

Die Rolle von Lokalendemiten in der Gattung *Alchemilla* L. (*Rosaceae*) in Mitteleuropa

Von S. E. Fröhner, Dresden

Zusammenfassung

Die lokalendemischen Sippen der Gattung *Alchemilla* L. sind in Mitteleuropa noch nicht vollzählig bekannt, aber bei vielen vermeintlichen Lokalendemiten zeigte sich neuerdings eine weite Verbreitung. Die Arealgröße als wichtiges Indiz für das Alter einer Sippe muss je nach Verwandtschaft verschieden bewertet werden. Mindestens ein Teil der kleinsträumig verbreiteten Sippen kann nach dem geobotanischen Befund eher als relikitär verstanden werden, als dass wir die rezente Bildung der Sippen durch Hybridisation oder Mutation annehmen müssten. Die Rolle von rezenten Mutationen für die Bildung von morphologisch erkennbaren Sippen ist als sehr gering einzuschätzen. Karyologische, embryologische und molekulargenetische Untersuchungen stehen für alle behandelten Sippen noch aus.

Abstract

The number of endemic *Alchemilla* species in Central Europe with very small distribution areas is insufficiently known. Many species formerly regarded as local endemics are now known from large areas. There is no simple relation between the age of a taxon and the size of its distribution area. The ecological situation makes it probable that some taxa with extremely small distribution areas are relict endemics rather than having evolved in recent times by hybridisation or mutation. Recent mutations are probable unimportant for the evolution of new taxa. For all mentioned taxa karyological, embryological, and genetic investigations are still lacking.

1. Einleitung

Lokalendemiten gibt es besonders häufig bei apomiktischen Formenkreisen. Sie bilden hinsichtlich ihrer Anzahl, ihres Vorkommens und ihrer Entwicklung ein interessantes Problem. *Alchemilla* nimmt unter den Gattungen mit Apomixis eine Sonderstellung ein. Das soll hier anhand der mitteleuropäischen Lokalendemiten dargestellt werden. Lokalendemiten werden in dieser Arbeit Sippen genannt, die ein Areal von höchstens 20 km Ausdehnung besiedeln. Manche sind sogar nur von einer kleinen Population bekannt. Der Einfachheit halber werden auch die in ihrem taxonomischen Rang noch ungeklärten Sippen in der vorliegenden Arbeit als Arten geführt. Die Sippen werden nur hinsichtlich ihrer Ökologie und Chorologie besprochen. Auf die karyologischen und embryologischen Verhältnisse wird nur kurz hingewiesen.

2. Methoden

Da die Anzahl der lokalendemischen *Alchemilla*-Sippen nie absolut bekannt ist, wird deren Wandel in der Geschichte ihrer Kenntnis dargestellt. Die heute bekannten Lokalendemiten werden in ökologischer und chorologischer Hinsicht mit ihren Verwandten verglichen. Aus dem Vergleich der Areale ergeben sich interessante Gesichtspunkte für die Einschätzung des Alters einer Sippe. Karyologische, embryologische und molekulargenetische Untersuchungen stehen für alle hier behandelten Sippen noch aus.

3. Ergebnisse

3.1 Zur Geschichte der Kenntnis der Lokalendemiten

Für die Einschätzung der Lokalendemiten von *Alchemilla* L. ist die Geschichte ihrer Kenntnis aufschlussreich. Manchmal ist der Wunsch zu hören, es sollten bei *Alchemilla* doch keine Arten mehr auf Grund von nur einer einzigen Population beschrieben werden. Wären Buser und Rothmaler diesem Wunsch gefolgt, hätten wir heute von etlichen weitverbreiteten Arten nicht nur keine Arealkenntnisse, sondern wir wüssten nicht einmal von der Existenz dieser Sippen. Sie sind vielfach nur durch gezieltes Suchen am alten Fundort (wieder) bekannt geworden und in neue Florenwerke gelangt. Die Beschreibung von *Alchemilla*-Sippen auf Grund von lokal sehr begrenzten Vorkommen hat, so riskant sie auch erscheinen mag, die Kenntnis auch der weitverbreiteten Arten stark gefördert. Von den im Augenblick bekannten 149 Arten Mitteleuropas (ohne die Neophyten, Begrenzung nach HEGI 1990) waren 28 weitverbreitete Arten zur Zeit ihrer Benennung so gut wie nur von einer einzigen Population bekannt. Erst nach und nach, oft viel später, lernte man ihre wirklichen Areale kennen. Dafür war aber die Beschreibung der Sippen hilfreich, denn Sippen mit Namen lassen sich leichter suchen. Manche dieser 28 Arten haben sogar sehr große Areale (längste lineare Ausdehnung des Areals ohne Rücksicht auf Disjunktionen), so *Alchemilla compta* Buser (450 km), *A. racemulosa* Buser (970 km), *A. gracillima* Rothmaler (1000 km), *A. rubristipula* Buser (1000 km), *A. cataractarum* S. E. Fröhner (1300 km), *A. transiens* (Buser) Buser (1500 km) und *A. lunaria* S. E. Fröhner (2000 km). *A. compta* Buser und *A. rubristipula* Buser wurden noch etwa 70 Jahre nach ihrer Erstbeschreibung als lokal verbreitet angegeben und vorsichtig „Sippen“ genannt (Hess & al. 1970), weil man eine Sippe mit scheinbar punktförmigem Areal nicht als Art anerkennen wollte. Allein in den letzten zwei Jahren wurden von 8 als Lokalendemiten beschriebenen Arten größere Areale nachgewiesen: bei *A. alneti* S. E. Fröhner 40 km, bei *A. galkinae* S. E. Fröhner 40 km, bei der Osttiroler *A. matreiensis* S. E. Fröhner 40 km, bei der unbeschriebenen Verwandten von *A. kernerii* Rothmaler 170 km, bei *A. carniolica* (Paulin) Fritsch 240 km, bei *A. semibirta* Buser 650 km, bei der *A. heterotricha* Rothmaler ähnlichen, noch unbeschriebenen Sippe 650 km und bei *A. racemulosa* Buser 970 km. Sehr oft handelt es sich bei solcher Kenntniserweiterung um Arten, die bisher nur von einer Exklave bekannt waren. Das prominenteste Beispiel hierfür ist *A. gracillima* Rothmaler, eine Balkanpflanze, die lange Zeit nur von ihrer scheinbar westlichsten Exklave in den Karawanken bekannt war, 1999 aber noch an Stellen gefunden wurde, die noch einmal bis zu 360 km weiter westlich liegen (Publikation durch MARTINI & al. in Vorbereitung).

Ein Hindernis für die Arealkenntnis ist das schwierige Auffinden von *Alchemilla*-Arten. Meist muss man in einer unüberschaubaren Menge von Individuen ähnlicher Arten eine häufig unzureichend beschriebene Art ausfindig machen. Wie gering unsere Kenntnisse von der wirklichen Verbreitung der Alchemillen sind, zeigen folgende Beispiele: Die allbekannte und unverwechselbare *A. pentaphyllea* L. ist erst 173 Jahre nach ihrer Entdeckung in den Pyrenäen wiedergefunden worden. Am Großglockner wurde ihr Vorkommen 200 Jahre nach ihrer Aufsammlung noch immer nicht bestätigt. Die auffällige *A. kernerii* Rothmaler wurde an ihrem locus classicus in den Zillertaler Alpen erst 126 Jahre nach ihrer Entdeckung wiedergefunden, *A. racemulosa* Buser am locus classicus (Mt. Salève in Haute-Savoie) nach 110 Jahren. Die mitteleuropäische Exklave der südsibirisch-sarmatischen *A. glabricaulis* H. Lindberg (Areal 5000 km) wurde erst 1999 von den tschechischen Botanikern FALTYS und HAVLIČEK entdeckt (Publikation durch HAVLIČEK & al. in Vorbereitung). Ohne weiteres hätte dieses Vorkommen als erstes gefunden werden können, und die Art hätte dann lange als Lokalendemit unklarer Herkunft und zweifelhafter Bedeutung (weil doch in einem endemitenfreien Gebiet vorkommend) gegolten und wäre in den Floren wahrscheinlich mit alpinen Arten identifiziert worden. Es muss auch darauf hingewiesen werden, dass *Alchemilla*-Endemiten fast ohne Ausnahme nach etwa 100 Jahren an ihrem locus classicus wiedergefunden worden sind. Das mindestens zeigt, dass es sich nicht um rasch vergängliche, ungefestigte Sippen handelt. Das deutlichste Gegenbeispiel stellt allerdings *A. maureri* S. E. Fröhner dar, die als Lokalendemit vom Stuhleck in den Fischbacher Alpen (Steiermark) beschrieben worden ist und bei einem (allerdings sehr kurzen) Besuch auf dem Stuhleck weder vom Entdecker noch vom Autor wiedergefunden wurde. Ihr reichliches Herbarmaterial (z. B. in G, GJO, GZU, M, W, WU) stammt aus mehreren Generationen von Nachkommen in Gartenkultur. Damit ist aber nur eine negative Aussage zur Arealkenntnis der Sippe gemacht. Unzureichendes Material lässt vermuten, dass *A. maureri* z. B. in Slowenien vorkommt.

Es ist nicht auszuschließen, dass durch Artbeschreibungen, die auf Einzelpopulationen fußen, vielleicht einmal eine unbedeutende *Alchemilla*-Sippe fälschlich als Art beschrieben wird. Mit der generellen Unterlassung solcher Beschreibungen würde man aber eine Vielzahl sehr interessanter, weiterverbreiteter Arten im Unbekannten lassen. Eine ganz andere Gefahr für unsere *Alchemilla*-Kenntnis ist viel größer. Es werden nämlich aus oft sehr schwer zugänglichen Gebieten häufig *Alchemilla*-Arten (mitunter auch vermutliche Lokalendemiten) auf Grund von äußerst spärlichem und unzureichendem Material beschrieben. Die Beschreibungen basieren zudem in sehr vielen Fällen auf zu wenigen Merkmalen. Die Autoren sichern sich mit solchen Beschreibungen ihren Autornamen. Es ist aber nach menschlichem Ermessen anderen Personen unmöglich, die beschriebenen Arten wiederzuerkennen. Damit wächst auch die Schwierigkeit, weitere verwandte Arten zu beschreiben. Wer die Beschreibung einer *Alchemilla*-Art auf Grund einer einzigen Aufsammlung wagt, der sollte mindestens durch Nachzucht und Herbarisieren das prüfbare Material vergrößern. Bei Beschreibungen sollten aber auch die Merkmale der Grundachse, der Nebenblätter, möglichst auch der Kotyledonen und des Erstlingsblattes, aber auch exakte Messungen bei den Maßen, die herkömmlich mit „klein/groß“, „kurz/lang“, „breit/schmal“, „wenig/viel“, „locker/dicht“ usw. angegeben werden, nicht fehlen. Wichtig sind auch viele Merkmale der Blüten und Früchte, so die Breite des Diskuswulstes, Länge und Form der Filamente, Form und Stellung der Nüsschen usw.

In 6 anderen Fällen erweiterte sich die Kenntnis von als Lokalendemiten beschriebenen *Alchemilla*-Arten nicht hinsichtlich ihrer Verbreitung, sondern hinsichtlich der Unbeständigkeit ihrer Merkmale: Demnach waren fälschlich als Arten beschrieben worden *A. sectilis* Rothmaler (*A. undulata* Buser mit geraden, spitzen Blatzzähnen), *A. cleistophylla* Rothmaler (luxuriante *A. connivens* Buser), *A. illyrica* Rothmaler (*A. colorata* Buser mit rechtwinklig abstehenden Haaren), *A. opizii* Hadač (Zwergform von *A. micans* Buser), *A. pascualis* S. E. Fröhner (*A. monticola* Opiz mit vorübergehendem Besitz kahler Blattstiele) und *A. corcontica* Plocek (*A. wichuriae* (Buser) Stefansson mit oft dreieckigen Blattlappen und reicher Behaarung).

Von den 149 mitteleuropäischen *Alchemilla*-Arten sind uns heute 28 (das sind 19 %) als Lokalendemiten bekannt. Wir können aber vermuten, dass einige davon (wie in den 28 früheren Fällen) noch als weiter verbreitet erkannt werden. Aber zugleich können neue Lokalendemiten entdeckt werden; in den Südalpen und am Ostalpenrand besteht dafür eine gewisse Wahrscheinlichkeit.

Die genannten Umstände zeigen, dass die Anzahl der Lokalendemiten noch sehr unsicher ist. Aber die Größenordnung dieser vorläufigen Anzahl zeigt doch, dass wir es nicht im Entferntesten mit Verhältnissen zu tun haben wie bei *Rosa* oder *Rubus*, wo noch in der Gegenwart eine starke Hybridisierung stattfindet und zahlreiche (oder zahllose) Sippen neu entstehen, ein Areal erobern oder auch wieder verschwinden.

3.2 Ökologische und chorologische Gesichtspunkte

3.2.1 Allgemeine ökologische und chorologische Gesichtspunkte

Nur 2 mitteleuropäische *Alchemilla*-Arten sind bisher lediglich von anthropogenen Standorten bekannt, die steirischen *A. maureri* S. E. Fröhner und *A. eurystoma* S. E. Fröhner. In dem weiträumigen von Menschen geschaffenen Grünland hat also keine erkennbare Sippenbildung stattgefunden. Auch in den oft stark mit *Alchemilla* besetzten Mittelgebirgen gibt es in Mitteleuropa keine Lokalendemiten. Lokalendemiten finden sich in Europa nur in bestimmten Regionen (Fröhner 1998a). Auch für *A. subcrenata* Buser, die man als Stammart von *A. maureri* ansehen könnte, gilt das übliche Verhalten: An Stellen ihres ökologischen Optimums und ihrer Wiesen beherrschenden Massententfaltung finden sich keine erkennbaren Mutanten oder sonstigen Abkömmlinge, sondern nur die gewöhnliche Sippe. Das wurde beobachtet in den Seealpen (Limonetta), in den Dolomiten von Südtirol und an einem Bach, der aus dem Gletscher Folgefona in Südnorwegen entspringt. Wenn nahverwandte, anscheinend endemisch vorkommende Sippen gerade in endemitenreichen Gebieten (Ostalpenrand) gefunden werden, macht das deren nicht rezente Entstehung wahrscheinlich.

Gegenüber den auch in kurzer Beobachtungszeit als dynamisch erkennbaren Verhältnissen der Sippenbildung und Sippenausbreitung bei *Rosa* und *Rubus* erscheinen *Alchemilla*-Areale geradezu als

statisch. Fast alle *Alchemilla*-Arten haben ihren ökologischen Schwerpunkt in natürlichen und naturnahen Gesellschaften vor allem des Hochgebirges. Die im Flachland stark verbreiteten Arten wie *A. vulgaris* L. s. str. oder *A. subcrenata* Buser haben Areale von meist mehreren tausend km Größe und in manchen Regionen auch Vorkommen in natürlichen oder naturnahen Gesellschaften, so dass man sie keinesfalls als rezente Bildungen auf dem anthropogenen Grünland ansehen kann.

Hybridogene Sippen, die morphologisch sehr stark an eine Elternsippe erinnern, zeigen stets auch eine sehr große Ähnlichkeit in ihren ökologischen Ansprüchen. So ordnen sich die Areale vieler Sippen mit hybridogenem Anteil der sect. *Pentaphylleae* Camus um das Areal dieser Sektion, die phylogenetisch isoliert ist und merkwürdigerweise das mit Abstand kleinste Sektionsareal besitzt. So wenig jemand auf die Idee kommt, wegen des kleinen Areales *A. pentaphyllea* L. für eine junge Art zu halten, so wenig dürften die relativ kleinen Areale mancher ihrer hybridogenen Derivate direkt eine Aussage zu ihrem Alter zulassen.

Interessant ist eine Einteilung der *Alchemilla*-Arten nach ihren Arealgrößen. Ohne die Neophyten zählen wir in Mitteleuropa heute 149 Arten. Nach der Arealgröße verteilen sich diese in folgende Gruppen:

Lokalendemiten			
0 – 20 km			28 Arten (19 %)
regional verbreitete Arten			
40 – 60 km			15 Arten (10 %)
75 – 280 km			30 Arten (20 %)
weitverbreitete Arten			
300 – 950 km			32 Arten (21 %)
1000 – 5000 km			44 Arten (30 %)

Die Lokalendemiten stellen danach eine bedeutende Gruppe der Gattung dar. Da überrascht es, dass die durchschnittliche Arealgröße unserer 149 Arten trotzdem ca. 900 km beträgt. Rechnet man die Lokalendemiten heraus, so ergibt sich sogar eine durchschnittliche Arealgröße von ca. 1100 km. Das zeigt, dass eigentlich größere Areale eher die Norm sind. Etwa die Hälfte der Arten ist regional oder lokal verbreitet, die andere Hälfte sind weitverbreitete Arten.

45 Arten haben Areale von 40–280 km Größe, sind also lediglich regional verbreitet. Diese relativ kleinen Areale finden sich nur im unvergletschert gebliebenen Gebiet der Alpen oder wenigstens nahe den Grenzen ehemaliger Vereisung: im Französischen und Savoyer Jura und südlich davon, in den Kalkalpen von Fribourg, im Wallis, einzelne in Graubünden (allerdings meist mit Anschluss an Südalpen-Vorkommen), in den Südalpen und am Ostalpenrand. 5 Arten mit Arealen unter 200 km Größe weichen von diesem Muster ab: *A. alneti* S. E. Fröhner, *A. matreiensis* S. E. Fröhner, *A. norica* S. E. Fröhner, *A. othmari* Buser und *A. saliceti* S. E. Fröhner. Diese Erscheinung wird für *A. alneti* (Verwandtschaftsgruppe von *A. vulgaris* agg.), *A. norica* (Verwandtschaftsgruppe von *A. demissa*) und *A. saliceti* (Verwandtschaftsgruppe von *A. vulgaris* agg.) im Rahmen der zugehörigen Verwandtschaftsgruppen besprochen.

Die ungleiche Verteilung von Lokalendemiten fällt auf. Auf eine Fläche von ca. 16000 Quadratkilometern in den Westalpen verteilen sich 14 Lokalendemiten aus 8 Verwandtschaftsgruppen. Auf ca. 66000 Quadratkilometer in den Ostalpen entfallen 13 Lokalendemiten aus 5 Verwandtschaftsgruppen. Die Westalpen sind für *Alchemilla* ohnehin ein bevorzugtes Gebiet. Hier ist fast jede Verwandtschaft artenreicher als in den Ostalpen. In ihren ökologischen Ansprüchen und chorologischen Eigenheiten unterscheiden sich die Verwandtschaftsgruppen. Ökologische und chorologische Gesichtspunkte im Besonderen werden deshalb jeweils für eine Verwandtschaftsgruppe besprochen.

3.2.2 Ökologische und chorologische Gesichtspunkte innerhalb der Verwandtschaftsgruppen

3.2.2.1 Verwandtschaft von *A. glabra* Neygenfind (sect. *Alchemilla*)

Lokalendemiten:

unbeschriebene Verwandte von *A. aggregata* Buser (Savoyer Jura: Mt. Salève)

unbeschriebene Verwandte von *A. versipila* Buser (Venetianische Alpen)

A. pampaniniana Buser (Venetianische Alpen)

A. longituba S. E. Fröhner (Dachstein)

A. philonotis S. E. Fröhner (Koralpe)

A. antiopata S. E. Fröhner (Steiermark: Hohe Veitsch)

Unberücksichtigt bleibt *A. obtusa* Buser subsp. *trapezialis* Plocek (Lokalendemit im Mährischen Gesenke), die ich noch ungenügend kenne.

Die Verwandtschaft wird hier im weitesten Sinn gefasst. Es handelt sich um Arten, die hybridogen aus sect. *Erectae* S. E. Fröhner und sect. *Ultravulgares* S. E. Fröhner entstanden sind. Sect. *Erectae* umfasst hochwüchsige Arten mit verholzter Grundachse in hochmontanen Lagen. In morphologisch (aber nicht fortpflanzungsbiologisch) ursprünglicher Form finden sie sich heute nur noch von Kaukasus und Iran bis zum südlichen Balkan, eine Art isoliert und lokalendemisch in Südtalien. Sect. *Ultravulgares* enthält mittelgroße Stauden vorwiegend der montanen Stufe. Sie ist von Zentralasien bis zum Atlantik verbreitet. Beide Sektionen haben heute ihre größte Merkmals- und Sippenfülle im Kaukasus. Eventuelle genetische Anteile der sect. *Pentaphylleae* Buser ex Camus sind bei den hierher gerechneten Arten in Einzelfällen noch zu prüfen bzw. auszuschließen. Die Verwandtschaftseinteilung ist hier – wie in vielen anderen Fällen – als vorläufige Orientierung anzusehen.

Die Verwandtschaft enthält in Mitteleuropa 27 Arten (in HEGI 1990 die Arten Nr. 14–49, hier aber ohne die Arten mit stärkeren *Erectae*-Kennzeichen, z. B. mit großen Außenkelchblättern). Sie hat ihren ökologischen Schwerpunkt in Hochstaudenfluren (*Adenostylion alliariae*), in nicht zu trockenen Wiesen (Arrhenatheretea, seltener Mesobromion) und in alpinen Rasengesellschaften (Caricion ferrugineae, selten Salicion herbaceae u. a.). Abgesehen von den Lokalendemiten beträgt die durchschnittliche Arealgröße in der Verwandtschaft 1300 km. 4 Arten mit kleinen Arealen (50–120 km) – nämlich *A. squarrosula* Buser, *A. multidentata* Buser, *A. controversa* Buser und *A. acuminatidentata* Buser – sowie die lokalendemische Verwandte von *A. aggregata* vom Mt. Salève finden sich in den Westalpen am Rand der ehemaligen Maximalvereisung: in Savoyen, in den Kalkalpen von Fribourg und in Unterwallis. 5 Arten sind auf die Ostalpen beschränkt. Darunter sind 2 Lokalendemiten vom Alpen-Südrand: *A. pampaniniana* Buser und die unbeschriebene Verwandte von *A. versipila* Buser und 2 vom Alpen-Ostrand: *A. antiopata* S. E. Fröhner (Steiermark: Hohe Veitsch) und *A. philonotis* S. E. Fröhner (Koralpe). Diese 5 Arten mit ihrem Areal am Rand der Vereisung können mit einiger Wahrscheinlichkeit für älter als die letzte Vereisung gelten. *A. longituba* S. E. Fröhner (Dachstein) hat wie einzelne andere Dachsteinpflanzen nahe Verwandtschaft im Süden der Alpen: Eine als Elternart denkbare Nächstverwandte ist *A. ceroniana* Buser aus den nördlichen Apenninen. Für den Dachstein sind bemerkenswert auch Vorkommen der weit, aber disjunkt verbreiteten Arten *A. semisecta* Buser, *A. aggregata* Buser und *A. racemulosa* Buser sowie nördliche Vorposten der ost-zentralalpischen *A. longana* Buser. Der Dachstein hat auch großen Anteil am Areal der in Oberösterreich und Steiermark endemischen, etwas isolierten *A. anisiaca* Wettstein. So erscheint die *Alchemilla*-Flora des Dachstein als etwas herausragend Besonderes, und auch ein Lokalendemit wie *A. longituba* muss nicht unbedingt als rezent entstanden angesehen werden.

3.2.2.2. Verwandtschaft von *A. vulgaris* agg. (sect. *Alchemilla*)

Lokalendemiten

A. alneti S. E. Fröhner (Hohe Tauern, inzwischen 40 km Arealgröße bekannt)

unbeschriebene Verwandte von *A. heterotricha* Rothmaler (Bergamasker Alpen)

unbeschriebene Verwandte von *A. gaillardiana* Buser (Aostatal: Issime)

A. platygyria S. E. Fröhner (Steiermark: Hohe Veitsch)

A. saliceti S. E. Fröhner (Allgäuer Alpen)

In dieser Verwandtschaft sind ebenfalls Arten zusammengefasst, die genetische Anteile von sect. *Erectae* wie von sect. *Ultravulgares* enthalten, allerdings ist die Gruppe aus Arten zusammengestellt, die stärkere genetische Einflüsse der sect. *Erectae* zeigen, vor allem im Blütenbau (Außenkelchblätter groß, an Endblüten mitunter länger als der Kelchbecher). Die Gruppe gliedert sich in Arten um *A. vulgaris* L. s. str. (meist mit absteigender Stängelbehaarung) und in Arten um *A. firma* Buser (meist mit anliegender Stängelbehaarung). Die ökologischen Ansprüche sind ähnlich wie bei der Verwandtschaft von *A. glabra*, jedoch sind die Arten, die eine stärkere (morphologisch erkennbare) Beeinflussung durch die sect. *Erectae* zeigen, mehr thermophil und kommen mehr im Süden vor.

Von den im Wuchs der sect. *Erectae* nahestehenden Arten ist lediglich eine als Lokalendemit bekannt geworden, die noch unbeschriebene Verwandte von *A. heterotricha* Rothmaler (auch mit *A. xanthochlora* Rothmaler nahe verwandt) aus den Bergamasker Alpen (dort im Jahr 2000 von E. BONA entdeckt). Inzwischen hat sich zufällig ein zweiter Fundort aus alten Herbarbelegen ergeben: in Bosnien (Herbarium SARA). Vermutlich kommt die Pflanze aber auch in den Apenninen vor. Heute kennen wir schon ein Areal von 650 km Länge.

Die durchschnittliche Arealgröße einschließlich der Lokalendemiten beträgt in dieser Gruppe ca. 750 km. Arten mit regionaler bis lokaler Verbreitung (Arealgröße in Klammern) finden sich 5 in den Westalpen: *A. flexicaulis* Buser (150 km), *A. gaillardiana* Buser (75 km), als Lokalendemit die unbeschriebene Verwandte von *A. gaillardiana*, *A. rhododendrophila* Buser (100 km) und *A. sinuata* Buser (150 km) und 6 in den Ostalpen: *A. alneti* S. E. Fröhner, (40 km), *A. othmari* Buser (200 km), der Lokalendemit *A. platygyria* S. E. Fröhner, der Lokalendemit *A. saliceti* S. E. Fröhner, *A. stiriaca* S. E. Fröhner (60 km) und *A. venosula* Buser (90 km). Die meisten dieser kleinen Areale finden sich wenigstens teilweise am Rand der maximalen Vergletscherung der Eiszeit. *A. platygyria* und *A. stiriaca* haben ihre Areale in dem endemitenreichen Gebiet am Ostrand der Alpen. Etwas entfernt von größeren eisfrei gebliebenen Gebieten finden sich die Arten *A. alneti* (Hohe Tauern) und *A. saliceti* (Allgäuer Alpen). Diese beiden Arten zeigen ähnliche ökologische Besonderheiten: Sie kommen auf stark hängigem oder schluchtartigem, quelligem Gelände in der Kontaktzone zwischen kalkreichen und kalkarmen Gesteinen vor, wo sich sehr artenreiche Hochstaudenfluren befinden. Es handelt sich um einen seltenen Standortkomplex, der z. B. auch durch die Anwesenheit vieler *Salix*-Arten (z. B. mit *A. saliceti* am Flexenpass 7 Arten) und besonders vieler *Alchemilla*-Arten (25 am Flexenpass, 16 im Ködnitztal mit *A. alneti*) auffällt. Die *Alchemilla*-Arten dieser Standorte haben – von den Lokalendemiten einmal abgesehen – große Areale (durchschnittlich 2200 km). Sowohl am Flexenpass wie in den Hohen Tauern kommen in der Gesellschaft der genannten Arten 4 weitere, sehr beachtenswerte *Alchemilla*-Arten vor: *A. curtiloba* Buser und *A. semisecta* Buser, die nicht miteinander verwandt sind; sie sind in den Ostalpen sehr selten und weit, aber disjunkt verbreitet; sowie die nahe verwandten Arten *A. compta* Buser und *A. lunaria* S. E. Fröhner, welche hier jeweils vorgeschobene Vorkommen an der Nordgrenze ihres Areales besitzen. Diese Erscheinungen machen es wahrscheinlich, dass auf diesen für *Alchemilla* hochqualifizierten Standorten auch die Möglichkeit der Erhaltung seltener Arten mit ehemals (oder auch heute noch) großem Areal besteht. *A. alneti* in den Hohen Tauern gehört vielleicht nicht zu den Arten, die für eine Nunatakposition geeignet waren. – Vermutlich ist ihr Areal noch nicht einmal vollständig bekannt. Nächstverwandte oder gar identische Pflanzen gibt es in Ungarn.

3.2.2.3. Verwandtschaft von *A. subcrenata* Buser (sect. *Ultravulgares* S. E. Fröhner)

Lokalendemiten

A. eurystoma S. E. Fröhner (Steiermark: Fischbacher Alpen)

A. flaccida Buser (Französischer Jura)

A. maureri S. E. Fröhner (Steiermark: Fischbacher Alpen)

Die sect. *Ultravulgares* (eigenständige Grundsektion, Grünland vorwiegend der montanen Stufe, wegen ihres niedrigen Wuchses kaum eine Rolle in Hochstaudenfluren spielend; vom Himalaja bis zum Atlantik verbreitet, Merkmals- und Sippenreichtum im Kaukasus am größten) enthält nach jetziger Kenntnis in Mitteleuropa nur 7 Arten (nach HEGI 1990 die Arten Nr. 71.-77., aber ohne *A. gaillardiana* Buser, die *Erectae*-Einflüsse zeigt, also in die sect. *Alchemilla* gestellt werden muss). Deren durchschnittliche Arealgröße beträgt einschließlich der Lokalendemiten ca. 1300 km. Lokal oder regional verbreitete Arten gibt es nur am Rand der maximalen eiszeitlichen Vergletscherung, nicht auf ehemals vergletschertem Gebiet. Eine ganze Reihe von regional verbreiteten Arten kommen in den Karpaten und auf dem Balkan vor. In ihre Verwandtschaft gehört die lokalendemische *A. eurystoma* S. E. Fröhner aus den Fischbacher Alpen. *A. maureri* S. E. Fröhner, ebenfalls Lokalendemit in den Fischbacher Alpen, könnte auch in Slowenien verbreitet sein. *A. flaccida* Buser ist von wenigen Punkten im Französischen und Genfer Jura bekannt. In ihrer morphologischen Begrenzung bestehen noch Unklarheiten, weil die von Buser gegebene Originaldiagnose nur einen Frühjahrszustand der Pflanzen berücksichtigt. Deshalb lässt sich über ihr Areal noch nichts Genaues sagen. Weitere Vorkommen in Savoyen sind zu erwarten.

Die Verteilung der wenigen Lokalendemiten macht deren postglaziale Entstehung nicht wahrscheinlich. Da die vom Menschen geschaffenen weiten Grünlandflächen von der subalpinen Stufe bis ins Flachland ökologisch sehr gut den Ansprüchen dieser Sektion entsprechen und *A. subcrenata* selbst, aber auch etliche ihrer Nächstverwandten von den Alpen bis ins Flachland häufig vorkommen, sollte man bei der Annahme einer postglazialen oder gar rezenten Sippenbildung doch viele oder wenigstens einige Endemiten in diesem rein anthropogenen Grünlandbereich erwarten, wie es vergleichsweise bei *Taraxacum* der Fall ist. Stattdessen finden sich die Lokalendemiten in Gebieten, wo sich Reliktvorkommen konzentrieren.

3.2.2.4. Verwandtschaft von *A. demissa* Buser (sect. *Coriaceae* S. E. Fröhner)

Lokalendemiten

A. curta S. E. Fröhner (Niedere Tauern)

unbeschriebene Sippe von *A. decumbens* Buser mit kahlen Blattstielen (Hohe Tauern)

A. fissimima Buser (Walliser und Penninische Alpen)

A. fissa Günth. et Schumm. var. *suppartita* Buser (Walliser Alpen)

A. galkinae S. E. Fröhner (Berner Alpen, jetzt auch am St. Gotthard entdeckt, Herb. S. E. Fröhner n. 6941)

unbeschriebene Verwandte von *A. demissa* Buser (Hohe Tauern)

Nach heutiger Kenntnis sehe ich die Arten um *A. demissa* Buser als hybridogen entstanden an, und zwar aus sect. *Erectae*, sect. *Ultravulgares* und sect. *Pentaphylleae*. Hier einbezogen werden die verwandten Arten *A. fissa* Günth. et Schumm. (sect. *Calycinae* Buser, ohne *Ultravulgares*-Einfluss) und *A. decumbens* Buser (sect. *Decumbentes* S. E. Fröhner, ohne *Erectae*-Einfluss), weil sie für den Vergleich wichtig sind. Sie ähneln in ihren ökologischen Ansprüchen den anderen Arten um *A. demissa* sehr.

Die hierher gehörenden Arten haben ohne die Lokalendemiten eine durchschnittliche Arealgröße von ca. 540 km, das ist etwa die Hälfte der Größe bei den nahverwandten Arten um *A. glabra*. Morphologisch, anatomisch und ökologisch zeigen die Arten der *demissa*-Verwandtschaft eine große Nähe zu der monotypischen sect. *Pentaphylleae* Buser ex Camus. Diese Sektion besiedelt das kleinste Sektionsareal

(850 km), aber niemand kommt deswegen auf die Idee, die Sektion für jung anzusehen. Ebenso kann es sein, dass hybridogene Derivate dieser Sektion (und als solche sehe ich die Verwandten von *A. demissa* an) wegen ihrer engen ökologischen Ansprüche nur kleine Areale erwerben konnten. Sehr interessant ist es, dass auch aus ganz anderen Verwandtschaften die Arten, die jeweils die stärksten Anteile am Komplex der morphologischen und ökologischen Merkmale von sect. *Pentaphylleae* haben, sehr kleinräumig verbreitet sind: Beispiele sind *A. helvetica* Brügger aus der fernerer Verwandtschaft von sect. *Pubescentes* Buser sowie einige Arten aus der noch zu besprechenden sect. *Glaciales* S. E. Fröhner. Dass es einzelne Sippen mit starkem Anteil am morphologischen, anatomischen und ökologischen Merkmalskomplex der sect. *Pentaphylleae* zu großen Arealen (*A. fissa* Günth. et Schumm. 1800 km, *A. decumbens* Buser 700 km) gebracht haben, muss dieser Deutung nicht widersprechen.

Taxa in den Westalpen										Standort	Taxa in den Ostalpen					
<i>dec</i>	<i>dem</i>	<i>fissa</i>	<i>fri</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	-	<i>fsp</i>	<i>sem</i>	Alpiner Feinschutt	<i>dec</i>	-	<i>fissa</i>	-	-	<i>lgn</i>	-
<i>dec</i>	<i>dem</i>	<i>fissa</i>	<i>fri</i>	-	-	-	-	-	Alpine Nardeten	<i>dec</i>	-	<i>fissa</i>	-	-	<i>lgn</i>	-
<i>dec</i>	<i>dem</i>	<i>fissa</i>	<i>fri</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	-	<i>fsp</i>	<i>sem</i>	Schneeböden	<i>dec</i>	-	<i>fissa</i>	-	-	<i>lgn</i>	<i>sem</i>
<i>dec</i>	<i>dem</i>	<i>fissa</i>	<i>fri</i>	-	<i>g</i>	<i>lsc</i>	-	-	Alpine Sümpfe	<i>dec</i>	-	<i>fissa</i>	<i>dg</i>	<i>le</i>	<i>lgn</i>	-
<i>dec</i>	<i>dem</i>	<i>fissa</i>	<i>fri</i>	-	<i>g</i>	<i>lsc</i>	-	-	Weichwasser-Rieselfluren	<i>dec</i>	-	<i>fissa</i>	-	<i>nor</i>	<i>lgn</i>	-
<i>dec</i>	<i>dem</i>	-	-	-	-	-	-	-	Hochmontane Sümpfe	<i>dec</i>	-	-	-	<i>c</i>	-	-
<i>dec</i>	<i>dem</i>	-	<i>fri</i>	-	-	-	-	<i>sem</i>	Feuchter Nadelwald	<i>dec</i>	<i>dem</i>	-	-	-	<i>lgn</i>	<i>sem</i>
<i>dec</i>	-	<i>fissa</i>	<i>fri</i>	-	-	-	-	<i>sem</i>	Bergweiden	<i>dec</i>	-	<i>fissa</i>	-	-	-	-
<i>dec</i>	-	<i>fissa</i>	<i>fri</i>	-	-	<i>lsc</i>	-	-	Hochstaudenfluren	<i>dec</i>	-	<i>fissa</i>	-	-	-	-

Tabelle 1: Vorkommen der Verwandten von *Alchemilla demissa* im Vergleich zwischen Westalpen und Ostalpen. Namen der Taxa: *c* = *A. curta* S. E. Fröhner, *dec* = *Alchemilla decumbens* Buser, *dem* = *A. demissa* Buser, *dg* = unbeschriebene Verwandte von *A. decumbens* mit kahlen Stielen und Stängeln, *f* = *A. fissimima* Buser, *fissa* = *A. fissa* Günth. et Schumm., *fsp* = *A. fissa* var. *suppartita* Buser, *fri* = *A. frigans* Buser, *g* = *A. galkinae* S. E. Fröhner, *le* = unbeschriebene Verwandte von *A. demissa*, *lgn* = *A. longana* Buser, *lsc* = *A. longiuscula* Buser, *n* = *A. norica* S. E. Fröhner, *sem* = *A. semisecta* Buser.

Auf den ersten Anschein hat die *demissa*-Gruppe in den Westalpen weitverbreitete und euryöke Arten und in den Ostalpen stenöke Lokalendemiten (womöglich rezente Bildungen, die sich noch nicht ausgebreitet oder nicht bewährt haben?). So einfach ist die Sachlage aber nicht: Die in den Westalpen weitverbreitet und euryök erscheinenden Arten *A. demissa* Buser und *A. semisecta* Buser kommen in den Ostalpen – wie ihre Verwandten – auch nur sehr lokal und an wenigen Standorten vor. Die Vorkommen erwecken einen relikitären Eindruck. Bei *A. semisecta* machen die Fundpunkte (Arlberggebiet, Dachstein, Hohe Tauern vom Großvenediger bis zum Großglockner) eine postglaziale Ausbreitung von eiszeitlichen Nunatak-Standorten aus denkbar, welche es in der Ferwallgruppe und am Ankogel (vielleicht auch noch anderswo) gab. Das im Jahr 1998 überraschend entdeckte einzige ostalpine Vorkommen von *A. demissa* in der Nadelwaldregion des Hochobir in Kärnten (Herbarium S. E. Fröhner n. 7608) macht ebenfalls eher einen relikitären Eindruck als den eines plötzlichen Vorstoßes von den 400 km entfernten nächsten östlichen Vorposten aus. Auch die Vorkommen von *A. curta* S. E. Fröhner (*c*), der unbeschriebenen Verwandten von *A. demissa* (*le*), der Sippe von *A. decumbens* mit kahlen Blattstielen (*dg*) sowie *A. philonotis* S. E. Fröhner (Verwandtschaftsgruppe von *A. glabra*) können in ein ähnliches Verbreitungsmuster gehören und Überbleibsel größerer späteiszeitlicher Areale sein. In ihren Arealen vergleichbar verhalten sich die ökologisch sehr ähnlich orientierten Arten *Carex foetida* All. (Seetaler Alpen, Niedere Tauern, Südtirol) und *Alchemilla cataractarum* S. E. Fröhner (Seetaler Alpen, Südtirol), die in den Westalpen (*Carex foetida*) oder in den Pyrenäen (*Carex foetida* und *Alchemilla cataractarum*) weitverbreitet und mitunter häufig sind. Eine rezente Entstehung lässt sich vom Areal her

bei den Lokalendemiten *A. curta* (c), *A. philonotis* (Verwandtschaftsgruppe von *A. glabra*), der kahlstieligen *A. decumbens* (dg) und der unbeschriebenen Verwandten von *A. demissa* (le) nicht ausschließen, aber auch nicht zwingend annehmen. Bei der geringen morphologischen und ökologischen Verschiedenheit in diesen Verwandtschaftsgruppen ist rein theoretisch auch eine Bildung dieser Sippen aus irgendwelchen Kreuzungen heutiger Sippen untereinander vorstellbar. Aber es gibt noch keine einzige Beobachtung einer solchen rezenten Bastardierung, auch nicht bei jahrzehntelanger Kultivierung von 200 Arten auf engstem Raum.

3.2.2.5. Sect. *Alpinae* Buser

Lokalendemit:

A. argentidens Buser (Unterwallis: Granitalpen von Salvan)

Unberücksichtigt bleibt *A. brachetiana* Buser vom Mt. Aurouze (Hautes-Alpes)

Die sect. *Alpinae* wird als eigenständige Grundsektion angesehen. In Mitteleuropa gibt es bei der sect. *Alpinae* kleine Areale vor allem in der ser. *Hoppeanae* Buser ex Rothmaler, welche lauter kalkholde Arten umfasst: *A. buseri* Maillefer (100 km), *A. atrovirens* Buser (100 km), *A. chirophylla* Buser (120 km), eine noch unbeschriebene Verwandte von *A. alpigena* Buser aus den Karnischen und Julischen Alpen (120 km), *A. leptoclada* Buser (150 km), *A. conjuncta* Babington em. Buser (150 km), *A. flavovirens* Buser (250 km), und *A. amphisericea* Buser (280 km). Die durchschnittliche Arealgröße beträgt bei dieser Serie 275 km. Eigenartigerweise sind aber gerade in dieser ser. *Hoppeanae* mit ihren vielen mehr regional verbreiteten Arten keine Lokalendemiten nachgewiesen! Die Art mit dem kleinsten Areal, *A. buseri* Maillefer, kommt nur im klimabegünstigten Teil der Alpen vor, in unvergletschert gebliebenen Gebieten oder in deren unmittelbarer Nähe. Sie ist wahrscheinlich ein Warmzeitrelikt. Außerhalb von Mitteleuropa hat die ser. *Hoppeanae* aber zahlreiche Lokalendemiten an der Südwestgrenze ihres Areals, in den Gebirgen der Iberischen Halbinsel (Fröhner 1998b), wo auch bei amphimiktischen Gattungen zahlreiche Endemiten vorhanden sind. In der kieselhalden ser. *Saxatiles* Buser ex Rothmaler gibt es vor allem große und häufig disjunkte Areale (durchschnittlich 1400 km): *A. saxetana* Buser (850 km, Vorkommen auch in der Flora Iberica), *A. lucida* Buser (860 km), *A. transiens* (Buser) Buser (1500 km), *A. saxatilis* Buser (2500 km) und *A. alpina* L. s. str. (4500 km). Arten mit lediglich regionaler Verbreitung sind nur 2 aus Zentralspanien: *A. serratisaxatilis* S. E. Fröhner (25 km) und *A. crenulata* S. E. Fröhner (75 km) sowie die vielleicht lokalendemische, altertümlich anmutende *A. grenieri* Guillot im französischen Massif Central bekannt. Die kleinen Areale von *A. opaca* Buser (regional verbreitet in den mittleren Zentralalpen, 120 km Arealgröße) und *A. argentidens* Buser (Lokalendemit in Unterwallis: Granitalpen von Salvan) sind für ser. *Saxatiles* in Mitteleuropa beachtliche Ausnahmen. Bevor man allerdings eine rezente Entstehung (vielleicht gar durch Mutation) annimmt, sollte nach diesen Arten erst einmal gründlich gesucht werden. *A. opaca* wurde auch zunächst als Endemit des Engadin angesehen. Sie ist aber 1999 in den Südalpen (Judikarien, Publikation durch MARTINI in Vorbereitung) entdeckt worden. Und auch *A. argentidens* könnte weiter verbreitet sein (siehe FRÖHNER 1990: 224).

Die sect. *Alpinae* besitzt diejenigen Arten, die am merkmalsärmsten und somit am schwierigsten zu bestimmen sind (vor allem im Hinblick auf oft gesammelte viel zu kleine oder viel zu wenig entfaltete, zudem verfärbte Pflanzen). Da überrascht es sehr, dass gerade in dieser Gruppe fast gar keine sehr kleinen Areale, also auch kaum Lokalendemiten vorhanden sind. Aus der Verwandtschaft von *A. transiens* (Buser) Buser hat Buser allerdings ein paar Lokalendemiten beschrieben: *A. brachyclada* Buser, *A. obovalis* Buser und *A. subtruncata* Buser: Nach dem heutigen Kenntnisstand erscheinen mir diese Pflanzen aber als Modifikationen der vielgestaltigen *A. transiens*.

3.2.2.6. Sect. *Glaciales* S. E. Fröhner

Lokalendemiten:

A. amphibola Buser (Montblanc)

A. cuneata Buser (Aostatal: St. Marcel)

A. pentaphylloides Buser (Berner Alpen: Gemmialp)

A. vaccariana Buser (Aostatal: Val di Gressoney)

Diese Verwandtschaft wird als hybridogen aus sect. *Alpinae* und sect. *Pentaphylleae* angesehen. Hierher gehören die 15 Arten Nr. 103-118 in HEGI 1990 (aber ohne 117. *A. opaca*, Buser, die nach gründlicheren Beobachtungen keine sicheren Hinweise auf genetische *Pentaphylleae*-Beteiligung gibt). Die morphologisch und ökologisch zwischen beiden Eltern-Grundsektionen intermediären Arten *A. cuneata* Buser, *A. sabauda* Buser (außerhalb des Gebietes: Maurienne; hier unberücksichtigt) und *A. trullata* Buser sowie die stark an *A. pentaphyllea* L. angenäherten (vermutlichen Rückkreuzungen mit sect. *Pentaphylleae*) *A. gemmia* Buser und *A. pentaphylloides* Buser haben die kleinsten Areale der Verwandtschaft. Man hat sie deshalb häufig als rezent entstandene Sippen verstanden, oft sogar als rezente Primärbastarde (ROTHMALER 1962: 225). (Die Problematik der rezenten Entstehung soll im Folgenden allgemein besprochen werden, aber erst im Zusammenhang mit den von STRASBURGER (1905) mitgeteilten Beobachtungen von Befruchtungsvorgängen.)

Zur Einschätzung des Alters dieser Sippen muss man einige Einzelheiten beachten: Diejenigen *Glaciales*-Sippen, die morphologisch und anatomisch der sect. *Pentaphylleae* nahe stehen, enthalten kleine, schwächliche und sehr wenig konkurrenzfähige Pflanzen: *A. pentaphylloides* Buser, *A. gemmia* Buser, *A. sabauda* Buser und *A. cuneata* Buser. *A. pentaphylloides* Buser, *A. gemmia* Buser und *A. trullata* Buser finden sich im Grenzbereich zwischen Kalk- und Silikat-Schneebodengesellschaften: *Salicetum retuso-reticulatae* (Verband *Arabidion coeruleae*) / *Salicetum herbaceae* (Verband *Salicion herbaceae*). Bei *A. sabauda* und *A. cuneata* sind die Standortverhältnisse noch unbekannt. Es ist zu vermuten, dass es sich um offene, grusige Silikat-Schneebodengesellschaften handelt. Die geringe Verbreitung dieser 4 sehr empfindlichen Sippen hängt vermutlich mit ihren sehr speziellen Standortansprüchen zusammen und muss kein Beweis für eine erst jetzt geschehene Hybridisierung sein. Eine gemeinsame Hybridisierungswelle, die etwa alle diese Sippen als (erstarrte) Nothomorphen hervorgebracht hätte, ist schon vorstellbar. Aber eine rezente Hybridisierung ist aus folgenden vier Gründen nicht die einzige mögliche Erklärung: Erstens begegnen sich *A. pentaphyllea* und Arten der sect. *Alpinae* oder sect. *Glaciales* (für Rückkreuzungen) sehr oft und an zahlreichen Orten, ohne dass man dort Hybriden findet. Freilich ist die Erfassung der intermediären Sippen noch lange nicht abgeschlossen. Bei einem einzigen Besuch am Col de la Madeleine (Savoie/Hautes-Alpes) fand ich allein zwei solcher Sippen, beide unbekannt (Herbarium S. E. Fröhner n. 7577 und 7579). Zweitens haben auch die konkurrenzschwachen Arten *A. gemmia* und *A. trullata* immerhin eine regionale Verbreitung (50 km) erreicht, haben also schon eine gewisse Geschichte. Drittens bietet die Gemmialp mit ihren 50 *Alchemilla*-Arten auf 2 Quadratkilometern (höchste Artenkonzentration auf engem Raum in Europa!) offenbar eine seltene Kombination von günstigen ökologischen und florensgeschichtlichen Voraussetzungen. Man kann diese Region auch als besondere Erhaltungsregion verstehen. Viertens muss man bei sect. *Glaciales* auf alle Fälle auch an länger zurückliegende hybridogene Sippenbildung denken, denn die Merkmalskomplexe der Grundsektionen *Alpinae* und *Pentaphylleae* finden sich so stufenförmig verteilt, dass man an Rückkreuzungen denken muss. Dabei haben einige dieser vermutlichen Rückkreuzungen so große Areale erreicht, dass man wieder den Zeitpunkt auch dieser Rückkreuzungen nur in länger zurückliegender Zeit annehmen kann. Das soll am Beispiel einiger auf der Gemmialp in den Berner Alpen nebeneinander wachsender Arten aus der Verwandtschaft der kalkholden ser. *Hoppeanae* gezeigt werden. Die Arten werden nach abnehmender Stärke des morphologischen Anteiles am Merkmalskomplex der sect. *Pentaphylleae* abgeordnet, und ihre Arealgröße wird jeweils angegeben:

Sect. *Pentaphylleae*

A. pentaphyllea L. 850 km

Sect. *Glaciales*

A. pentaphylloides Buser Lokalendemit

A. gemmia Buser 50 km

A. trullata Buser 50 km

A. glacialis Buser 230 km

A. pallens Buser 1900 km

A. nitida Buser 650 km

A. petiolulans Buser 200 km

Sect. *Alpinae*

A. alpigena Buser 1000 km

(Anmerkung: Die Beteiligung am Merkmalskomplex der sect. *Pentaphylleae* ist für die Arten *A. nitida* und *A. petiolulans* noch unsicher: tiefe Blattzählung, stielartige Verschmälerung der Blättchenbasis, teilweise fußförmige Gestaltung der Blattspreiten, z. T. geringere Behaarungsdichte und mehr abstehende Haare).

Auch in der Reihe der hybridogenen Arten aus der Verwandtschaft der kieselholden *Alpinae* gibt es Rückkreuzungen von *Glaciales*-Intermediärsippen mit *Alpinae*: *A. subsericea* Reuter hat ein Areal von 450 km erreicht – das ist fast deckungsgleich mit dem alpinen Teilareal der sect. *Pentaphylleae*. (*A. subsericea* fehlt auf der Iberischen Halbinsel). Die morphologisch gleich zu bewertende Art *A. vaccariana* Buser ist dagegen Lokalendemit. Annehmbare Primärhybriden zwischen den kieselholden *Saxatiles* und sect. *Pentaphylleae* könnten nach morphologischen und ökologischen Maßstäben *A. cuneata* Buser und *A. sabauda* Buser sein, aber das ist noch unsicher.

So zeigt sich bei *Glaciales*-Arten unter Beeinflussung von beiden Serien der sect. *Alpinae*, der kalkholden ser. *Hoppeanae* und der kieselholden ser. *Saxatiles*, dass intermediäre Bildungen (also womöglich Primärbastarde) selten und gering verbreitet sind, Rückkreuzungen mit sect. *Alpinae* aber eine weite Verbreitung erreichen konnten, Rückkreuzungen mit sect. *Pentaphylleae* dagegen sehr wenig konkurrenzfähige Sippen erzeugt haben. Daraus ergibt sich, dass für die stattgefundene Rückkreuzung der weitverbreiteten *Glaciales*-Arten *A. glacialis* Buser, *A. pallens* Buser und *A. subsericea* Reuter doch Primärhybriden schon in lange zurückliegende Zeit vorhanden gewesen sein müssen. Wenn wir heute auch ungefähr intermediäre Sippen finden (*A. cuneata*, *A. sabauda*), muss erst noch untersucht werden, ob es sich um wirkliche rezente Neubildungen handelt oder um erstarrte Produkte eines früheren Hybridisierungsgeschehens. Die Beschränkung der fraglichen Sippen auf klimabegünstigte Teile der Alpen am Rand der maximalen Vereisung (Savoyen, Aostatal) oder auf andere denkbare „Überwinterungsgebiete“ (Gemmialp; die genannten Arten sind als Nunatakpflanzen geeignet) legt eine Deutung als Relikte nahe.

3.2.2.7. Verwandtschaft von *A. splendens* agg. (im weitesten Sinne, sect. *Splendentes* S. E. Fröhner und einige Verwandte)

Lokalendemiten

A. gingolphiana S. E. Fröhner (Unterwallis: St. Gingolph)

A. paicheana (Buser) Rothmaler (Unterwallis: Dents du Midi)

unbeschriebene Verwandte von *A. splendens* Christ ex Gremlí (Gruyère)

unbeschriebene Verwandte von *A. kernerii* Rothmaler (Südtirol, Karwendelgebirge, während der Bearbeitung Areal von 170 km Länge bekannt geworden)

A. kernerii Rothmaler (Zillertaler Alpen)

A. carniolica (Paulin) Fritsch (Julische Alpen, jetzt auch im Karwendelgebirge bekannt)

Nicht berücksichtigt ist die Allgäuer Sippe von *A. splendens* Christ ex Gremli mit oberseits glänzend dunkelgrünen Blattspreiten und breiten Lappen. Über ihre Unterschiede vermag ich mir noch kein genaues Bild zu machen.

Die Verwandtschaft von *A. splendens* agg. enthält Pflanzen, die habituell an zumeist kleinerwüchsige Arten der sect. *Alchemilla* oder sect. *Ultravulgares* erinnern, aber durch silberseidige Behaarung der Stängel und der Blattspreitenunterseite – im Gegensatz zur meist kahlen Oberseite –, durch dünne, verholzte Grundachsen sowie durch oft scheinährig aufgereichte Partialfloreszenzen mit häufig seidig behaarten Blüten, mitunter auch durch die Nebenblattgestaltung Anteile am Merkmalskomplex der sect. *Alpinae* zeigen. Durch große Außenkelchblätter zeigt sich der Einfluss der sect. *Erectae*. Arten ohne *Erectae*-Einfluss sollen zur sect. *Pubescentes* gerechnet werden (Merkmalskomplexe der sect. *Ultravulgares* und der sect. *Alpinae*, Typus *A. hybrida* (L.) L., Syn.: *A. lapeyrousii* Buser). Genetischen Einfluss der sect. *Pentaphylleae* habe ich früher für die Arten mit kleinem Wuchs und geringer Anzahl von relativ großen Blattzähnen angenommen (*A. flabellata* Buser, *A. acutata* Buser, *A. matreiensis* S. E. Fröhner, *A. carniolica* (Paulin) Fritsch, *A. kernerii* Rothmaler). Die Berechtigung dieser Annahme muss aber überprüft werden. Hier werden die fraglichen Arten (*A. carniolica*, *A. kernerii* und die unbeschriebene Verwandte von *A. kernerii* aus den Südalpen und dem Karwendelgebirge) in die Betrachtung der *Splendentes* mit eingeschlossen.

Die Arten der Verwandtschaft von *A. splendens* agg. haben alle kleine Areale: Außer den drei Lokalendemiten *A. paicheana*, *A. gingolphiana* und *A. kernerii* werden hierher gerechnet *A. splendens* Christ ex Gremli s. str. (Areal 280 km), *A. jaquetiana* Buser (220 km), *A. infravallesia* (200 km), *A. carniolica* (240 km) und die unbeschriebene Verwandte von *A. kernerii* (170 km).

Die sect. *Erectae* (die eine Elternfraktion der *Splendentes*) war vermutlich vor der letzten Kaltzeit oder in Interglazialen bis nach Südwesteuropa reichlich verbreitet. Heute gibt es im westlichen Europa keine Glieder dieser Sektion mehr (heute westlichster Vorposten die relictäre und lokalendemische *A. austroitalica* Brullo et Scelsi et Spampinato in Süditalien). Es existieren in Mittel-, Süd- und Westeuropa aber zahlreiche Arten mit höchstwahrscheinlich hybridogenen Anteilen am Merkmalskomplex der sect. *Erectae*. Die zweite Elternfraktion, sect. *Ultravulgares*, ist heute in Mitteleuropa überall mit sehr wenigen Arten vertreten, zeigt aber auch in sehr vielen Arten Merkmalsanteile. Die dritte beteiligte Elternfraktion ist sect. *Alpinae*, deren Merkmale (vor allem in der Behaarung) die *Splendentes* bekannt gemacht haben. Das Areal der *Splendentes* wird vom Areal der sect. *Alpinae* eingeschlossen. Die ökologischen Ansprüche der *Splendentes* s. l. sind – ähnlich wie bei sect. *Alpinae* – subalpine Felsspalten, Feinschutt und steinige oder flachgründige Magerrasen. Entsprechend sect. *Alpinae*, die sich in eine kalkholde (ser. *Hoppeanae* Rothmaler) und eine kieselholde (ser. *Saxatiles* Rothmaler) Serie gliedert, sind die *Splendentes* kieselhold (*A. kernerii*) oder kalkhold (die übrigen Arten). Die Areale der weiter verbreiteten Arten liegen im klimabegünstigten Teil der Schweizer Alpen zum Teil in unmittelbarer Nähe von stets unvergletschert gebliebenen Gebieten in Jura, Freiburger Kalkalpen oder Unterwallis (*A. splendens* Christ ex Gremli s. str., *A. infravallesia* (Buser) Rothmaler, *A. schmidelyana* Buser, *A. jaquetiana* Buser) und in den Südalpen [*A. carniolica* (Paulin) Fritsch und die unbeschriebene Verwandte von *A. kernerii*]. Lokalendemiten gibt es in Unterwallis (*A. paicheana* (Buser) Rothmaler, *A. gingolphiana* S. E. Fröhner) und in den Freiburger Kalkalpen (unbeschriebene Verwandte von *A. splendens*). Für diese ist eine nicht rezente Entstehung ebenso denkbar wie für die weiter verbreiteten Arten. Ungewöhnlich ist *A. kernerii* Rothmaler als Lokalendemit in den sonst endemitenlosen Zillertaler Alpen und nicht in der Nähe unvereister Gebiete. Ob *A. kernerii* (Zwergstrauchheiden und Magerrasen in 1400-1900 m Höhe) als Nunatakpflanze in Frage kommt, ist zu bezweifeln. Wollte man eine rezente Bildung annehmen, so kämen als Eltern nur in Betracht *A. incisa* Buser (Verwandte von *A. vulgaris* L. s. str., welche allerdings Anteil am Merkmalskomplex der sect. *Pentaphylleae* hat) und *A. alpina* L. s. str. Diese beiden Arten schließen sich in Tirol sonst gegenseitig ungefähr aus, weil *A. incisa* mehr basiphil ist als *A. alpina* (POLATSCHEK 2000). Aber gerade in der Nähe des Vorkommens von *A. kernerii* treffen sich die Verbreitungsgebiete von *A. alpina* und *A. incisa*. Damit ist aber eine Entstehung aus diesen beiden noch keineswegs zwingend anzunehmen, ebenso wenig wie ein Zeitpunkt für die Entstehung daraus abzuleiten ist. Man kann nicht ausschließen, dass *A. kernerii* ebenso wie ihre noch unbeschriebene Verwandte und *A. carniolica* eigentlich in den Südalpen beheimatet und von dort (womöglich postglazial) in die Zentralalpen und Nördlichen Kalkalpen eingewandert ist. Die unbeschriebene Verwandte von *A. kernerii* hat ein kleines, aber reichhaltiges Verbreitungsgebiet in Südtirol und in den

Bergamasker Alpen und ist bezeichnenderweise in den Nördlichen Kalkalpen unweit Innsbruck gefunden worden (siehe FRÖHNER 1990: 193). Und *A. carniolica*, lange Zeit als Endemit der Julischen Alpen angesehen, wurde 1999 von R. URBAN überraschend im Karwendelgebirge (MTB 8533) entdeckt, 240 km von ihrem nächsten bekannten Vorkommen entfernt. Was für diese beiden Arten gilt (Besiedelung von den Südalpen aus, aber heute in den nördlichen Alpen nur disjunkte Verbreitung bzw. versprengte Vorposten oder Relikte), das könnte bei der nahe verwandten *A. kernerii* ebenso zutreffen, nur dass in ihrem Fall südalpische Vorkommen noch nicht gefunden oder bereits ausgestorben wären. Wollte man eine Entstehung von *A. kernerii* in den Südalpen annehmen, kämen für ihre Bildung noch mehr Elternarten in Betracht.

Will man für die lokalendemischen Arten der *Splendentes*-Verwandtschaft eine rezente Entstehung annehmen, sie etwa gar als einen Nothomorphenschwarm verstehen, so müssen aber ihre Eltern noch ermittelt werden. Auf Seite der sect. *Alpinae* kämen 9 rezente Arten für die kalkholde ser. *Hoppeanae* und 4 Arten für die kieselholde ser. *Saxatiles* in Frage. Rein theoretisch betrachtet, können die kleinen Unterschiede der *Splendentes*-Arten unter sich auf Einkreuzung von verschiedenen *Alpinae*-Eltern beruhen. In diesem Fall dürften wir nicht von Nothomorphenbildung sprechen. Auf der Seite der genetisch beteiligten *Erectae* fehlen uns rezente Eltern. Will man die vorhandenen Nächstverwandten, sect. *Calycinae* Buser ex Camus (*A. fissa* Günth. et Schumm., *A. gracillima* Rothmaler) und ihre Derivate um *A. firma* Buser und *A. incisa* Buser als Eltern prüfen, so kommen dafür 7 Arten in Betracht. Bei einigen von diesen kommt dabei aber noch der Merkmalskomplex der sect. *Ultravulgares* ins Spiel, bei anderen der von sect. *Pentaphylleae*.

3.2.2.8. Sect. *Plicatae* S. E. Fröhner

Lokalendemit:

A. niphogeton Buser (Venetianische Alpen)

A. niphogeton ist mangels Material noch unzureichend untersucht. Bisher scheint sie Merkmalsanteile an den sect. *Ultravulgares*, sect. *Alpinae* und sect. *Pentaphylleae* zu haben. Es ist nicht auszuschließen, dass es sich aber überhaupt um eine überreich behaarte Variante von *A. decumbens* Buser handelt (sect. *Decumbentes* S. E. Fröhner, Merkmalskomplexe *Ultravulgares* und *Pentaphylleae*). Ihr Vorkommen in den Südalpen macht einen relikttärenden Eindruck, zumal *A. pentaphyllea* L. dort heute fehlt. Als nächstverwandt erscheint die in den Alpen und Karpaten verbreitete, aber auch Nordeuropa erreichende *A. plicata* Buser.

3.2.2.9. Arten unklarer Verwandtschaft

Lokalendemit:

A. westermaieri Jaquet (Freiburger Kalkalpen)

Diese Art vermag ich in ihrer Verwandtschaft gegenwärtig überhaupt nicht zu deuten. Ganz sicher erscheint nur der Merkmalskomplex der sect. *Ultravulgares* (Ähnlichkeit mit *A. heteropoda* Buser). Von ihr liegt nur äußerst wenig Material vor, und die Nachsuche am (ungenau definierten) locus classicus blieb 1990 ohne Erfolg. Womöglich ist die Art durch Bebauung oder Überweidung bzw. Überdüngung erloschen. Das Vorkommen in den Freiburger Kalkalpen macht aber eine relikttärende Natur dieser Art wahrscheinlicher als eine rezente Entstehung.

3.3 Gesichtspunkte aus Karyologie und Fortpflanzungsbiologie

Mag die Beurteilung der Lokalendemiten hinsichtlich ihres Alters allein aus morphologischen, ökologischen und chorologischen Gesichtspunkten nicht besonders überzeugend wirken, so sind wir bei der Betrachtung von Gesichtspunkten aus der Fortpflanzungsbiologie erst recht auf Analogieschlüsse und Vermutungen angewiesen. Keiner der hier besprochenen Endemiten ist nämlich bisher karyo-

logisch oder fortpflanzungsbiologisch untersucht worden. Die karyologische und embryologische Untersuchung etlicher weitverbreiteter Arten durch STRASBURGER (1905) hat immerhin den negativen Befund ergeben, dass wir uns eine rezente Hybridisierung unserer durchweg hochpolyploiden und totalapomiktischen Arten kaum vorstellen können. Die wenigen untersuchten Arten haben meist ein 12-, 14- oder 16-faches der Chromosomengrundzahl; selten tritt der nur 8-fache Satz auf. Das erschwert eine Hybridisierung erheblich. Vielleicht findet eine solche aber unter ganz extrem seltenen Ausnahmbedingungen doch manchmal statt, deren Parameter wir noch nicht kennen? Aber auch das ist sehr unwahrscheinlich: Nach STRASBURGER (1905) und IZMAILOW (1981) entsteht nämlich bei den untersuchten mitteleuropäischen *Alchemilla*-Arten der Embryo stets ohne Reduktionsteilung, und zwar aus der diploiden Eizelle oder aus Synergiden. Diese Vorgänge beginnen oft schon im Knospenstadium, und sie schließen eine Befruchtung oder Kreuzung völlig aus. Die häufig stark bewertete Frage, ob und wie viel keimfähiger Pollen vorhanden ist, verliert damit ganz an Bedeutung. Analog zu *Rosa*, *Rubus*, *Potentilla* und anderen Gattungen der *Rosaceae* besitzt die Deutung der Intermediärsippen als hybridogene Bildungen trotzdem hohe Wahrscheinlichkeit. Hybridisierung kann man für *Alchemilla* ohne Schwierigkeit in vergangenen Zeitaltern annehmen. Dass solche Hybridisierungsvorgänge durch steigende Ploidiestufen und immer mehr zunehmende Apomixis allmählich zu einem gewissen Abschluss gefunden haben, bereitet auch keine logischen Probleme. Es bleiben aber Fragen: Hat Hybridisierung allein die Artenfülle hervorgebracht? Erlauben vielleicht uns noch unbekannte, extrem seltene Ausnahmbedingungen auch rezente Hybridisierung? Können nach Abschluss der Hybridisierung Mutationen solche Veränderungen hervorrufen, dass wir neue Sippen erkennen? Für diese Fragen sei noch einmal betont, dass die geobotanischen Gesichtspunkte bei den bekannten Lokalendemiten die Annahme rezenter Entstehung von morphologisch ohne weiteres erkennbaren Sippen nicht besonders nahe legen. Für unseren Zusammenhang ist allerdings der Zeitpunkt eines Aufhörens von erkennbarer Sippenbildung von großem Interesse. Wenn wir für kleinsträumig verbreitete Sippen andere Arten am Ort finden, die aus morphologischer Sicht als Eltern in Frage kommen, dann besagt das also nicht viel. Es besteht auch keine zwingende Notwendigkeit zur Annahme einer rezenten Bildung in den Fällen der *demissa*-Verwandtschaft, wo wir etliche kleinsträumig verbreitete, mehr oder weniger vikariierende Sippen in den Ostalpen haben, oder bei der *splendens*-Verwandtschaft, wo etliche kleinräumig verbreitete Nahverwandte in den Westalpen (wie auch in Spanien) existieren.

Eine molekulargenetische Untersuchung für unsere Sippen steht noch aus; vielleicht genügen sogar die heutigen Methoden noch nicht für unsere Gattung. Das heißt, wir können vorläufig zum Alter der endemischen Sippen auf Auskünfte der Molekulargenetik nur gespannt warten. Wir sollten aber die vielen Ungewissheiten bei *Alchemilla* nicht durch die willkürliche Annahme von rezenter Sippenbildung infolge Mutation auszugleichen versuchen. Denn gerade die Befunde aus Ökologie und Chorologie zeigen, dass die lokalendemischen *Alchemilla*-Sippen in der Regel älter sein dürften als die landschaftsformende Tätigkeit des Menschen.

Danksagung

Herzlich Dank sei den vielen Kollegen und Freunden gesagt, die mir durch engagierte Führung den Besuch bekannter und unbekannter Endemiten-Vorkommen im Gelände ermöglicht haben, vor allem Familie Dr. DITTRICH, Genf, Familie Prof. GRIMS, Taufkirchen/Pram, Fam. Dr. LEUTE, Klagenfurt, Herrn Regierungsrat W. MAURER, Graz, Familie NYDEGGER-HÜGLI, Basel, Herrn Prof Dr. J. POELT †, Graz, Herrn Dr. A. POLATSCHKE, Wien, und Herrn Dr. J.-P. THEURILLAT, Champex. Besonderer Dank gebührt Dr. I. UHLEMANN, Dresden, für vielerlei Beratung bei der Herstellung des Manuskriptes, und für technische Hilfen auch Dr. F. MÜLLER, Dresden, und W. RIETHER, Annaberg-Buchholz.

Literatur

FRÖHNER, S. E. 1990: *Alchemilla*. In: G. HEGI, Illustrierte Flora von Mitteleuropa 4 2B: 13–242. – FRÖHNER, S. E. 1998a: Zum Stand der *Alchemilla*-Forschung in Europa. Acta Bot. Fenn. 162: 175–178. – FRÖHNER, S. E. 1998b: *Alchemilla*. In: F. MUÑOZ GARMENDIA & C. NAVARRO (ed.): Flora Iberica 6: 195–357. – IZMAILOW, R. 1981: Karyological studies in species of *Alchemilla* L. from the series *Calycinae* BUSER (section *Brevicaulon*

ROTHM.). Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 23: 117–130. – POLATSCHKE, A. 2000: Flora von Nordtirol, Osttirol und Vorarlberg 3. Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum, Innsbruck. – ROTHMALER, W. 1962: Systematische Vorarbeiten zu einer Monographie der Gattung *Alchemilla*. X. Die mitteleuropäischen Arten. Feddes Repert. 66: 194–234. – STRASBURGER, E. 1905: Die Apogamie der Eualchemillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrb. Wiss. Bot. 41: 88–164.

Sigurd E. FRÖHNER
Gmünder Straße 6
D-01279 Dresden

