

Zur Chorologie und Systematik von *Biscutella* im Bayerischen Alpenvorland

von A. Bresinsky und J. Grau, München

Am Beispiel von *Biscutella laevigata* s. l. hat SCHÖNFELDER (1968 a, 1968 b, 1970) den Begriff "adalpin" als Alternative zu "dealpin" vorgeschlagen. In beiden Bezeichnungen soll eine historische Wertung im Hinblick auf die vorwiegende Ausbreitungstendenz der Sippen zum Ausdruck kommen; einmal in die subalpine und alpine Stufe der Alpen hinein (adalpin), zum anderen von der alpinen Stufe der Alpen ins Vorland (dealpin im Sinne von THORN 1957). Beschreibend chorologische Begriffe wie präalpin werden dieser Einteilung gegenübergestellt. Dabei wird ein Gegensatz herausgearbeitet zwischen Begriffen, die einerseits raum-zeitliche (und wohl auch genetische) Abläufe der Arealbildung berücksichtigt wissen möchten und die andererseits faßbare Fakten der gegenwärtigen Verbreitung zum Ausdruck bringen. Wie schon anlässlich der Arbeit von THORN (vgl. BRESINSKY 1965) muß erneut bezweifelt werden, ob raum-zeitliche Abhängigkeiten der Arealbildung — von Ausnahmen mit guter fossiler Evidenz abgesehen — so eindeutig rekonstruierbar sind, als daß sie sich a priori in Kategorien fassen ließen. Wir knüpfen zur Erörterung einiger damit zusammenhängender Fragen gerne an das von SCHÖNFELDER gewählte Beispiel der *Biscutella laevigata* s. l. an. Seit MANTONS Untersuchungen hat sich in großen Zügen mehr und mehr bestätigt (zuletzt durch SCHÖNFELDER 1968), daß diese Sippe in eine diploide, außeralpische und in eine tetraploide Gruppe mit Verbreitungsschwerpunkt im Alpenraum zerfällt. Nach SCHÖNFELDER ist der tetraploide Sippenkreis adalpin, weil er als Teil eines größeren Komplexes hauptsächlich präalpiner Verbreitung in die subalpine und alpine Stufe der Alpen vorgedrungen ist (bei anderen Sippen mag der Prozeß des Vordringens noch nicht abgeschlossen sein). Bei der Bildung solcher Begriffe kommt es unseres Ermessens darauf an, noch deutlicher klarzulegen, was ausgesagt werden soll und einzugestehen, was jenseits exakter Aussagemöglichkeiten liegt. Bei einer historischen-chorologischen Betrachtungsweise können wir einmal das Areal eines mehr oder minder stabilen Taxons in seiner raum-zeitlichen Veränderlichkeit im Auge haben. Bei unserem Beispiel wird kaum zu bezweifeln sein, daß tetraploide alpine Sippen von *Biscutella* im häufigen Klimawechsel der Glazial- und Postglazialzeit ihre Areale mal gegen das Vorland, mal gegen die größeren Höhen der Alpen verschoben haben. Zum anderen können wir das Gewicht unserer Aussage auf die räumlichen und ökologischen Möglichkeiten der Sippengenesen in Abhängigkeit von den Arealen der potentiellen Ausgangssippen legen. Im Falle von *Biscutella* ist offenkundig, daß die tetraploiden Formen, von diploiden Sippen durch Polyploidisierung abstammend, unter alpinen Bedingungen besonders ausbreitungskräftig waren. Jedoch können wir über den Zeitpunkt, die Art (ob Allo- oder Autopolyploidie), über den Ort der Polyploidisierung sowie über eine auf den Alpenraum bezogene primäre Ausbreitungstendenz nichts aussagen. Denn wer könnte eine der folgenden Möglichkeiten, zumal es an einer modernen monographischen Bearbeitung der Gruppe fehlt, mit Sicherheit den beiden anderen genannten vorziehen? Entstehung der tetraploiden Sippen: 1. Im Vorland außerhalb der Alpen in die eiszeitlich herabgerückte alpine Höhenstufe hinein (sekundäre Ausbreitung in die Alpen). 2. In den Alpen aus wärmezeitlich an die subalpine und alpine Stufe herangeschobenen Vorposten diploider Sippen von jetzt präalpiner Verbreitung (sekundäre Ausbreitung ins Vorland). 3. Aus alpinreliktischen diploiden Sippen (sekundäre Ausbreitung ins Vorland). Nun setzen aber historisch-chorologische Begriffe, so wie sie

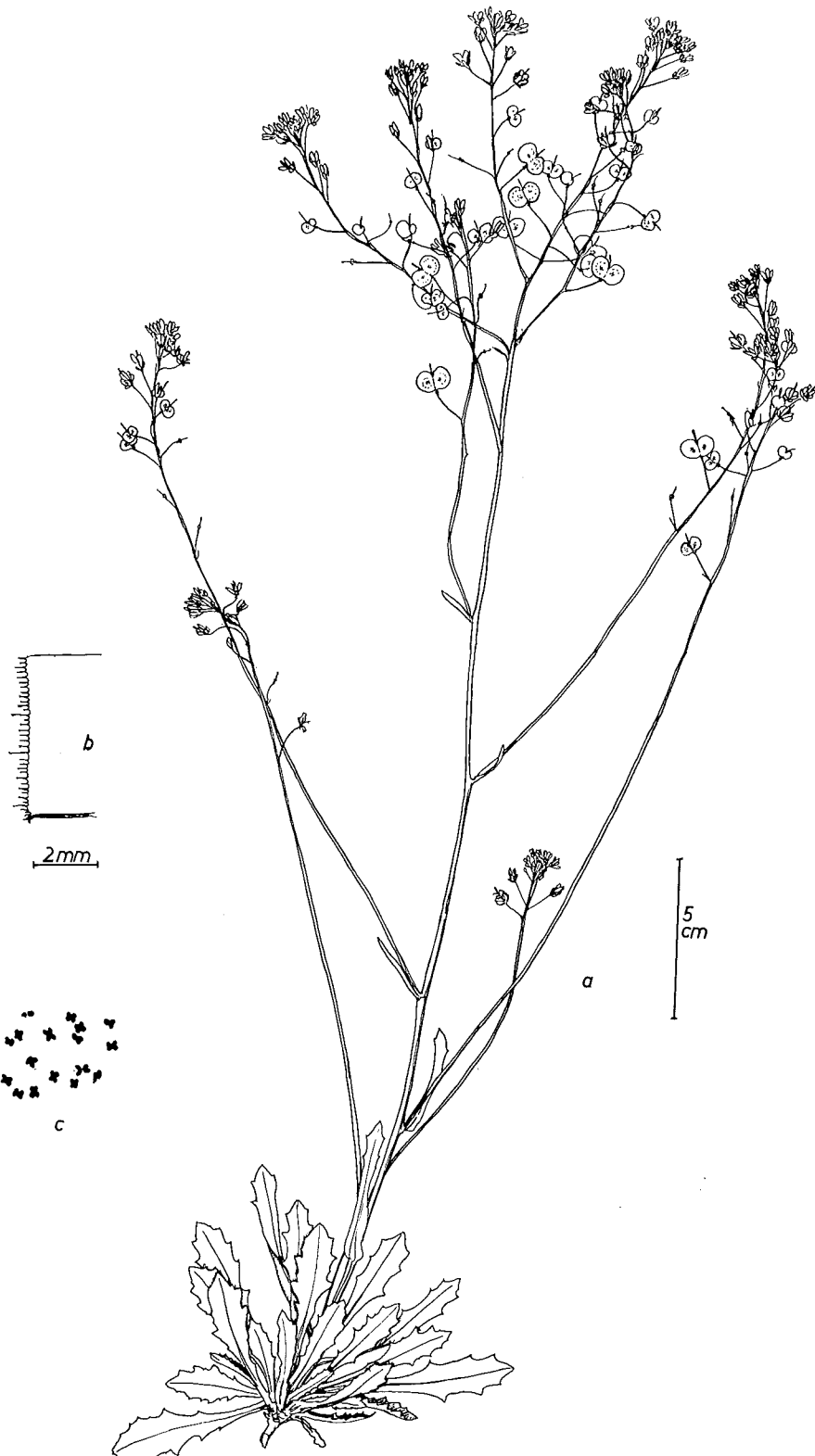


Abb. 1: *Biscutella laevigata* L. ssp. *kernerii* Mach.-Laur. (Kulturnummer 10)
 a) Habitus b) Blattrand mit Borsten c) Wurzelspitzenmitose, Metaphase

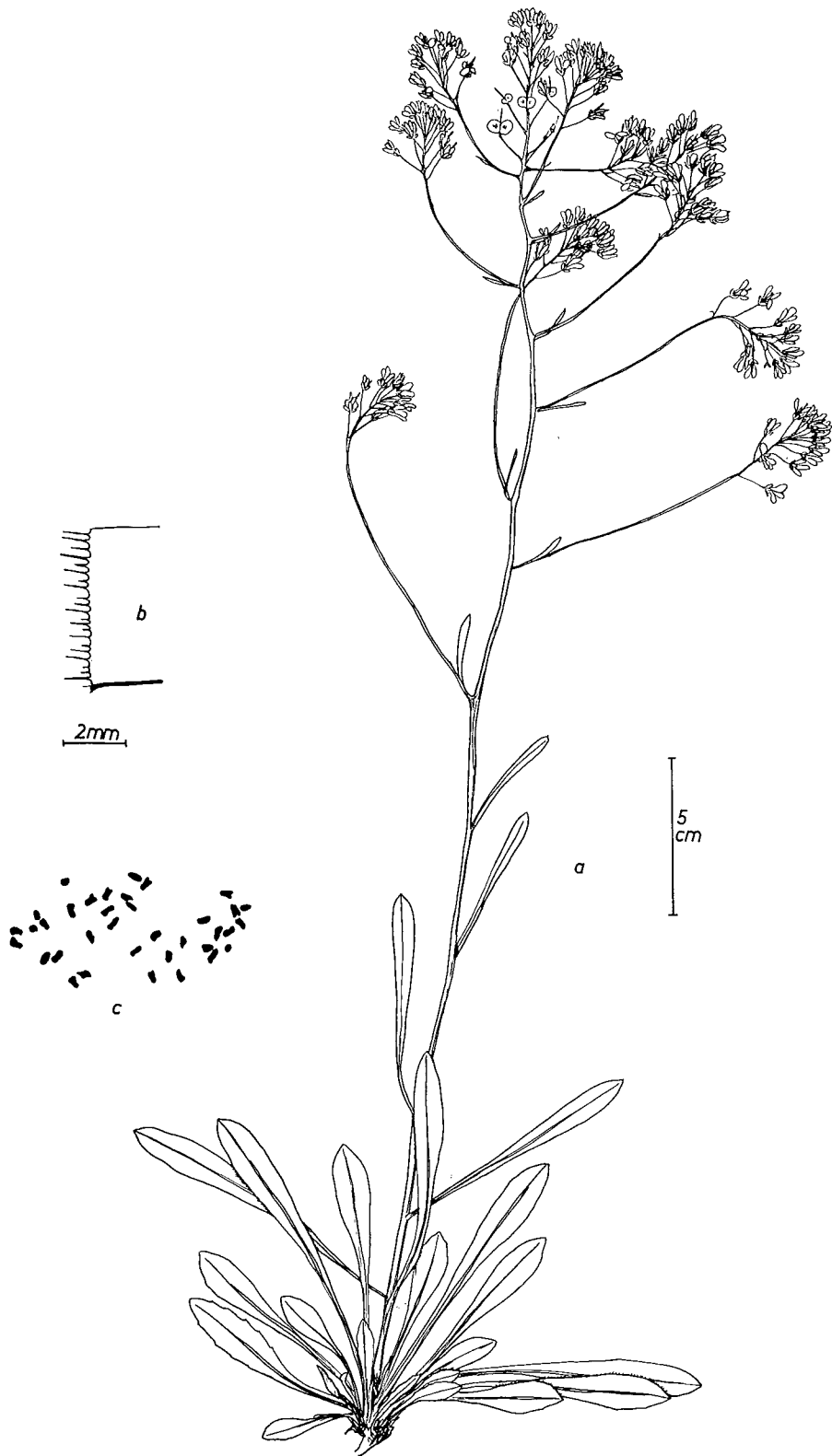


Abb. 2: *Biscutella laevigata* L. ssp. *laevigata* (Kulturnummer 13)
 a) Habitus b) Blattrand mit Borsten c) Wurzelspitzenmitose, Metaphase

von THORN und von SCHÖNFELDER definiert wurden, in jedem Anwendungsfalle die genaue Kenntnis des Zentrums voraus, von dem aus die Sippen sich ausbreiteten. Dieser Forderung wird man aber gerade im Alpenraum wegen der wiederholten Verschiebung der Höhenstufen schwer nachkommen können. Es sei uns daher nicht verübelt, wenn wir es weiterhin mit den beschreibend-chorologischen Begriffen halten wollen, die wir in arealgeschichtlicher Hinsicht je nach gegebenen Anhaltspunkten von Fall zu Fall besonders auslegen können. In *Biscutella laevigata* s. l. hätten wir demnach eine circumalpinische* Sippe vor uns, die in die alpine *Biscutella lucida*, die dealpine *B. laevigata* s. st. und in einen präalpinen diploiden Formenkreis zerfällt. Daß die tetraploid-alpinen Formen hinsichtlich ihrer Sippengene mit den diploiden in Zusammenhang stehen, mag auch ohne neuen, primäre Ausbreitungsrichtungen festlegenden Begriff zum Ausdruck gebracht werden. Zur Auslegung des Begriffs dealpin durch THORN sei noch nachgetragen, daß wir nicht recht einzusehen vermögen, weshalb der SCHUSTLERSCHEN Definition von "dealpin" eine besondere historisch-chorologische Bedeutung zukommen soll (dealpin nach SCHUSTER [zit. bei THORN]: "eine Gruppe von Arten, die normalerweise den alpinen Gürtel bewohnen und manchmal sogar in der nivalen Region vorkommen, die imstande sind, günstige Standorte in tieferen Tälern und im Hügelland zu bewohnen").

In anderer Hinsicht haben die genannten Arbeiten von SCHÖNFELDER uns zur Revision früher geäußelter Ansichten (BRESINSKY 1965) veranlaßt, und zwar durch die Meldung, wonach im Alpenvorland eine zytologisch untersuchte Aufsammlung diploid war und sich somit nicht in die Vorstellung eines voralpinen Teilareals tetraploider Sippen fügen wollte. Das hat uns zu eigenen Untersuchungen an einem etwas größeren Material ange-regt. Dabei ergab sich, daß im bayerischen Alpenvorland, standortsmäßig charakteristisch verteilt, sowohl diploide als auch tetraploide Pflanzen von *Biscutella laevigata* s. l. vorkommen. Die beiden Zytotypen zeigen neben ihrer ökologischen Verteilung einige morphologische Charakteristika, die es möglich machen, sie auch ohne Kenntnis der Chromosomenzahl anzusprechen. Ganz allgemein sei in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen, daß die Sippen, die *Biscutella laevigata* s. l. zugeordnet werden, augenscheinlich morphologisch noch nicht so stark fixiert sind, als daß Einzelpflanzen immer eindeutig zu bestimmen sind. Wie unser Beispiel zeigt, sind wohl meist nur vorherrschende Tendenzen zu beobachten, die in der Intensität ihrer Ausprägung für die einzelnen Unterarten typisch sind. Die Bearbeitung von MACHATSCHKI-LAURICH krankt, neben anderen Punkten, auch daran, daß Eigenschaften von Einzelindividuen überbewertet wurden und somit bisweilen verschiedene Sippen von einem Fundort angegeben werden. Nach Verzicht auf eine solche Betrachtungsweise gelangen wir zu drei Kriterien, die es ermöglichen, bei hinreichendem Material die beiden Sippen zu trennen. In Abb. 3 sind zwei der im folgenden kurz behandelten Merkmale zu einem Schaudigramm zusammengestellt, das einen Überblick über die Variationsbreite geben soll und gleichzeitig eine Trennung nach den Fundorten zeigt.

1. Ein wichtiges Merkmal zur Unterscheidung der verschiedenen Sippen von *Biscutella* ist die Art der Behaarung. In unserem Fall (die länger borstige Behaarung des Blattgrundes soll hier außer Betracht bleiben) zeichnen sich die Blätter der tetraploiden Pflanzen durch stärkere borstige Behaarung aus. Die Borsten sind am Blattrand etwa 1 mm lang. Die diploiden Formen besitzen normalerweise eine kürzere zartere Behaarung an den Blättern, bestehend aus ca. 0,4 mm langen Borsten. Bei den Tetraploiden bildet die Beurteilung der Behaarungsverhältnisse insofern eine Schwierigkeit, als immer wieder verkahlende oder völlig kahle Pflanzen in der gleichen Population auftreten können. Diese Erscheinung konnte an zwei Populationen (Weißbach bei Kreuth, Isarauen nördlich Bad Tölz) etwas genauer untersucht werden. In beiden Fällen waren die untersuchten Pflanzen aller Behaarungstypen tetraploid und zeigten außer der unterschied-

*) Der Ausdruck circumalpin (BRESINSKY 1965), der rein regional zu verstehen ist, wird hier in circumalpinisch umgeändert, um eine scharfe Abgrenzung gegenüber Höhenstufenbezeichnungen zum Ausdruck zu bringen. Die Begriffe präalpin und dealpin beziehen sich in unserem Sinne nach wie vor auf den Schwerpunkt der Höhenstufenverbreitung im circumalpinischen Bereich.

lich dichten Behorftung keine über die Variationsbreite hinausgehenden Unterschiede. Man sollte daher Pflanzen aus dem nordalpinen Raum, die als *B. laevigata* ssp. *lucida* bezeichnet werden, nur mit einem gewissen Vorbehalt so nennen.

2. Die Blattform ist bei *B. laevigata* s. l. vergleichsweise stark variabel. Trotzdem ließ sich bei unseren Pflanzen eine stärkere Zähnung bevorzugt bei den Diploiden feststellen (Abb. 1), während die Tetraploiden oft fast ganzrandige Blätter ausbilden (Abb. 2). Doch ist hier eine Beurteilung auch erst durch ausreichendes Material möglich, da auch bei Tetraploiden bisweilen stärker gezähnte Blätter (etwa bei sterilen Rosetten) auftreten können.

3. Als drittes Merkmal kann die, augenscheinlich mit den übrigen Merkmalen korrelierte, Verteilung der Seitenverzweigungen in der Infloreszenz betrachtet werden. Die diploiden Pflanzen verzweigen sich schon kurz oberhalb der Rosette und bilden somit eine relativ breit angelegte Infloreszenz. Die Tetraploiden dagegen besitzen einen oft bis zur halben Höhe unverzweigten Blütenstand, der sich erst dann in dichter stehende Seitenzweige aufteilt. Auch hier sind Abweichungen möglich. Bei putierten tetraploiden Pflanzen können aus den Achseln der basalen Blätter sekundär Seiteninfloreszenzen austreiben. Auch ältere Infloreszenzen, an denen die Früchte schon abgefallen sind, können unter günstigen Umständen basal weiterwachsen. Seltener sind dagegen hochschäftige Formen bei diploiden Pflanzen.

Bei Wägung der hier aufgeführten Merkmale ergibt sich zunächst, daß die tetraploiden Pflanzen mit der Typusunterart identisch sind, was mit früheren Untersuchungen völlig in Einklang steht. Für die Diploiden wurde bisher vermutet, daß es sich dabei um die mehr westeuropäische ssp. *subaphylla* handeln könnte (SCHÖNFELDER), die von MACHATSCHKI-LAURICH auch von einem Fundort an der Naab zitiert wird. Nach Studium von österreichischem Material (Gurhofgraben, Aggsbach) kommen wir jedoch zu der

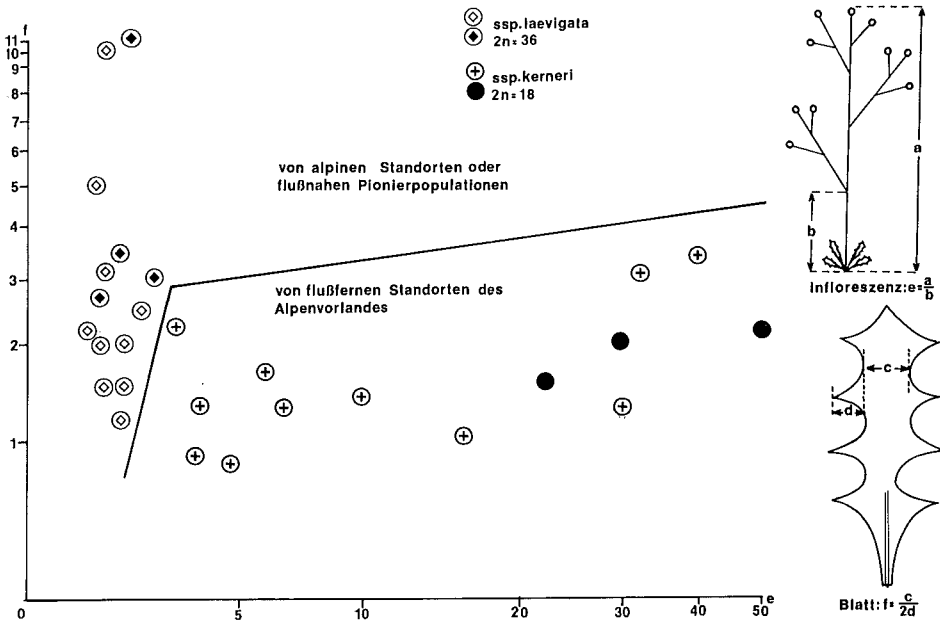


Abb. 3: Schaudiagramm von *Biscutella laevigata* ssp. *laevigata* und ssp. *kernerii* nach Herbarbelegen aus dem Untersuchungsgebiet. Leere Zeichen Herbarmaterial, volle Zeichen zytologisch geprüfte Belege. In der Horizontalen der Index a/b , in der Vertikalen der Index $c/2d$.

Auffassung, daß die oberbayerischen Pflanzen der ssp. *kernerii* zuzuteilen sind. Der westlichste bisher bekannte Fundort dieser Sippe liegt in der Welser Heide, so daß auch aus geographischen Gründen diese Interpretation wahrscheinlicher ist. Beide Sippen zeigen jedoch sehr nahe Beziehungen zueinander, und die Berechtigung der Trennung in zwei Unterarten ist noch zu überprüfen. Das in München liegende Material der Jurahänge um Regensburg ist dagegen recht heterogen. Hier kann erst eine gründliche Untersuchung Endgültiges über die Zuordnung aussagen.

Ein Überblick über das kultivierte und zytologisch untersuchte Material sieht folgendermaßen aus:

***Biscutella laevigata* L. ssp. *kernerii* Mach.-Laur.**

Kulturnummer	Fundort	Sammler	Chromosomenzahl (2 n)
1	Friedheimer Heidewiese, Lkr. Landsberg/Lech MTB 7931/3	A. Bresinsky	18
2	Südl. Landsberg am km 43 der Bundesstraße 17; Epfacher Stufe. Lkr. Landsberg/Lech, MTB 7931/3	A. Bresinsky	18
3	Westlich des Haltepunktes Ellighofen, Lkr. Landsberg/Lech. MTB 7931/3	A. Bresinsky	18
4	Nördl. Dornstetten; kiesiger Steilhang der Kinsau-Spöttinger Stufe gegen den Lech. Lkr. Kaufbeuren. MTB 8031/1	A. Bresinsky	18
5	Nördl. Dornstetten, Lkr. Kaufbeuren. MTB 8031/1	A. Bresinsky	18
6	Westl. Dornstetten; Epfacher Stufe. Lkr. Kaufbeuren. MTB 8031/1	A. Bresinsky	18
8	An der Litzauer Schleife bei Burggen-Schongau; Schneeheide-Kiefernwald auf Moränenhügel. Lkr. Schongau. MTB 8231/1	A. Bresinsky	18
9. u. 10	Heide bei Hurlach, Lkr. Landsberg/Lech. Kinsau-Spöttinger Stufe. MTB 7831/3	A. Bresinsky	18
11	Heide bei Schwabstadel; Kinsau-Spöttinger Stufe, Lkr. Landsberg/Lech. MTB 7831/1	A. Bresinsky	18
12	Bahngruben bei Wiedergeltingen nahe Buchloe. MTB 7930/3	A. Bresinsky	18
14	Trockenrasen bei Lochham-München. MTB 7834/4	J. Grau	18

Biscutella laevigata* L. ssp. *laevigata

Kulturnummer	Fundort	Sammler	Chromosomenzahl (2 n)
7	Künstliche Dammaufschüttung der Staustufe 9 des Lechs bei Epfach; Lkr. Schongau. MTB 8031/4	A. Bresinsky	36

13	Etwas erhöhte Kiesbank (Silberweidenau mit Chondrilla-Gruppe) des Lechs oberhalb der Litzauer Schleife; Lkr. Schongau. MTB 8231/1	A. Bresinsky	36
14	Tegernseer Berge; Ufer der Weißach bei Kreuth. MTB 8336/3 (stark behaarte bis kahle Pflanzen)	J. Grau	36
15	Isarauen nördlich Bad Tölz; Lkr. Bad Tölz. MTB 8235/1 (stark behaarte bis kahle Pflanzen)	J. Grau	36

Aus dem Alpenvorland liegt u. a. folgendes Herbarmaterial von *Biscutella laevigata* L. ssp. *laevigata* im Staatsherbarium München (M) vor:

—	Lochhauser Sandberge bei München, auf Almboden, 14. 6. 1912. MTB 7834/1	H. Paul	—
—	Im Kiesbett der Leitzach an der Jedlinger Mühle, Lkr. Miesbach; V. 1962. MTB 8137/3	A. Bresinsky	—
—	Isarabhänge bei Grünwald südlich von München, 15. 5. 1909. MTB 7935/3	Schmidt	—

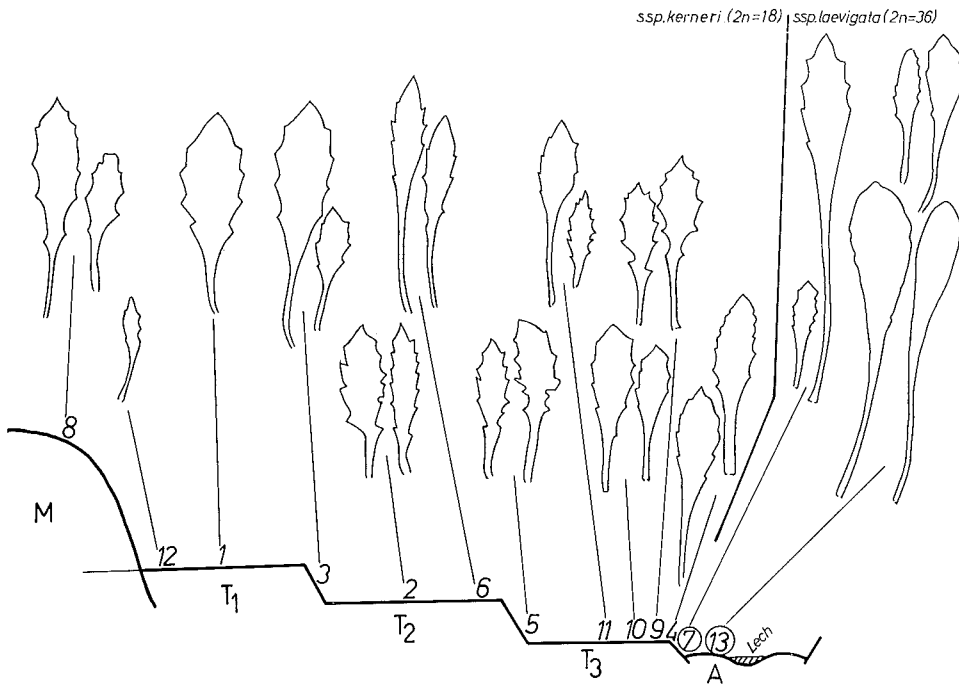


Abb. 4: Verbreitung von *Biscutella laevigata* ssp. *keneri* und von ssp. *laevigata* (Ziffern im Kreis) auf einem Profil durch das Lech-Wertach-Gebiet südlich von Landsberg. Die Ziffern sind identisch mit den Kulturnummern (vgl. Übersicht). M = Jungmoräne; T = jungdiluviale Terrassen, und zwar T1 = Römerau Stufe; T2 = Epfacher Stufe; T3 = Kinsau-Spöttinger Stufe; A = Lechalluvionen. Von den einzelnen Kollektionen sind die Grundblätter dargestellt.

Zur Verbreitung der im Alpenvorland unterscheidbaren Sippen kann folgendes berichtet werden. Während die diploide ssp. *kernerii* vorwiegend ältere Schotterfluren und -terrassen sowie Moränenhügel und Moränendurchschnitte der Alpenflüsse besiedelt, finden wir die tetraploide ssp. *laevigata* außer in den Alpen auch auf den jüngeren und jüngsten Schotterbänken im Überflutungsbereich der Flüsse und auf künstlich verletztem flußnahem Gelände. So wurde z. B. die ssp. *laevigata* in einer Silberweidenau auf Grobkies zusammen mit der *Chondrilla*-Gruppe (Lech: Litzauer Schleife) oder auf einer künstlichen Dammaufschüttung (Staustufe 9 des Lechs bei Epfach) gefunden. Einige Belege im Staatsherbarium München (M) scheinen aber auch darauf hinzuweisen, daß vereinzelt tetraploide Formen in flußentfernteren Lagen, so an den Isarhängen bei Grünwald (ausgezeichnet durch andere Dealpine wie *Kerneria saxatilis* und *Primula auricula*) und auf Almböden der Lochhausener Sandberge, günstige Lebensbedingungen finden konnten.

Ohne Kenntnis der zytologischen Daten könnte die Verteilung von *Biscutella laevigata* s. l. im Lechgebiet (Abb. 4) — trotz aller jetzt herausgearbeiteten Unterschiede der ähnlichen und schwer ansprechbaren Sippen (man beachte etwa die Variabilität der Grundblätter) — zur Anwendung jener HEGSICHEN (1905) Sätze verführen: "Es erscheint mir als das Wahrscheinlichste und Nächstliegende, daß die alpinen Pflanzen der Heidewiesen von Exemplaren der nächsten Flußufer und Auen herzuleiten sind . . . So hat man nicht selten Gelegenheit zu beobachten, wie einzelne alpine Arten von den Flußufern aus in die Auen und in die Heidewiesen hinausgehen." Die zytologische Analyse zeigt jedoch besonders klar, wie gefährlich die Verallgemeinerung solcher Gedanken wäre; denn die tetraploide ssp. *laevigata* der flußnahen Pionierstandorte hat nichts mit der Besiedlung der flußferneren Bereiche durch die diploide ssp. *kernerii* zu tun. Wir haben wieder einen Grund mehr, die Gültigkeit der Schwemmlingstheorie (und die darin angenommene Ausbreitungsfähigkeit von Schwemmlingen ins flußfernere Umland) auf einige wenige Fälle einzuschränken (vgl. BRESINSKY 1965).

Literatur

- BRESINSKY, A. (1965): Zur Kenntnis des circumalpinen Florenelementes im Vorland nördlich der Alpen. Ber. Bayer. Bot. Ges. 38, 1—64. — MACHATSCHKI-LAURICH, B. (1926): Die Arten der Gattung *Biscutella* L. Bot. Archiv 13, 1—115. — MANTON, I. (1934 u. 1937): The problem of *Biscutella laevigata* L. I: Zeitschr. induct. Abstammungs- und Vererbungslehre 67, 41—57. — II: Annales of Botany n. s. 1, 439—460. — SCHÖNFELDER, P. (1968): Adalpin-dealpin ein historisch-chorologisches Begriffspaar. Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitsgem. N. F. 13, 5—9. — SCHÖNFELDER, P. (1968): Chromosomenzahlen einiger Arten der Gattung *Biscutella* L. Österr. Bot. Zeitschr. 115, 363—371. — SCHÖNFELDER, P. (1970): Systematisch-arealkundliche Gesichtspunkte bei der Erfassung historisch-geographischer Kausalitäten der Vegetation . . . Intern. Symp. 1970: Methodische Grundlagen d. Pflanzensoziologie. — THORN, K. (1957): Präalpin-Dealpin. Wandlungen eines Begriffs. Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitsgemein. N. F. 6/7, 79—88.

Herrn Rudolf REGELE danken wir für Hilfe bei der Materialbeschaffung.