigungen und Ergänzungen zum Nachdruck der 1. Auflage von Band VI/2 (1928/29) in HEGI, G., Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Band VI. Teil 4., 2. Auflage. Berlin–Hamburg. – WALTER, E., 1983: Das Hain-Greiskraut (*Senecio nemorensis* L.) in Oberfranken. Naturf. Ges. Bamberg Ber. 58: 1–8. – WEIMARCK, G., 1974: Population Structures in Higher Plants as Revealed by Thin-layer Chromatographic Patterns. Bot. Not. 127: 224–244. – WETTSTEIN, R. v., 1898: Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzen-systematik. Jena. – WILEY, E. O., 1978: The evolutionary species concept reconsidered. Syst. Zool. 27: 17–26. – WILLMANN, R., 1985: Die Art in Raum und Zeit – Das Artkonzept in der Biologie und Paläontologie. Berlin-Hamburg.

## Anhänge

Anhang I: Fundorte der in den Populationsstudien untersuchten Bestände (Sammler C. Oberprieler).

**Population 1:** 8227/3: Lkr. Oberallgäu, Eschacher Wald westlich Kempten, 300–400 m westlich des Parkplatzes „Eschacher Weiher“, in den sogenannten Gfälltobel abfallender Nordhang, lichter Fichtenwald, 1020–1030 m, 8.7.1988 + 13.8.1988. – **Population 2:** 8626/4: Österreich, Kleines Walsertal, zur Breitach abfallende Nordhänge zwischen Mittelberg und Bödmen, Lichtung im Bergwald, ca. 1200 m, 13.8.1988. – **Population 3:** 8527/2: Lkr. Oberallgäu, bewaldeter Hügel südlich von Altstädten, Lichtung mit Hochstauden entlang des Trimm-dich-Pfades, ca. 800–840 m, 11.7.1988. – **Population 4:** 6844/2: Lkr. Cham, Böhmerwald, Zwerchecker Wald nördlich von „Auf der Scheiben“ zwischen Lohberg und Bayerisch Eisenstein, von der Bushaltestelle „Scheibe“ gegen das Zwercheck führender Forstweg,

Wegrand ca. 800 m nördlich der Bushaltestelle, 1080 m, 29.7.1988 + 8.8.1988 + 22.9.1988. – **Population 5:** 7046/4: Lkr. Freyung-Grafenau, Böhmerwald, Lusen-Gebiet, Forststraße, die man auf dem Weg vom Teufelsloch-Martinsklause auf den Lusen quert, ca. 1,5 km westsüdwestlich des Lusen-Gipfels, Hochstauden am Forstwegrand, 1170 m, 5.8.1988. – **Population 6:** 6844/4: Lkr. Regen, Böhmerwald, Großer Arber, Osthänge unmittelbar unterhalb des Schutzhauses, Skipiste mit Hochstauden, 1350 m, 7.8.1988 + 22.9.1988. – **Population 7:** 6340/4: Lkr. Neustadt an der Waldnaab, Oberpfälzer Wald, Pfremsch an der Pfreimd, Uferböschungen der Pfreimd östlich der Bodenmühle bei Burkhardtsrieth, 495 m, 9.8.1988. – **Population 8:** 8233/2: Lkr. Weilheim-Schongau, Gebiet um die Osterseen, Straße von Antdorf nach Eberfing, Waldstück in der Kurve zwischen den Abzweigungen nach Wasla und Untersiffelhofen, Fichtenwald, 620 m, 20.8.1988. – **Population 9:** 5524/4: Lkr. Kronach, Frankenwald, Doberbachtal östlich von Reichenbach, parallel zur Grenze zur (damaligen) DDR verlaufende Forststraße an den Osthängen des der Reppichsleite nordöstlich vorgelagerten Berges (P. 671 m), ca. 2,8 km ostnordöstlich Reichenbach ca. 600 m, 22.8.1988. – **Population 10:** 5534/4: Lkr. Kronach, Doberbachtal östlich von Reichenbach, Forststraße nahe der Grenze zur (damaligen) DDR, ca. 2 km östlich von Reichenbach, Forstwegränder, 600 m, 22.8.1988. – **Population 11:** 6337/3: Lkr. Amberg, Vils zwischen Freihung und Vilseck, Kiefernwälder in den Vilsmooren beim Leinschlag, 400 m, 22.8.1988. – **Population 12:** 6937/2: Lkr. Regensburg, Frankenjura, Naabtal zwischen Duggendorf und Pielenhofen, Oberer Pielenhofener Wald 300 m südlich vom Weiler Unterfreihung, lichter Buchenwald, 360 m, 23.8.1988 + 22.9.1988. – **Population 13:** 8132/3: Lkr. Weilheim-Schongau, östlicher Teil des Schongauer Forsts nördlich des Hohenpeißbergs, Straße vom Weiler Schwiegle zum Untersedlhof, ca. 600 m südlich des Weilers Schwiegle, Waldrand, 740 m, 28.8.1988. – **Population 14:** 8232/1: Lkr. Weilheim-Schongau, Kühmooswald südlich des Hohenpeißbergs, zur Ammer hin abfallender Südhang des Kühmooswaldes, ca. 800 m nördlich des Weilers Osterwald, Forstwegränder, 630 m, 28.8.1988. – **Population 15:** 8136/4: Lkr. Miesbach, Taubenberg zwischen Warngau und Gotzing, Nordseite des Schwarzen Berges, 300 m nordwestlich der Kapelle bei Christoph, lichte Grashänge im Wald, ca. 870 m, 30.8.1988. – **Population 16:** 7129/2: Lkr. Donau-Ries, Nördlinger Ries, Weilerholz östlich von Speckbrodi, Kiefernwald, ca. 420 m, 17.7.1988. – **Population 17:** 6023/3: Lkr. Main-Spessart, Hafenhöhrer Tal zwischen Maria Einsiedel und Lindenfurterhof, feuchte Straßenböschung, ca. 200 m, 19.7.1988. – **Population 18:** 5624/4: Lkr. Bad Kissingen, Rhön, Römershager Forst, vom Gänskopf (d. i. den Pilsler-Köpfen nördlich vorgelagerter Wald) ins Sinn-Tal abfallende Nordhänge östlich von Bad Brückenau, Mischwald, ca. 500 m, 20.7.1988. – **Population 19:** 5625/2: Lkr. Bad Kissingen, Rhön, Gebirgswald südlich von Wildflecken, Kellerstein östlich vom Lösershag, Lichtung, ca. 770 m, 20.7.1988. – **Population 20:** 6027/1: Lkr. Schweinfurt, Schweinfurter Becken, Ansbach-Wald zwischen Heiderfeld und Gernach, Lichtung mit Eichenaufforstung, ca. 220 m, 21.7.1988. – **Population 21:** 7044/3: Lkr. Regen, Bayerischer Wald, Teufelstisch zwischen Habischried und Bischofsmais, Ostseite des Teufelstisches, Weg von der Fahrnbacher Mühle auf den Gipfel, Lichtung, ca. 800 m, 4.8.1988. – **Population 22:** 8230/1: Lkr. Ostallgäu, Straße 472 zwischen Marktoberdorf und Schongau, gerodete Fläche gegenüber des Parkplatzes „Korbsee“, 780 m (Juli 1988, leg. J.Krauss/München). – **Population 23:** 6844/1: Lkr. Regen, Böhmerwald, Höhenzug Mühlriegel-Schwarzeck zwischen Lam und Dachselsried, zum Eckersteig gehörende Forststraße zwischen Schareben und Mühlriegel, Umgebung des Kristallbrunnens entlang der Forststraße bis zum Sattelbrunnen, Feuchthänge und Wegränder, 1080 m, 28.7.1988.

#### Anhang II: Fundorte der für die Clusteranalyse untersuchten Belege

##### alpestris

FRANKREICH: La Dôle, Jura Vandois, J. M. (M) – Dép. Marne, Forêt de Troisfontaines-l'Abbaye, lisière d'une chênaie en taillis, le long de la route de Troisfontaines-l'Abbaye à Marupt-le-Montois, sur sol argilo-siliceux, 2.8.1971, RETZ 64578 (M) – Dép. Ain, in ditone oppidi Gesii provinciae Idani, in convalle „Creux de l'Envers“ vocata, 1180 m supra maris aequor, in megaphorbietis clivos septembriones spectantes obtegentibus, solo margaceo-calcareo, 20.9.1972, HAINARD (M) – Dép. Haute Alpes, Orcières, route du hameau d'Archinard vers les Audiberts, alt. 1450–1500 m, bord de la route, par endroits en masse, début août 1983, SAG (M) – Dép. Creuse, entre la Villeneuve-en-Marche et Létrade, fliche en bordure N de la N 141, granite, alt. 700 m, 27.8.1971, LUGAGNE (M).

##### cacaliaster

JUGOSLAWIEN: Slowenien, südliche Julische Alpen, Wocheiner Berge, Hochstaudenfluren am östlichen Steig zur Menzingerjewa koca von der Crna prst, ca. 1400 m, 2.8.1967, LIPPERT 6032 & MALECKI

(M) – FRANKREICH: Dép. Cantal, Massif Central, Roc des Ombres westlich des Puy Mary, Nordosthänge, ca. 1550–1640 m, Trachyt, 1.8.1988, LIPPERT 23983 & GREINIER (M) – Dép. Puy de Dôme, an der Straße Nr. 683 zwischen le Mont Dore und dem Lac de Guéry, ca. 8 km von le Mont Dore, 1200 m, 30.7.1970, MERXMÜLLER 25912 & ZOLLITSCH (M) – ÖSTERREICH: Kärnten, Flattnitz, 4.7.1931, HUNSDORFER (M) – Tauern, Fragant, am Weg zur Fraganter Hütte, 1600 m, 2.8.1949, MERXMÜLLER 17696 & WIEDMANN (M).

#### **durmitorensis**

JUGOSLAWIEN: Crna Gora, Durmitor, nördlich des Crno Jezero, westl. Zabljak, ca. 1375–1450 m, 12.8.1984, HERBORG & LEWEJOHANN (Isotypus, M)

#### **expansus**

GRIECHENLAND: Makedhonia, Prov. Katerini, Olympos, Osthang, Umgebung des „Kataphygion A“, 2000–2100 m, 9.8.1973, PODLECH 25728 (M) – ibid. (Herb. Podlech) – JUGOSLAWIEN: Mazedonien, Sar Planina, Mattenhänge oberhalb Popova Sapka, 1850–2000 m, ROESSLER 6158 (M) – Mazedonia, Sar planina, Popva Sapka, ca. 1800 m. s. m., 26.8.1965, MICEVSKY (M) – Serbien, Kosovo i Metohia, Nordseite der Sar Planina ca. 8 km südwestlich von Strpce, an der Straße nach Prizren, Buchenwald, 1350 m, 10.7.1968, ROESSLER 6566 (M).

#### **glabratus**

Mittelwerte der aus den Populationsstudien erhaltenen *glabratus*-Individuen in Bayern (29 Belege; sh. Tabelle 7)

#### **hercynicus**

Mittelwerte der aus den Populationsstudien erhaltenen *hercynicus*-Individuen in Bayern (82 Belege; sh. Tabelle 7)

#### **jacquinianus**

Mittelwerte der aus den Populationsstudien erhaltenen *jacquinianus*-Individuen in Bayern (55 Belege; sh. Tabelle 7)

#### **karaulensis**

BULGARIEN: Bezirk Kjustendil, an der Straße vom Rila-Kloster zum östlich davon gelegenen Campingplatz, Bachrand und Bruchwald, 1400 m, 3.8.1968, MERXMÜLLER 24112 & ZOLLITSCH (M) – JUGOSLAWIEN: Paßstraße von Andrijeva zum Cakorpaß, 18.7.1982, ANGERER (M)

#### **nemorensis**

CHINA: *Turkestanian chinensis*: Montes Bogdo-ola et opp. Urumtschi, am Wege von Fucan zur Bogdo-ola, in der Lehm- und Kiessteppe, 2.-3.8.1908, MERZBACHER 1273 (M) – UdSSR: in humidis prope Ircutiam, 1830, TURCANINOV (M) – Perwaja Rjetchka, auf den Anhöhen im Laubwald, Juni-Juli 1919, ZEDTWITZ (M) – Ural Arcticus, *latus asiaticum ad cursum super.* Fluv. Hadata (Stschutschja influens) 30 km infra lacum Hadata, ca. 150 m, *pratium altiherbosum*, 31.7.1964, SKVORTSOV & FILIN 10875 (M) – Wologodskaja gud. Retska Mur-ju u. s. Mordinja, 1909, ANDREJEW (M).

#### **ovatus**

Mittelwerte der aus den Populationsstudien erhaltenen *ovatus*-Individuen in Bayern (174 Belege; sh. Tabelle 7)

#### **stebianus**

ITALIEN: Reggio Cal., Aspromonte, Gebiet des Montalto, Wald und Bachränder zwischen 1400 und 1600 m, 10.8.1965, MERXMÜLLER 20519 & GRAU (M).

Dipl.-Biol. Christoph OBERPRIELER  
c/o Botanischer Garten und  
Botanisches Museum Berlin-Dahlem  
Königin-Luisen-Str. 6–8  
1000 Berlin 33