© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Stapfia 10	71 — 80	30.11.1982

ÜBER DIE AUSSAGEMÖGLICHKEITEN VERSCHIEDENER METHODEN ZUM STUDIUM VON SYSTEMATIK UND PHYLOGENIE DER GATTUNG *FESTUCA* L. (*POACEAE*).

G. PILS, Linz

Die Gattung *Festuca* hat seit alters her die Systematiker vor große Probleme gestellt. Erstmals ist es HACKEL (1882) gelungen, durch die Anwendung verschiedener morphologischer und anatomischer Kriterien einigermaßen Klarheit in die Gliederung der Gattung zu bringen. So verwendete dieser Autor für die Sektionsgliederung vor allem die Beschaffenheit der Karyopse, der Ligula und des Blattes, während für die Abgrenzung auf Artniveau (im Sinne der heutigen engen Fassung des Artbegriffes) die Blattanatomie eine entscheidende Rolle spielte. Von geringfügigen Änderungen abgesehen, hat das System HACKELs bis heute überdauert und die Blattanatomie blieb in der Folge eines der wichtigsten Bestimmungskriterien. Dieser Zustand konnte aber keineswegs befriedigen. Sowohl in der Grobgliederung der Gattung als auch in der Feinsystematik blieben viele Fragen offen. Die Ursachen dafür sind vor allem in der im Verhältnis zur großen Zahl der unterscheidbaren Taxa relativen Armut an herkömmlichen morphologisch-anatomischen Kriterien zu suchen. Darüberhinaus zeigen gerade die leicht zu beobachtenden Merkmale (z.B: Bereifung, Behaarung, Blattdurchmesser etc.) oft große Variabilität und Modifizierbarkeit, während schwerer zugängliche Merkmale (z.B. die Ausbildung reifer Karyopsen) offensichtlich bei vielen Sippen noch gar nicht untersucht worden sind. In neuerer Zeit sind nun durch die Entwicklung neuerer Methoden die Möglichkeiten für systematische und phylogenetische Studien beträchtlich erweitert worden. An Hand von Beispielen aus dem Ostalpenraum, bes. der in PILS 1980b eingehend untersuchten *F. violacea*-Gruppe, sollen nun die Aussagemöglichkeiten der wichtigsten und vielversprechendsten Untersuchungsmethoden diskutiert werden.

MORPHOLOGIE UND ANATOMIE

Einerseits stellen die "klassischen" morphologisch-anatomischen Merkmale die Grundlage jeglicher praktischer Bestimmungsarbeit dar, andererseits dienen sie auch als wichtigste Basis für eine Einteilung der Gattung in natürliche Verwandtschaftsgruppen. Man sollte daher annehmen können, daß zumindest diese Merkmale hinreichend bekannt seien. Daß dies keineswegs immer der Fall ist, sei im folgenden kurz demonstriert.

Die Beschaffenheit der Karyopse (frei oder mit den Spelzen verwachsen) stellt im HACKEL'schem System das wesentlichste Kriterium für eine natürliche Gliederung der Gattung dar. Danach gelten nämlich Sektionen mit freien Karyopsen (Sect. *Variae, Montanae*) als ursprünglich, solche bei denen die Karyopsen mit den Spelzen verwachsen sind (z.B. Sect. *Bovinae* und vor allem die von vielen Autoren daraus entstanden gedachten *Ovinae*)

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

als ± abgeleitet. Innerhalb der Sektionen sollten demnach die Anwachsungsverhältnisse der Karyopsen einheitlich sein (was übrigens schon PATZKE 1970 und MARKGRAF-DANNENBERG 1974) bezweifelt haben). Demnach müßten alle Sippen aus dem *F. violacea* agg., von HACKEL (1882) zur Kollektivart der *F. rubra* s. latiss. gestellt und damit in die Sect. *Ovinae* gehörig, ausnahmslos mit den Spelzen fest verwachsene Karyopsen besitzen. Dies wird auch in der Literatur seit HACKEL ausnahmslos behauptet, obwohl dieser Autor ausdrücklich schreibt, daß ihm nicht von allen Sippen fruchtendes Material zur Verfügung gestanden sei. Tatsächlich haben aber *F. picturata* PILS und *F. nitida* KIT. ex. SCHULTES völlig freie Karyopsen (von *F. puccinellii* PARL. und *F. norica* (HACKEL) K. RICHTER stand leider nur sehr spärliches fruchtendes Herbarmaterial zur Verfügung; die Karyopsen sind bei beiden Sippen anscheinend nur teilweise mit den Spelzen verwachsen). Nach den HACKEL'schen Kriterien müßten sie damit zur Sect. *Variae* gehören. Da dies offensichtlich nicht der Fall ist, liegt es nahe, auch innerhalb des *F. rubra*-Formenkreises[1)] eine Progression von freien, oben behaarten Karyopsen (*F. nitida, F. picturata*) zu mit den Spelzen verwachsenen, kahlen Karyopsen (*F. rubra* agg.) anzunehmen. Die Karyopsenbeschaffenheit kann daher kaum dazu dienen, Sektionen in jedem Fall scharf gegeneinander abzugrenzen. Viel eher dürfte ihr auch innerhalb der bisher in dieser Hinsicht für einheitlich gehaltenen Sektionen als phylogenetisches Tendenzmerkmal (vielleicht auch als Differentialmerkmal) eine erhöhte Beachtung zukommen. Für die weitere Verfolgung dieser Zusammenhänge sind aber reichliche Aufsammlungen von fruchtendem Material möglichst vieler *Festuca*-Sippen notwendig.

Als besonders schwierig erweist sich meist die Aufgabe, zwischen nahe verwandten Sippen leicht beobachtbare und dennoch verläßliche Differentialmerkmale zu finden. Gerade das ist aber die wichtigste Vorbedingung für die Erstellung von exakten Arealkarten. Dabei müssen ja große Mengen von Belegmaterial in einem vertretbaren Zeitaufwand sicher bestimmt werden können. Wie an der *F. violacea*-Gruppe gezeigt werden konnte, stellt eine der Ursachen für diese Schwierigkeit die einseitige Überbewertung weniger Merkmale, insbesonders der Blattanatomie dar. So ist beispielsweise innerhalb der *F. violacea*-Gruppe nur *F. norica* blattanatomisch gut charakterisiert. Die übrigen Sippen lassen sich am Blattquerschnitt nur an ausgesprochen typischen Pflanzen einigermaßen sicher unterscheiden. Dagegen bereitet die Trennung dieser Taxa bei Beachtung anderer, bis jetzt oft übersehener oder als unbrauchbar angesehener morphologischer Kriterien kaum Schwierigkeiten. So stellt z.B. die Art der Vorspelzenbehaarung ein leicht beobachtbares und sicheres Differentialmerkmal zwischen den oft verwechselten Arten *F. nitida* und *F. picturata* dar. Es liegt nahe, in der Überbewertung blattanatomischer Merkmale auch eine der Ursachen für systematische Unsicherheiten in anderen Formenkreisen zu suchen.

EPIDERMISANALYSE

Eine weitere, wenig genützte Informationsquelle, sowohl für differentialdiagnostische Zwecke, als auch in Hinblick auf phylogentische Betrachtungen, stellt die Epidermisanalyse dar. Seit HORÁNSZKY (1955) werden dabei meist die obersten voll entwickelten Blätter vegetativer Sprosse verwendet. Die Methode (UJHELYI 1954) funktioniert leider nicht in allen Verwandtschaftsgruppen gleich gut. Am einfachsten ist sie im *F. ovina*-Formenkreis zu handhaben. In der *F. violacea*-Gruppe erwiesen sich die Untersuchungen durch die zarteren und dadurch leichter zerfallenden Epidermen als wesentlich schwieriger.

Während sich die verschiedenen Cytotypen von polyploiden Reihen in der Regel nur in quantitativen Merkmalen unterscheiden (z.B. Zunahme der Spaltöffnungslängen mit steigendem Polyploidiegrad), nimmt mit sinkendem Verwandtschaftsgrad auch die Zahl qualitativer Unterschiede der Epidermisstruktur zu. Daher kann der Grad der Verschiedenheit

---

[1)] Im folgendem werden *F. ovina* s. lat. (= *F. ovina*-Gruppe oder auch *F. ovina* agg.) und *F. halleri* s. lat. (incl. *F. alpina* SUTER und *F. rupicaprina* (HACKEL) KERNER) zum *F. ovina*-Formenkreis zusammengefaßt. Entsprechendes gilt für *F. violacea* s. lat. und *F. rubra* s. lat., die zum *F. rubra*-Formenkreis gehören.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

der Epidermen ein guter Indikator für verwandtschaftliche Zusammenhänge sein. So konnte beispielsweise HORÁNSZKY (1955) auch im systematisch äußerst komplexen *F. ovina*-Formenkreis gewisse Verwandtschaftsgruppen grob abgrenzen. Die Untersuchungen von TRACEY (1980) an einer größeren Zahl von Sippen haben aber gezeigt, daß die Grenzen zwischen so nahe verwandten Artengruppen offensichtlich nicht scharf zu ziehen sind.

Als eindrucksvolleres Beispiel für den Wert der Epidermisanalyse sei hier kurz auf die Problematik um die verwandtschaftliche Stellung von *F. norica* eingegangen. HACKEL (1882) hatte diese Sippe noch zur *F. violacea*-Gruppe gestellt. SAINT-YVES (1924) und die meisten Autoren nach ihm (z.B. MARKGRAF-DANNENBERG 1981) stellten dagegen *F. norica* auf Grund der tief eingefalteten Blattscheide in die Verwandtschaft von *F. amethystina* L. und *F. tatrae* (CSÁKO) DEGEN (= *Exaratae* ST.-YVES). Die Analysen der Blattepidermen ergaben nun für *F. norica* weitgehende Übereinstimmung mit *F. puccinellii* und sehr markante Unterschiede zu *F. amethystina* (Abb. 1). *F. norica* ist also nach diesem Kriterium (und auch aus anderen Gesichtspunkten, vgl. Tab. 1) eindeutig zur *F. violacea*-Gruppe zu stellen. Die Zuordnung zu den *Exaratae* hat sich als künstlich herausgestellt und auch die Aufstellung einer eigenen Subsektion *Noricae* (JANCHEN & MARKGRAF-DANNENBERG in JANCHEN 1960) erscheint nicht gerechtfertigt. Leider fehlen von weitaus den meisten Sippen noch Epidermisanalysen, sodaß dieses wichtige Kriterium bis jetzt noch nicht zu einer natürlichen Gliederung der Gattung herangezogen werden kann.

Daß daneben die Epidermisanalyse auch als Differentialmerkmal zur Unterscheidung näher verwandter Arten mit Erfolg herangezogen werden kann, konnte am Beispiel *F. picturata*-*F. puccinellii* gezeigt werden (PILS 1980b). Beide Sippen unterscheiden sich nämlich sehr konstant an der unterschiedlichen Kurzzellenverteilung an der Blattunterseite.

Wurzelfluoreszenz	*F. amethystina* Typ 1	*F. norica, F. puccinellii* Typ 2
Scheidenfalte	sehr tief	tief (*F. norica*) oder flach bis fehlend (*F. puccinellii*)
Blattoberseite	Korkzellen zumindest gegen den Rand zu vorhanden.	Korkzellen fehlen auf der gesamten Blattoberseite.
Blattrand	Mit 2 sehr markanten, ausschließlich aus Haaren und Korkzellen bestehenden Reihen, diese durch 1—2 Langzellenreihen getrennt.	Ohne derartige Kurzzellenreihen; mit einzelnen Haaren und schmalen Langzellen, selten einige Korkzellen eingestreut.
Blattunterseite	Homogen; Kiesel- Korkzellengruppen gleichmäßig über die gesamte Blattunterseite verteilt.	In Streifen gegliedert; Kurzzellen nur über den Blattnerven (selten bei 2x-*F. norica* gegen den Blattrand zu auch dazwischen vereinzelte Korkzellen).

Tabelle 1: Gegenüberstellung einiger Merkmalsausbildungen von *F. amethystina* sowie von *F. norica* und *F. puccinellii*.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

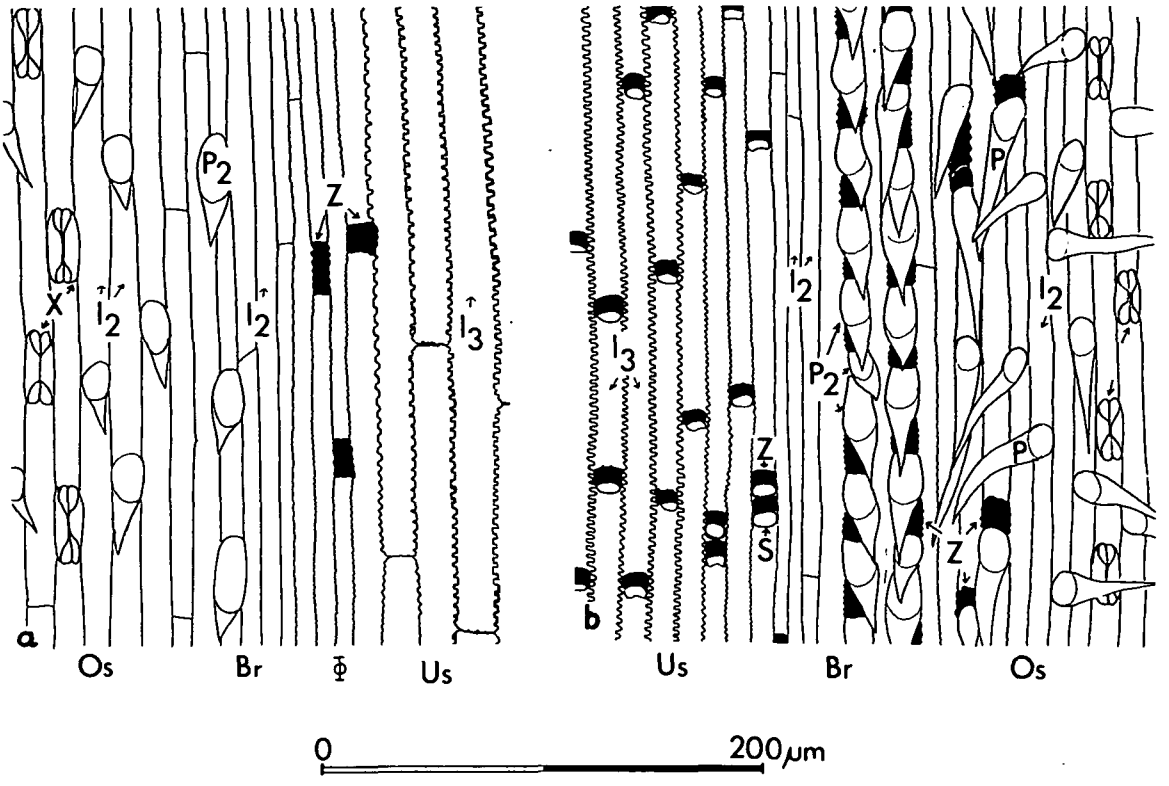


Abb. 1: Blattepidermen von *F. norica* (a) und *F. amethystina* (b). Die Ausschnitte zeigen den Blattrand (Br) sowie die angrenzenden Partien der Blattoberseite (Os) und der Blattunterseite (Us). Weitere Abkürzungen: L_1 = Grundgewebszellen mit geraden Wänden, L_3 = Grundgewebszellen mit verzahnten Wänden, P_2 = einzellige Haare mit verbreiterter Basis, S = Kieselzellen, X = Spaltöffnungen, Z = Korkzellen, Φ = Lage subepidermaler Sklerenchymbündel — a: Kärnten, Gailtaler Alpen (4x-Cytotyp); b: Nordtirol, Ötztal; beide Herb. PILS.

WURZELFLUORESZENZ

Eine bis jetzt nur von PATZKE (1970) in größerem Umfang angewandte Methode zur Untersuchung verwandtschaftlicher Zusammenhänge vor allem auf Sektionsniveau stellt die Untersuchung der Wurzelfluoreszenzen nach der Methode von LINDNER (1958) dar. Die genauen biochemischen Grundlagen der Methode sind noch unbekannt. Frisch gekeimte Früchte werden der Einwirkung von Ammoniakdämpfen ausgesetzt, worauf die Wurzeln unter der Quarzlampe intensiv fluoreszieren. In der Gattung *Festuca* lassen sich 3 verschiedene Fluoreszenzfarben (= Fluoreszenztypen) unterscheiden. Diese scheinen gut geeignet zu sein, natürliche Verwandtschaftsgruppen (welche sich aber nur zum Teil mit den HACKEL'schen Sektionen decken) zu charakterisieren. Die Untersuchungen PATZKEs bestätigen beispielsweise eindeutig die Zuordnung von *F. norica* zum *F. rubra*-Formenkreis (und damit zur *F. violaceae*-Gruppe) und die verwandtschaftliche Distanz zu *F. amethystina* und *F. tatrae,* die beide den in der Gattung *Festuca* seltenen Fluoreszenztyp I aufweisen (vgl. Tab. 1). Die Wurzelfluoreszenz scheint somit ein brauchbares Mittel zu sein, die verwandtschaftliche Stellung systematisch etwas isolierter Sippen aufzuklären und Licht in die Grobgliederung der Gattung zu bringen.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

KARYOLOGIE

Systematische Untersuchungen ohne begleitende karyologische Studien sind nur bedingt aussagekräftig. Leider sind viele der in der Literatur aufscheinenden Angaben über Chromosomenzahlen kaum verwertbar. Einerseits wurden die Untersuchungen oft an Gartenmaterial unbekannter Herkunft (und damit unsicherer Sippenzugehörigkeit) durchgeführt, andererseits sind aus mangelnder Artenkenntnis des jeweiligen Untersuchers oder der überhaupt noch ungenügenden Kenntnis der betreffenden Formenkreise viele Bestimmungen unzuverlässig. Karyologische Untersuchungen sollten daher von gründlichen systematischen Studien begleitet sein, grundsätzlich nur an Material bekannter Herkunft durchgeführt werden und zahlreiche Populationen aus möglichst vielen Bereichen des Gesamtareals erfassen. Das Anfertigen von Belegmaterial der untersuchten Pflanzen sollte eine Selbstverständlichkeit sein.

Ein großer Teil der hohen Variabilität vieler Sippen der Gattung *Festuca* dürfte mit der Ausbildung polyploider Sippenreihen zusammenhängen. Innerhalb dieser ist die Unterscheidung der einzelnen Ploidiestufen nach morphologisch-anatomischen Kriterien oft nicht sicher möglich. Als verläßlichster Indikator zur Abschätzung des Ploidiegrades innerhalb einer polyploiden Sippenreihe hat sich immer wieder die Länge der Spaltöffnungen erwiesen. Qualitative morphologische Unterschiede, die nicht nur durch direkte Auswirkungen der Polyploidie erklärt werden könnten (z.B. die oft zu beobachtende größere Robustheit der polyploiden Pflanzen etc.) fehlen in der Regel. Es dürfte sich also um Autopolyploide oder "intervarietal autopolyploids" im Sinn von STEBBINS (1947) handeln, wie sie ja auch in anderen, durchwegs taxonomisch schwierigen Formenkreisen bekannt geworden sind. Im Ostalpenraum wurden bis jetzt *F. pallens* HOST (TRACEY 1974, 1980, PILS 1980a, 1981a und *F. norica* (PILS 1980b) eingehend untersucht. Vor allem letztere Sippe galt bis jetzt morphologisch als völlig einheitlich. Umso überraschender erwies sich hier die Existenz von 3 verschiedenen Cytotypen (2x, 4x, 6x). Auch aus dem Bereich der Westalpen liegen entsprechende Befunde vor (*F. halleri* s. lat.: BIDAULT 1968; *F. varia* s. lat.: ROUGEOT 1974); in den Pyrenäen konnte KÜPFER (1974) 2x und 4x Formen von *F. scoparia* (A. KERNER & HACKEL) NYMAN nachweisen und die Reihe der Beispiele könnte noch fortgesetzt werden.

Daraus ergibt sich aber, daß Spekulationen über verwandtschaftliche Zusammenhänge, die sich nur auf vereinzelte Chromosomenzählungen aus kleinen Teilbereichen des Gesamtareals stützen, angezweifelt werden müssen. Damit im Zusammenhang muß auch die Bedeutung echter Allopolyploidie für die Evolutionsvorgänge innerhalb der Gattung *Festuca* als ungenügend bekannt angesehen werden. Dies umso mehr, als durch die strukturelle Gleichartigkeit der Chromosomen karyologische Nachweise ohne Bänderungstechniken nicht zu erbringen sind. Es muß also vorderhand bei Vermutungen bleiben. So postuliert TRACEY (1980), wohl in Anlehnung an HORÁNSZKY & al. (1971) Alloploidie als einen entscheidenden Artbildungsmechanismus im *F. ovina*-Formenkreis. Da sich diese Hypothesen auf die Untersuchung relativ weniger morphologischer Merkmale (hauptsächlich der Blattanatomie) in einem kleinen Teil der Gesamtareale der behandelten Arten stützen, tragen sie doch teilweise spekulativen Charakter. Zumindest bei den dort angeführten Beispielen sind zweifellos weitere Nachforschungen dringend notwendig.

Innerhalb der zumindest im Ostalpenraum verhältnismäßig gut bekannten *F. violacea*-Gruppe konnte auf Grund eigener Untersuchungen für die hexaploide *F. puccinellii* Entstehung durch Allopolyploidie in Erwägung gezogen werden. Diese Vermutung beruht vor allem auf einer gewissen morphologisch-anatomischen sowie ökologischen Mittelstellung (vgl. PILS 1980b) zwischen den in Frage kommenden Ausgangssippen *F. violacea* s. str. (oder ein davon abgeleiteter tetraploider Cytotyp dieser Sippe) und diploider *F. norica*. Aber auch in diesem Fall stehen eindeutigere Beweise noch aus.

Interessante Aspekte können sich schließlich auch aus einer Gegenüberstellung der bisher bekannt gewordenen Chromosomenzahlen ganzer Verwandtschaftsgruppen ergeben. In PILS (1980b) wurde ein derartiger Vergleich zwischen den zweifellos nahe mit-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

einander verwandten Artengruppen von *F. violacea* s. lat. und *F. rubra* s. lat. angestellt[1]). Als wesentlicher Unterschied fällt in diesem Fall die dominierende Rolle der Diploiden im *F. violacea* agg. auf (vor PILS 1980b waren überhaupt nur diploide Zahlen bekannt), während aus *F. rubra* agg. bisher fast nur polyploide Chromosomenzahlen bekannt geworden sind. Auf die möglichen Ursachen solcher Verschiedenheiten soll im nächsten Kapitel näher eingegangen werden.

ÖKOLOGIE UND SOZIOLOGIE

Die große Bedeutung vieler *Festuca*-Arten für die Pflanzensoziologie ist unbestritten, spielen sie doch in vielen Gesellschaften eine dominierende Rolle. Da die meisten Sippen gute Anzeiger für edaphische und kleinklimatische Faktoren sind, kommt ihnen auch als Leitarten im pflanzensoziologischen System einige Bedeutung zu. Die Kenntnis dieser oft sehr charakteristischen Standortsansprüche kann dem Nichtfachmann oft die Bestimmung wesentlich erleichtern und auch dem Systematiker wichtige Hinweise liefern.

Neben solchen, vor allem praktisch orientierten Überlegungen, ist die Kenntnis der ökologischen Stellung einer Sippe oder eines Formenkreises ein nicht zu unterschätzendes Kriterium für phylogenetische Betrachtungen. Darauf hat schon GAMS (1930) hingewiesen. Nach diesem Autor deuten nämlich Verbreitungsschwerpunkte in primären Dauergesellschaften auf Ursprünglichkeit, solche in sekundären, anthropogen beeinflußten und daher jungen Ersatzgesellschaften dagegen auf ein junges Entstehungsalter der entsprechenden Sippen hin. Diese Hypothese hat sich im Rahmen der eigenen Studien als sehr fruchtbar erwiesen. So konnte die Ursprünglichkeit der hauptsächlich in primären subalpinen und alpinen Grasheiden beheimateten *F. violacea*-Gruppe innerhalb des *F. rubra*-Formenkreises inzwischen an Hand morphologischer, karyologischer und chorologischer Kriterien sehr wahrscheinlich gemacht werden (vgl. PILS 1980b). Innerhalb des *F. ovina*-Formenkreises dürfte die *F. halleri*-Gruppe eine ähnlich ursprüngliche Stellung einnehmen (PILS 1980a und unveröff.). Auch diese Gruppe hat bezeichnenderweise den Schwerpunkt ihrer Verbreitung in primären alpinen Grasheiden und Felsfluren.

Offensichtlich haben die über lange Zeiträume relativ stabilen Umweltbedingungen primärer Dauergesellschaften eine vergleichsweise langsame und kontinuierliche Entwicklung der dort vorkommenden Sippen zur Folge gehabt. Diese tragen daher heute eine Reihe von konservativen Zügen. Polyploidie spielt eine geringe Rolle. Sie ist hier vor allem als Reaktion auf eiszeitlich bedingte Arealschwankungen anzusehen (vgl. Kapitel Arealkunde), die ja tiefgreifende Zäsuren in der sonst kontinuierlichen Entwicklung der Sippen dargestellt haben ("polyploidie de migration", FAVARGER 1967).

Ganz andere Selektionsbedingungen wirkten dagegen auf die Sippen ein, die sich in den erst vor vergleichsweise kurzer Zeit durch menschliche Einwirkung entstandenen, zahlreichen sekundären Grünlandgesellschaften auszubreiten begannen. Innerhalb kurzer Zeiträume waren sie großen Veränderungen ihrer Umwelt ausgesetzt. Zahlreiche völlig neu entstandene und immer noch entstehende ökologische Nischen sollten besetzt werden. Die daraufhin einsetzende Phase der Formbildung und Sippendifferenzierung ist anscheinend auch heute noch nicht zu Ende. Große Bedeutung für die rasche Steigerung von Variabilität und Plastizität kam zweifellos der Polyploidie zu. Die Bildung polyploider Sippenreihen (wohl oft "intervarietal autopolyploids") ermöglichte eine divergente Entwicklung der verschiedenen Ploidiestufen. Außerdem erlaubte sie die Rekombination der Merkmale verschiedener Lokalrassen und dadurch die Freisetzung einer hohen Variabilität und Anpassungsfähigkeit. Die Auswirkungen dieser Entwicklung können wir heute an den am stärksten abgeleiteten Zweigen der Gattung, nämlich den Verwandtschaftsgruppen von

---

[1]) Die Chromosomenzahlen von *F. violacea* agg. finden sich in PILS (1980b) in zusammengefaßter Form. Angaben über *F. rubra* agg. bringen z.B. FEDOROV (1969), HUON (1970), AUQUIER & RAMMELOO (1973) und ENGELSKJON (1979).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

F. ovina agg. und *F. rubra* agg. eindrucksvoll studieren. Eine große Formenfülle von morphologisch nur schwach geschiedenen, teilweise auf verschiedenen Ploidiestufen stehenden Formen erschwert auch für den Spezialisten den Überblick außerordentlich. Besonders die oft weit verbreiteten, polyploiden Formen zeichnen sich oft durch eine große Variabilität aus. Dies äußert sich wohl am deutlichsten in den oft völlig unterschiedlichen Standpunkten verschiedener Bearbeiter bei der Abgrenzung der Sippen und ihrer Areale, sowie der verwandtschaftlichen Beziehungen untereinander.

AREALKUNDE

Für Studien der Systematik und Phylogenie stellen zuverlässige Arealkarten wichtige Voraussetzungen dar. Wie oben erwähnt, haben aber besonders in der Gattung *Festuca* Abgrenzungsschwierigkeiten der verschiedenen Sippen untereinander die Erstellung genauer Verbreitungskarten bis jetzt sehr behindert. Dabei würden gerade die in den meisten Gräsergruppen und daher auch bei *Festuca* so häufig vorkommenden polyploiden Reihen ideale Anhaltspunkte zur Rekonstruktion der raum-zeitlichen Entfaltung der einzelnen Polyploidkomplexe bieten.

Als erstes Beispiel sei hier auf die Cytotypenverteilung bei der ostalpisch-endemischen, subalpin-alpin verbreiteten *F. norica* hingewiesen (siehe Arealkarte in PILS 1980b). Diploide Populationen sind in den westlichen Teilen der Ostalpen lokalisiert. Offensichtlich haben sie hier in dem als "Endemismuszentrum ersten Ranges" (PAWLOWSKI 1970) bekanntem Refugialgebiet der Südalpen zwischen Comersee und Mte. Baldo die Eiszeiten überdauert. Darüberhinaus erscheint die Existenz zusätzlicher Refugialräume von mehr lokalem Charakter wahrscheinlich (z.B. Südtiroler Dolomiten und vermutlich das Rofangebirge). Die nach Osten und Nordosten anschließenden tetraploiden (Hohe Tauern, Karnische Alpen) und hexaploiden Populationen (Nördliche Kalkalpen östlich des Inn, Niedere Tauern und Gurktaler Alpen) sind wohl im Zuge von Inter- oder postglazialen Ausbreitungsphasen entstanden ("polyploidie de migration").

Daß die Auswirkungen der Eiszeiten auch an Sippen tiefergelegener, azonaler Sonderstandorte zu verfolgen sind, konnte neuerdings auch am Beispiel der collin bis montan verbreiteten Felspflanze *F. pallens* HOST gezeigt werden (TRACEY 1980, PILS 1980 a, 1981a). Bezeichnenderweise sind in diesem Fall die diploiden Populationen am eiszeitlich kaum beeinflußten nordöstlichen und östlichen Alpenrand und den nördlich angrenzenden Mittelgebirgen lokalisiert. Im Alpeninneren (Murtal und Kärnten) und zumindest in Teilen des Pannonischen Raumes finden sich tetraploide Pflanzen. Dies deutet auf ein jüngeres (postglaziales) Besiedlungsalter dieser Räume hin. Allerdings ist die systematische Stellung (Abgrenzbarkeit) der einzelnen Chromosomenrassen noch nicht vollkommen abgeklärt. Entsprechende Untersuchungen sind im Gang (PILS unveröff.).

Daneben liefert natürlich auch die Kenntnis der Areale karyologisch einheitlicher Sippen bzw. einzelner Cytotypen interessante Hinweise. Dies sei ebenfalls an einigen Beispielen dokumentiert. Oft läßt sich die Arealgestalt als Folge der Auswirkung ökologischer Faktoren hinreichend erklären. Beispielsweise spiegelt die Arealform von *F. valesiaca* GAUDIN deutlich die Bindung dieser Art an kontinentale, sommertrockene Klimate wieder. (Charakteristisch dafür ist die markante Disjunktion zwischen dem osteuropäisch-pannonischem Arealteil und den Vorkommen in den kontinetalsten Tälern der Westalpen und der angrenzenden Ostalpenteile (Etschtal, Vintschgau, Oberinntal bei Kauns; vgl. PILS 1980a).

Im Gegensatz dazu stehen Areale, die durch die aktuellen ökologischen Gegebenheiten allein kaum zu erklären sind. Dieser Fall findet sich anscheinend besonders häufig bei Gebirgssippen und Sippen azonaler Dauergesellschaften, also Formen von oft ± ursprünglichem Charakter (vgl. S). Besonders markante Beispiele aus dem *F. violacea* agg. sind die aprupte Westgrenze von *F. nitida* an der Piave, sowie der auffallende Pseudovikariismus (i. S. von LÖVE 1954) zwischen *F. picturata* und *F. puccinellii.* Die Areale dieser beiden Sippen treffen sich nämlich im Bereich der Zillertaler Alpen, ohne sich dabei nennens-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

wert zu überschneiden. Ähnliche, aus den heutigen ökologischen Verhältnissen nur schwer erklärbare Arealformen, finden sich anscheinend auch innerhalb der *F. halleri*-Gruppe (z.B. bei *F. stenantha* (HACKELK) K. RICHTER sowie im Pseudovikariismus zwischen *F. halleri* ALL. und *F. pseudodura* STEUD., vgl. PILS 1981b) und bei *F. pallens* PILS 1981a). Besonders die lokale Westgrenze von *F. stenantha* und *F. pallens* in den oberösterreichischen Kalkvoralpen (vgl. Karten in MARKGRAF-DANNENBERG 1981 und NIKLFELD 1979) findet Parallelen in ähnlichen Arealbildern einer Reihe weiterer alpiner (MERXMÜLLER 1952) und montaner Sippen (NIKLFELD 1979). In allen diesen Fällen bieten sich Auswirkungen der Eiszeiten als Erklärungsmöglichkeiten an. MERXMÜLLER (1952), NIKLFELD (1972) u.a. haben ja die große Bedeutung der eiszeitlichen Vergletscherungen für das Verständnis der rezenten Arealbilder vieler Gebirgssippen bzw. Sippen azonaler Sondergesellschaften hervorgehoben. Dies wird am deutlichsten bei Sippen, deren Areale auffällige Bindungen an Refugialräume zeigen. Die Ursache dafür liegt wohl in einer fehlenden oder nur geringen Wiederausbreitungstendenz nach dem Eisrückgang. Dies dürfte sowohl die Beschränkung von *F. nitida* auf das eiszeitlich wenig vergletscherte Endemismuszentrum der südöstlichen Kalkalpen östlich der Piave erklären, als auch das Vorkommen von *F. pallens* in den eiszeitlich wenig oder gar nicht vergletscherten nordöstlichen Teilen der nördlichen Kalkalpen, auf deren Refugialcharakter ja schon wiederholt hingewiesen wurde (z.B. MERXMÜLLER 1952).

Indirekt könnte schließlich auch die Lage der recht scharfen Arealgrenze von *F. puccinellii* und *F. picturata* als eine Folge der Eiszeiten angesehen werden (vgl. PILS 1980b). Während nämlich für die ostalpisch-karpatische *F. picturata* Rückwanderung aus am östlichen Rand der Ostalpen gelegenen Refugien angenommen werden muß, ist *F. puccinellii* offensichtlich aus den Westalpen vorgedrungen. Da beide Sippen über Silikat praktisch gleiche ökologische Ansprüche stellen, mußten sie nach ihrem Zusammentreffen (im Bereich der Zillertaler Alpen) miteinander in Konkurrenz treten. Dies dürfte eine weitere Ausbreitung verhindert und damit die ± scharfe Arealgrenze zwischen den beiden Sippen verursacht haben.

Zusammenfassend lassen sich also zwei prinzipiell verschiedene Typen von Arealbildern unterscheiden:

1) Areale, die allein durch die ökologischen Ansprüche der betreffenden Sippen erklärt werden können. Dieser Fall dürfte bei den nach morphologischen, karyologischen und auch soziologischen Kriterien jungen, sehr formenreichen Gruppen von *F. ovina* agg. und *F. rubra* agg. die Regel sein. Als ein besonders markantes Beispiel wurde *F. valesiaca* genannt.

2) Areale, zu deren Verständnis die Auswirkungen eiszeitlicher Vergletscherungen mitberücksichtigt werden müssen. Dieser hier ausführlich diskutierte Fall findet sich anscheinend ziemlich häufig bei ± ursprünglichen Gebirssippen (z.B. *F. violacea* agg. und *F. halleri* agg.) bzw. bei Sippen azonaler primärer Dauergesellschaften *(P. pallens)*. Diese Tatsache kann offensichtlich als weiterer wichtiger Hinweis auf das größere (vorpleistozäne) Alter der betreffenden Gruppen gewertet werden.

SUMMARY

The significance of some methods, used for systematical and phylogenetical studies in the genus *Festuca* L., ist discussed.

1) Leaf anatomy may be a useful criterion, but often it has been schematically overemphasised, whereas other important morphological and anatomical features have been neglected.

2) Detailed analyses of the epidermis cannot only provide differential features between closely related species, but may also give hints for a more natural classification of the genus.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

3) Different root-flourescences of germinating seeds seem to be a reliable means of delimitation of natural groups on infrageneric level.

4) Karyological examinations form the basis of any systematical, chorological, and phylogenetical considerations. As autopolyploids (probably rather intervarietal autopolyploids) are frequent within the genus *Festuca,* as many chromosome counts as possible from the whole range of distribution are needed for reliable statements.

5) The ecological niche of a species may allow conclusions on its phylogeny. Old and stable habitats (e. g. alpine grasslands) shelter species, which are from a morphological and anatomical point of view more conservative (e. g. *F. violacea* agg.). On the other hand younger and more disturbed habitats (meadows, pastures etc.) are colonized by more derived types (e. g. *F. rubra* agg.).

6) The actual ranges of distribution of the more derived species (e.g. *F. ovina* agg. *F. rubra* agg.) can as a rule be explained by their ecological demands, whereas more conservative species (e. g. *F. violacea* agg. and *F. halleri* agg.) often have limited ranges of distribution, which can only be explained by taking into account pleistocene glaciations. This fact, as demonstrated by means of some examples, also incicates greater (pre-pleistocene) age for the latter groups.

LITERATURVERZEICHNIS

AUQUIER, P. & RAMMELOO, J., 1973: Nombres chromosomiques dans le genre *Festuca* en Belgique et dans les régions limitrophes. — Bull. Soc. Bot. Belgique **106:** 317—328.

BIDAULT, M., 1968: Essai de taxonomie expérimentale et numérique sur *Festuca ovina* L. s.l. dans le sud-est de la France. — Rev. Cytol. Biol. Vég. **31:** 217—356.

ENGELSKJON, T., 1979: Chromosome numbers in vascular plants from Norway, including Svalbard. — Opera Bot. **52:** 1—38.

FAVARGER, C., 1967: Cytologie et distribution des plantes. — Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. **42:** 163—206.

FEDOROV, A.A., 1969: Hromosomnye cisla cvetkovyh rastenij. — Leningrad.

GAMS, H., 1930: Über Reliktföhrenwälder und das Dolomitphänomen. — Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich **6:** 32—80.

HACKEL, E., 1882: Monographia Festucarum europaearum. — Kassel, Berlin.

HORÁNSZKY, A., 1955: Die Kenntnis der *Festuca*-Arten auf Grund der Blattepidermis. — Acta Bot. Hung. **1:** 61—88.

HORÁNSZKY, A., JANKO, B. & VIDA, G., 1971: Zur Biosystematik der *Festuca ovina*-Gruppe in Ungarn.-Ann. Univ. Sci. Budapest., Sect. Biol. **13:** 95—101.

HUON, A., 1970: Les Fétuques de l'ouest de la France, recherches de biosystématique et de biogéographie. — Botanica Rhedonica [Rennes], sér. A., **9,** 298 pp

JANCHEN, E. & MARKGRAF-DANNENBERG, I., 1960: *Festuca.* — p. 800—814 in: JANCHEN, E., 1956—1960: Catalogus florae Austriae. I. Teil: *Pteridophyten* und *Anthophyten* (Farne und Blütenpflanzen). — Wien: Springer.

KÜPFER, P., 1974: Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. — Boissiera **23,** 322 pp, 10 Tafeln

LINDNER, H., 1958: Eine einfache und sichere Methode zur serienmäßigen Unterscheidung der Spelzfrüchte von *Festuca rubra* L. und *Festuca ovina* L. — Z. landw. Versuchs-Untersuchungswesen **4** (5): 411—416.

LÖVE, A., 1954: Cytotaxonomical evaluation of corresponding taxa. — Vegetatio **5—6:** 212—224.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

MARKGRAF-DANNENBERG, I., 1974: Aufklärung und verwandtschaftliche Beziehung der kaukasischen *Festuca "longearistata"* (HACK.) SOMM. & LEV. — Candollea **29:** 393—400.

— 1981: *Festuca*-Problem in ökologisch-soziologischem Zusammenhang. — Nachheft zum Bericht über die internationale Fachtagung "Bedeutung der Pflanzensoziologie für eine standortgemäße und umweltgerechte Land- und Almwirtschaft", gehalten am 12. und 13. September 1978 an der BVA für alpenländische Landwirtschaft Gumpenstein, p. 337—386.

MERXMÜLLER, H., 1952: Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen. I—III. — Vorabdruck aus Jahrb. Ver. Schutze Alpenpf. — Tiere **17;** 96—133 (1952); **18:** 135—158 (1953); **19:** 97—139 (1954).

NIKLFELD, H., 1972: Der niederösterreichische Alpenostrand — ein Glazialrefugium montaner Pflanzensippen. — Jahrb. Ver. Schutze Alpenpfl. — Tiere **37:** 1—54.

— 1979: Vegetationsmuster und Arealtypen der montanen Trockenflora in den nordöstlichen Alpen. — Stapfia **4,** 230 pp

PATZKE, E., 1970: Untersuchungen über Wurzelfluoreszenz von Schwingelarten zur Gliederung der Verwandtschaftsgruppe *Festuca* LINNÉ *(Poaceae: Pooideae: Poeae).* — Senckenberg. Biol. **51:** 255—276.

PAWLOWSKI, B., 1970: Remarques sur l'endémisme dans la flore des Alpes et des Carpates.— Vegetatio **21:** 181—243.

PILS, G., 1980a: Beiträge zur Karyologie, Verbreitung und Systematik der Gattung *Festuca* L. in den Ostalpenländern. — Diss. Formal- u. Naturwiss. Fak. Univ. Wien.

— 1980b: Systematik, Verbreitung und Karyologie der *Festuca violacea*-Gruppe (*Poacea*) im Ostalpenraum. — Plant. Syst. Evol. **136:** 73—124.

— 1981a: Karyologie und Verbreitung von *Festuca pallens* HOST in Österreich. — Linzer Biol. Beitr. **13:** 231—241.

— 1981b: Karyologische Untersuchungen an der *Festuca halleri*-Gruppe (*Poaceae*) im Ostalpenraum. — Linzer Biol. Beitr. **13:** 243—255.

ROUGEOT, M.C., 1974: Contribution à l'étude taxonomique du *Festuca varia* HAENKE ssp. *eu-varia* HACK. des Alpes francaises. — Ann. Sci. Univ. Besancon, sér. 3, **15:** 59—108.

SAINT-YVES, A., 1924: Festucarum varietates novae (subg. *Eu-Festuca*). — Bull. Soc. Bot. France **71:** 28—43, 119—135.

STEBBINS, G. L., 1947: Types of polyploids: their classification and significance. — Advances Gen. **1:** 403—429.

TRACEY, R., 1974: = SCHREINER, R., 1974: Cytosystematische Untersuchungen an der *Festuca ovina*-Gruppe im Raum von Wien (vorläufige Mitteilung). — Hausarb. Biol. Umweltwiss., Inst. Bot. Univ. Wien.

— 1980: Beiträge zur Karyologie, Verbreitung und Systematik des *Festuca ovina*-Formenkreises im Osten Österreichs. — Diss. Formal- u. Naturwiss. Fak. Univ. Wien.

UJHELYI, J., 1954: Neues Verfahren zur epidermishistologischen Untersuchung der faserblättrigen Monocotyledonen, insbesondere der *Gramineae*-Familie.-Bot. Közlem. **45:** 229—230.

Adresse des Autors:

DR. Gerhard PILS
Karl-Renner Straße 4/47
A-4040 LINZ

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Stapfia

Jahr/Year: 1982

Band/Volume: 0010

Autor(en)/Author(s): Pils Gerhard

Artikel/Article: Über die Aussagemöglichkeiten verschiedener Methoden zum Studium von Systematik und Phylogenie der Gattung Festuca L. (Poaceae) 71-80