©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Phyton (Austria)	Vol. 13	Fasc. 3–4	169–182	11. X. 1969

Beiträge zur Kenntnis einiger mitteleuropäischer Euphrasien

II. Der Formenreichtum der *Euphrasia rostkoviana*-Gruppe

Von

Hans SCHAEFTLEIN *)

Aus dem Institut für systematische Botanik der Universität Graz

Eingelangt am 14. November 1968

Als ich seinerzeit den taxonomischen Wert des Haarkleides von Euphrasien, vor allem der *Euphrasia rostkoviana*-Gruppe untersuchte (SCHAEFTLEIN 1967), wurde meine Aufmerksamkeit allmählich auch auf die ungewöhnlich große Formenmannigfaltigkeit der in diesem Aggregat vereinigten Sippen gelenkt. Meine Beobachtungen hiezu sind sehr unvollständig; ich teile sie trotzdem mit, um der im Alpenraum lange vernachlässigten Gattung *Euphrasia* wieder mehr Beachtung zu verschaffen.

Euphrasia rostkoviana als Musterfall des sogenannten Saisondimorphismus

Die Gruppe enthält zunächst *Euphrasia rostkoviana* HAYNE mit subsp. *rostkoviana* und subsp. *montana* (JORDAN) WETTST., die auch heute noch da und dort als Arten angesehen werden (hiezu s. ROTHMALER und MERXMÜLLER in HEYWOOD 1960: 159f.). Der Einfachheit halber verwende ich hier für die beiden Sippen die Namen *E. rostkoviana* und *E. montana*, ohne auf die Frage der zutreffenden Rangstufe einzugehen.

E. rostkoviana ist morphologisch sehr reich gegliedert, weil sie offenbar durch verschiedenste Standorte modifikativ stark beeinflußt wird; das gilt in geringerem Maße auch für ihre als *E. kerneri* WETTST. und *E. versicolor* KERN. bezeichneten drüsenlosen Formen. Vielleicht sind durch Selektion bestimmter Genkombinationen auf diesem Wege auch erbliche Ökotypen entstanden.

E. montana, die als drüsenlose Sippe auch den Namen *E. picta* WIMM.

*) Dr. Hans SCHAEFTLEIN, Ehlergasse 8, A-8010 Graz.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

führt, ist eine morphologisch viel einheitlichere, genetisch gut abgehobene Sippe.

Der Vergleich von *E. rostkoviana* mit *E. montana* war besonders wichtig, als er einen der Ausgangspunkte für den sogenannten „Saisondimorphismus" bildete (WETTSTEIN 1896: 43ff.; 1901). WETTSTEIN fand nämlich, daß mehrere Arten der Gattung *Euphrasia* Teilsippen enthalten, die sich in ähnlicher Weise durch Blütezeit und Wuchsform deutlich unterscheiden. So ist z. B. *E. montana* ein Frühblüher, ist nicht oder oberhalb der Stengelmitte wenig verzweigt, besitzt lange Internodien und stumpfe, stumpfzähnige Stengelblätter. Das nahe verwandte Gegenstück, *E. rostkoviana*, sei hingegen ein Spätblüher mit einem schon im unteren Teil meist reichverzweigten Stengel, mit kurzen Internodien und spitzen, spitzzähnigen Stengelblättern.

Den Unterschied in der Blütezeit hielt WETTSTEIN für durchgreifend. *E. montana* sei immer schon verblüht, wenn die ersten Blüten von *E. rostkoviana* sich öffnen (WETTSTEIN 1896: 198). Hingegen beginne *E. rostkoviana* auf Wiesen erst nach Abmähen des Grases oder nach dessen Fruchtreife zu blühen (WETTSTEIN 1896: 46). Die Blütezeiten beider Arten können sich in einem kleinen Bereich überdecken (WETTSTEIN 1896: 187, 195) oder auch streng getrennt sein: „*E. montana* floret ..... Octobrem" (WETTSTEIN 1896: 72). Ähnlich oder noch schärfer äußern sich HAYEK (1912: 186; 1913: 93), VOLLMANN 1914: 665f., ROTHMALER 1963: 287, BINZ/BECHERER 1966: 665f., SMEJKAL 1963b: 56f. WETTSTEIN fand, daß *E. montana* durch ihre frühe Entwicklung und ihren schlanken Wuchs der Vegetation rasch wachsender Wiesen gut angepaßt sei.

Seine Beobachtungen führten WETTSTEIN dazu, die früh blühende Sippe hier und bei anderen Arten als aestival, die spät blühende als autumnal zu benennen; diese Bezeichnungen wurden in der Folge mitunter auch zur rein morphologischen Charakteristik von Wuchsformen verwendet, auch bei Arten, die keinen solchen Dimorphismus zeigen, so von PUGSLEY 1936.

Ein von WETTSTEIN nicht erwähntes, aber anscheinend oft zutreffendes Unterscheidungsmerkmal zwischen den beiderlei Sippen kommt noch hinzu (s. u. a. JØRGENSEN 1919: 13f., PUGSLEY 1930: 471, SMEJKAL 1963b: 175): *E. montana* — ebenso andere aestivale Sippen — entwickelt die ersten Blüten durchschnittlich in den Achseln des vierten Blattpaares ober den Keimblättern oder eines noch tieferen, *E. rostkoviana* vom 6. Blattpaar aufwärts. Die Pflanzen einer Population schwanken allerdings auch in diesem Merkmal mehr oder weniger. So fand ich unter früh blühender *E. rostkoviana* (s. unten S. 173) wiederholt einzelne Pflanzen, die schon am 4. oder 5. Knoten blühten. WILKINS 1963: 545 fand in seinen Versuchen sehr große Schwankungen dieses Merkmales und warnt daher davor, Einzelpflanzen danach zu beurteilen. Man vergleiche auch die unten S. 173 wiedergegebenen Beobachtungen von YEO.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Der früher erwähnte Unterschied in der Gestalt der oberen Stengelblätter hängt z. T. unmittelbar damit zusammen (vgl. WETTSTEIN 1896: 44). Denn da sich Stengelblätter und Tragblätter (Brakteen) bei unseren Augentrosten nicht grundsätzlich unterscheiden und bei vielen Arten die Blattform von unten nach oben allmählich von stumpf und stumpfzähnig zu spitz und spitzzähnig übergeht, liegt es nahe, daß die aestivalen Sippen gegenüber den entsprechenden autumnalen stumpfere und eher stumpfzähnige Stengelblätter tragen; es werden da Blätter in verschiedener relativer Lage am Sproß mit einander verglichen.

Nach wiederholten Angaben, auch in Schlüsseln (z. B. SMEJKAL 1963a: 175; 1963b: 56, ROTHMALER 1963: 281f.) sollen bei den Aestivalsippen zur Blütezeit die untersten Stengel- und meist auch die Keimblätter noch vorhanden sein, bei den autumnalen in der Regel schon fehlen. Dieser Eindruck dürfte z. T. damit zusammenhängen, daß anscheinend *E. montana* öfter in einem verhältnismäßig früheren Entwicklungszustand gesammelt wird als *E. rostkoviana*, z. T. gewiß auch damit, daß sich unter dieser häufig Pflanzen befinden, die zu Anfang ihrer Entwicklung durch dichte Begleitvegetation gehemmt waren und daher erst in höherem Alter zur Blüte kamen. Bei rasch entwickelter *E. rostkoviana* sind zur Zeit der Blüte Keim- und untere Stengelblätter stets vorhanden, bei spät gesammelter *E. montana* fehlen sie in der Regel. Bei der großen Brüchigkeit gepreßter Euphrasien und dem dadurch verursachten schlechten Erhaltungszustand vieler Herbarpflanzen ist das Merkmal auch von geringem praktischem Wert. Gelegentlich wird — so von HAYEK 1912: 186; 1913: 93 — noch angegeben, daß bei *E. rostkoviana* im Gegensatz zu *E. montana* zwischen dem obersten Astpaar und dem Blütenstand meist mehrere Blattpaare, sogenannte Interkalarblätter, eingeschaltet seien. Das trifft, wenigstens als Regel, nicht zu; vielleicht handelt es sich um ein irriges Verallgemeinern von Verhältnissen bei anderen Gattungen mit Saisonformen.

Um die Saisonvikaristen als je zwei Arten — jetzt meist als Unterarten aufgefaßt — zu unterscheiden, war für WETTSTEIN natürlich die Annahme erblicher Unterschiede maßgebend; das fand er auch durch die Aufzucht unserer beiden Sippen aus Samen bestätigt, wobei die charakteristische Entwicklung und Form konstant blieb. Leider hat er über die Ausführung der Versuche im einzelnen nur wenig mitgeteilt (WETTSTEIN 1896: 196, 45ff.). CHABERT 1902: 126, 151f. und JØRGENSEN 1919: 15ff., 26f. haben ihre Beweiskraft bezweifelt. CHABERT verlangt, daß solche Versuche unter den verschiedensten ökologischen Bedingungen unternommen und durch eine Reihe von Jahren fortgesetzt werden müßten. In WETTSTEINS Versuchen ist z. B. nicht geprüft worden, wie *E. montana* ohne Vegetationsschluß, *E. rostkoviana* in weniger dichtem Rasen wachsen würden.

WETTSTEIN wurde dadurch, daß er mehr oder minder ähnliche Er-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

scheinungen in verschiedenen Gattungen fand, zu seiner umfassenden Theorie des sogenannten Saisondimorphismus geführt (1901; 1896: 43ff.). Die Einführung der Wiesenmahd habe dazu geführt, daß aus früher einheitlich sommerblütigen Sippen besonders früh blühende ausgelesen wurden, die ihren Lebenszyklus schon vor der Mahd beenden, und wesentlich später sich entwickelnde, die erst nach der Mahd hochwachsen und durch diese daher nicht geschädigt werden. Es handle sich um eine ganz junge Artbildung durch Anpassung von Wiesenpflanzen an die durch den Menschen herbeigeführten Vegetationsverhältnisse.

Diese zunächst bestechende Theorie war der Ausgangspunkt eines umfangreichen Schrifttums, das man im wesentlichen bei KRAUSE 1940 und SMEJKAL 1963a verzeichnet findet; s. auch SCHNEIDER in ROTHMALER 1963: 281f. und Soó 1964: 22. Der Ausdruck Saisondimorphismus war nicht glücklich, da er in der Zoologie, der er entnommen wurde, etwas grundsätzlich anderes bedeutet; er wird nun häufig durch „-diphylismus" ersetzt. WETTSTEINS Versuch, die beobachteten Erscheinungen durch die auslesende Wirkung der Wiesenmahd zu erklären, wurde überwiegend abgelehnt. Da man fand, daß es in manchen Arten neben den aestivalen und autumnalen auch Zwischenrassen, sogenannte monomorphe Rassen gibt, spricht man auch von „Saisonpolymorphismus" („-phylismus"). Mit „Pseudosaisondi(poly-)morphismus" werden Fälle bezeichnet, in denen ähnliche Kleinsippen einer Gesamtart nicht nach der Blütezeit, sondern nach der Art des Standortes und dem Gesellschaftsanschluß geschieden sind.

Doch zurück zu dem Einzelfall unserer beiden Augentroste! Daß charakteristisch ausgeprägte *E. montana* einen genetisch gut begründeten, im gebirgigen Mitteleuropa besonders in montanen Lagen mehr oder minder verbreiteten Ökotypus darstellt, darf man wohl annehmen. Dafür sprechen WETTSTEINS Versuche trotz ihrer zeitlichen und ökologischen Beschränkung; dazu kommen zahlreiche aus dem Schrifttum ersichtliche übereinstimmende Beobachtungen solcher Formen und ebensolche Belege in den Herbarien von den verschiedensten Fundorten. Auch die Tatsache, daß die heutigen Populationen von *E. montana* (drüsig und drüsenlos gemischt) auf der Bodenwiese des Gahns im Gebiete des Wiener Schneeberges mit denen völlig übereinstimmen, die aus den letzten Jahrzehnten des vorigen Jahrhunderts durch zahlreiche Aufsammlungen von WETTSTEIN und anderen belegt sind, spricht klar für erbliche Kontinuität (SCHAEFTLEIN 1967: 58). Bei meinem Besuche der Bodenwiese konnte ich auch sehen, daß die allerdings noch sehr jungen Pflanzen den charakteristischen aestivalen Habitus auch dort zeigten, wo sie, selbst niedrig bleibend, in ganz niedrigem Weiderasen wuchsen und Platz zur Verzweigung gehabt hätten. Allerdings waren auch die in höheren Mähwiesen wachsenden Pflanzen nicht, wie WETTSTEIN 1896: 46 von seinen Versuchspflanzen berichtet, zugleich mit dem Grase

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

hochgewachsen, sondern es war deutlich zu sehen, daß sie vom Grunde des bestehenden Rasens aufstrebten und erst zum Teil die Höhe der Grasnarbe erreicht hatten. Die Notwendigkeit neuer Versuche zur Problematik der beiden Saisonformen von *E. rostkoviana* ist unten S. 177 behandelt.

Es liegt nahe, die verschiedenen Wuchsformen auf genisch gesteuerte entwicklungsphysiologische Vorgänge zurückzuführen. Wahrscheinlich könnte man durch Versuche, etwa mit Anwendung von Wuchsstoffen, der Erklärung näher kommen.

Kritische Bemerkungen zu den bisherigen Annahmen

E. rostkoviana ist jedoch gegenüber *E. montana* durchaus nicht so scharf abgegrenzt, wie dies in der Regel angegeben wird. Insbesonders wird ihre große Plastizität zu wenig beachtet.

Zunächst übergreifen sich die Blütezeiten der beiden Sippen viel stärker als es bisher meist angenommen wurde. *E. rostkoviana* haben ich und gelegentlich andere in der Umgebung von Graz, in der West- und Südweststeiermark häufig schon ganz früh im Juni blühend gefunden u. z. keineswegs nur in phänologisch abnormalen Jahren [1]). In einzelnen Fällen mußte der Blühbeginn in die letzte Maidekade zurückgereicht haben und auch im Herbar GZU fand ich schon im Mai aufgeblühte Pflanzen aus diesen Gebieten mehrfach belegt; alle diese Fälle aus Höhen von ±400 m. Im obersteirischen Enns- und Paltental (ca. 700 m) beginnt die Blütezeit nach eigenen Funden (1964) und Belegen von Melzer um den 20. Juni, am Reinischkogel (steirisches Koralpengebiet) in Höhe von ca. 1100 m ab 10. Juni (1966) und in der Umgebung von Hohentauern (Rottenmanner Tauern) bei ca. 1200 m in den letzten Junitagen (1964). Krause 1940: 51f. bringt ähnliche Angaben über auffallend früh blühende *E. rostkoviana* aus Schlesien und auch in Herbarien fand ich mehrfach ähnliche Fälle aus verschiedenen Gebieten. Daß es nicht sehr viele waren, mag immerhin mit der Wiesenmahd zusammenhängen, die gerade in die kritische Zeit fällt und seit kurzem blühende oder gerade vor dem Aufblühen stehende Pflanzen zerstört, so daß sie nur durch kurze Zeit beobachtet werden können. Aber auch die auf Herbarbogen nicht ganz seltenen putierten Pflanzen sind Zeugen ihres Hochwachsens vor der Mahd.

Umgekehrt findet man da und dort auch später blühende *E. montana*. So sah ich sie — drüsig und drüsenlos (Schaeftlein 1967: 58) — auf der Bodenwiese des Gahns in ca. 1100 m Höhe am 2. 7. 1964, einem phänologisch normalen Jahr, erst kurz nach dem Aufblühen; auch die Herbarbelege von diesem oft besuchten Fundort lassen keine wesentlich frühere Blütezeit

---

[1]) In Versuchen von Yeo 1964: 7 zeigte sich, daß ungewöhnliche Hitzeperioden im Frühjahr autumnale Euphrasien zu abnormal frühem Blühen brachten; die ersten Blüten bildeten sich z. T. auf wesentlich tieferen Knoten als sonst bei diesen Arten.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

erkennen. Um diese Zeit beginnt in ähnlichen Lagen auch *E. rostkoviana* zu blühen (s. oben). Bei Hohentauern (SCHAEFTLEIN 1967: 60) blühten Moorpflanzen von eindeutig aestivalem Habitus, also *E. montana* (drüsig und drüsenlos) und stark verzweigte, niedrige *E. rostkoviana* auf einer Viehweide an der Wende vom Juni zum Juli 1964 knapp nach einander auf. — Die *E. montana*, die VOLLMANN am 18. 8. 1905 zusammen mit formgleichen drüsenlosen Pflanzen (von ihm als *E. praecox* var. *turfosa* benannt) im Winkelmoor im Osten der Bayerischen Alpen sammelte, ist ein Beispiel für sehr spät blühende sogenannte Aestivalsippen, ebenso die *E. algoviana* K. MÜLLER & GERSTLAUER (s. SCHAEFTLEIN 1967: 66, 55f.). Auch KUNZ 1960: 170 bemerkt, „daß sich der aestivale Habitus bei *E. picta* (und *montana*) lediglich in tiefen Lagen zugleich in einer früheren Blütezeit dokumentiert". Wie weit das in diesen tiefen Lagen immer der Fall sei, kann ich aus eigener Beobachtung nicht beurteilen.

Auch der morphologische Gegensatz zwischen beiden Sippen ist nicht so scharf, wie dies von der herrschenden Lehre, auch in Schlüsseln und schematischen Abbildungen, dargestellt wird.

So ist *E. rostkoviana* durchaus nicht so regelmäßig und eindeutig vom Grunde an verzweigt, wie sie dies angeblich sein sollte. Man findet neben solchen, angeblich typischen Pflanzen in vielen Populationen u. z. in größerer Zahl und nicht nur „in schwächlichen Individuen" (WETTSTEIN 1896: 183) unverzweigte oder nur oben schwach verzweigte Pflanzen (vgl. auch KRAUSE 1940: 49) .In Populationen mit verhältnismäßig vielen Jungpflanzen ist der Anteil nicht oder kaum verzweigter Pflanzen schon dadurch größer, daß bei *E. rostkoviana* die Verzweigung in vielen Fällen dem Höhenwuchs nachfolgt, was SCHNEIDER 1964: 183 auch bei *Odontites rubra* beobachtete. Ich konnte mehrmals bei wiederholtem Besuch einer Fundstelle nach etwa zwei Wochen feststellen, daß die früher unverzweigten Pflanzen in der Zwischenzeit mehr minder reichlich Äste entwickelt hatten, während inzwischen neue, noch nicht verzweigte nachgewachsen waren.

Besonders aber trägt die Begleitvegetation sehr wesentlich zur Wuchsform und zum Ausmaß der Verzweigung bei, was man gerade an den zuvor behandelten früh blühenden Pflanzen in noch nicht gemähtem Rasen oft beobachten kann. Wachsen die Augentrostpflanzen in höherem, nicht ganz eng geschlossenem Rasen, so drängen sie offensichtlich zum Licht und wachsen mit langen Internodien möglichst rasch aufwärts bis zur Höhe des Rasens; ungleiche Höhe des Rasens bildet sich meist in der Wuchshöhe der Euphrasien ab. In Lücken des Rasens, auch an Wegrändern findet man schon früh niedrigere, stärker zur Verzweigung neigende Pflanzen. Ist der Begleitrasen allerdings ganz dicht, so gelingt es ihnen nicht, in die Höhe zu kommen, sie bleiben gestaucht, bilden zahlreiche, ganz kurze Internodien und häufig auch kurze Äste, wachsen sehr langsam fort und kommen erst zu freiem Wuchs und zur Blüte, sobald das Gras gemäht wird

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

oder sich zur Zeit der Fruchtreife allmählich lockert; WETTSTEIN 1896: 45ff., Taf. 12 Fig. 12, 13 schildert dieses Verhalten sehr anschaulich. So entwickeln sich Wuchsformen, die vielfach als allein charakteristisch für die sogenannte Autumnalform angesehen werden. Solche augenblicklich nicht hochkommende Pflanzen findet man oft auch zwischen den soeben geschilderten schlanken und hochwüchsigen, sei es, daß ihre Vitalität und Unterstützung durch die Wirtspflanzen geringer ist oder die Behinderung durch die nächste Umgebung stärker. Auch nach der Mahd läßt sich mitunter der vorher bestandene Zustand der Augentroste aus den Anteilen erschließen, den solche erst zögernd hochgekommene und daher von der Sense verschonte Pflanzen und durch die Mahd geköpfte an der Population haben. Anscheinend gibt es einen Grenzwert der Rasendichte, bei dessen Überschreitung unsere Euphrasien keine Lebensmöglichkeit mehr haben. Ich habe wiederholt in gut bewirtschafteten, ganz dichten Kunstwiesen vergeblich nach ihnen gesucht und konnte in einem Falle in der westlichen Umgebung von Graz einwandfrei beobachten, daß eine Wiese, die ungefähr dem von KRAUSE 1940 geschilderten Zustand der „Halbkulturwiese" entsprochen und zahlreicher, früh blühender *E. rostkoviana* Lebensraum geboten hatte, im Laufe weniger Jahre nach zweimaliger Kunstdüngung ganz dichten Schluß hoher Gräser angenommen hatte, wobei die Augentroste verschwunden waren; auch nach der Mahd tauchten sie nicht mehr auf. Hier könnte allerdings auch an die Möglichkeit gedacht werden, daß die unmittelbare Wirkung des Kunstdüngers sie vertrieben haben könnte. Hiezu sowie überhaupt zur Ökologie und Soziologie wären Beobachtungen und Versuche geboten.

Wird die Entwicklung der Euphrasien nicht bald durch Mahd unterbrochen — ich konnte sie wiederholt in etwas verwilderten Rasen beobachten, die gar nicht oder erst sehr spät gemäht wurden und sich von selbst allmählich lockerten —, so setzen auch die früher unverzweigten Pflanzen je nach Raummöglichkeit Äste an, oft schon tief unten; häufig sind diese ebenso hochstrebend, schlank und langgliedrig wie die Hauptsprosse. So oder ähnlich bilden sich üppige Formen, die als var. (f.) *pinguis* bezeichnet zu werden pflegen (WETTSTEIN 1896: 191); daß an ihnen die Zahl der Blüten gering sei, kann ich als Regel nicht bestätigen. — Sehr deutlich zeigen sich die Abhängigkeit der Wuchsformen von der Begleitvegetation und der Einfluß der Zeit der Mahd auf die Gestalt von *E. rostkoviana*, wenn man sie in Wiesenbereichen beobachten kann, von denen erst ein Teil gemäht ist, was mir mehrmals möglich war; s. SCHAEFTLEIN 1967: 63 (Schwanberg), 64 (feuchte Zone des Wiener Beckens, Neusiedler Wiesen); Ähnliches habe ich auch bei Hohentauern beobachtet.

Die geschilderten schlanken, langgliedrigen, nicht oder wenig verzweigten Pflanzen sind durchaus nicht auf „feuchte, sumpfige Standorte" beschränkt, wo sie nach WETTSTEIN 1896: 191 „zwischen anderen hoch-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

wüchsigen Sumpfpflanzen wachsen" (vgl. auch unten S. 177), sondern kommen oft auch in hochwüchsigen, halbfeuchten oder trockenen Wiesen vor. Sie sind offenbar Standortsformen (Modifikanten) von *E. rostkoviana*, die sich aber morphologisch echter (genetisch bedingter) *E. montana* in hohem Grade nähern können. Auch sonst ist WETTSTEINS 1896: 191 seither öfter wiederholte Angabe, daß *E. rostkoviana* vorherrschend feuchte Wiesen bewohne, zu eng; lediglich ausgesprochene Xerophytenrasen dürfte sie meiden.

Schon WETTSTEIN 1901: 346 hat darauf hingewiesen, „daß bei *E. rostkoviana* und verschiedenen Gentianen an feuchten, üppigen Standorten Formen entstehen, die morphologisch und biologisch den früh blühenden Arten oft schon recht nahe kommen". KRAUSE 1940: 43ff., der von zahlreichen ähnlichen Beobachtungen in Schlesien berichtet, nennt solche Formen bezeichnend „montanoid". Vorher hatte schon SCHWARZ 1935: 48 hervorgehoben, daß die aestivalen Typen der Gattungen *Euphrasia*, *Melympyrum*, *Rhinanthus* „etiolierten Pflanzen der autumnalen Arten beträchtlich ähneln" und die letzteren von weniger mit der betreffenden Gattung Vertrauten häufig für aestivale Arten gehalten werden.

In der Tat zeigt die Durchsicht von Herbarien, daß solche Pflanzen, besonders früh blühende, oft irrig als *E. montana* bestimmt werden; daher müssen auch manche veröffentlichte Verbreitungsangaben, soweit nicht Belege vorliegen, bezweifelt werden. So beziehen sich Angaben von *E. montana* von „Wenisbuch bei Graz und Waasen bei Wildon, neu für Mittelsteiermark" in FRITSCH 1930: 86 nach den im Herbar GZU erliegenden Belegen von SALZMANN eindeutig auf solche Frühformen von *E. rostkoviana*. Über die „*E. picta* (*kerneri*) var. *praecox*" von den Neusiedler Wiesen im Burgenland s. SCHAEFTLEIN 1967: 64f. Daß ich auch einzelne von WETTSTEIN als *E. montana* revidierte Belege sah, die mir nur solche Modifikanten von *E. rostkoviana* zu sein schienen, unterstreicht die Dringlichkeit weiterer Untersuchungen, um hier auch rein morphologisch die genotypische und phänotypische Variation besser unterscheiden zu können.

Am Standort wird es in vielen Fällen gelingen, solche bloß „montanoide" Formen an dem augenscheinlichen Zusammenhang von Wuchshöhe und Gestalt mit der Höhe und Dichte des Rasens, ferner an Uneinheitlichkeit der Gestalt in der Population zu erkennen; nicht selten kommen noch mehrere kurze Internodien am Grunde der Sprosse und die durchschnittliche Lage der untersten Blüten am 6. Knoten oder noch höher als Hilfen dazu. Aber auch *E. montana* wächst in höheren Rasen natürlich höher.

Größere Schwierigkeiten können Herbarbelege bereiten, wenn die Aufsammlungen wegen zu geringer Zahl der Pflanzen oder wegen befangener Auswahl (SCHAFETLEIN 1967: 65) kein entsprechendes Abbild der Variationsbreite der Population darstellen.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Zwischenformen zwischen *E. rostkoviana* und *montana*, von deren Verbreitung z. B. CHABERT 1902: 152 und SMEJKAL 1963b: 58 sprechen, sind gewiß z. T. solche „montanoide" Formen von *E. rostkoviana*. Es mögen aber auch Ökotypen darunter sein, die noch nicht so scharf von *E. rostkoviana* abgesetzt sind wie gut ausgebildete *E. montana*. Das würde auch mit der Annahme polytoper Entstehung dieser Sippe übereinstimmen, die sich schon aus WETTSTEINS Auffassung von ihrer Entstehung ergibt, die aber auch neueren Hypothesen über ihre eiszeitliche Formung — so SCHWARZ 1935: 47f. und SMEJKAL 1963a: 180f. — offenbar zugrunde liegt.

Jedenfalls sind neue, heutigen Anforderungen entsprechende Versuche sowohl an *E. montana* als an solchen möglichen Ökotypen nötig, wie sie kürzlich von TER BORG 1966 mit *Rhinanthus*-Sippen begonnen wurden.

Es ist bemerkenswert, daß in Skandinavien bei dem „Artenpaar" *E. brevipila* BURN. & GREMLI und *E. vernalis* LIST (*E. tenuis* (BRENN.) WETTST.), das dort nach Häufigkeit und Verbreitung eine ähnliche Rolle spielt wie bei uns *E. rostkoviana* und *montana*, nach sehr eingehenden Beobachtungen von JØRGENSEN 1919: 11ff. ganz ähnliche Verhältnisse zu bestehen scheinen, wie sie hier für diese geschildert wurden. Auch dort ist die Gliederung der Gesamtart in zwei Saisonsippen nicht scharf, Zwischenformen kommen reichlich vor, anscheinend sowohl genotypischer als phänotypischer Natur.

Wuchsformen in Sumpfwiesen und Flachmooren

„Montanoide" drüsige und drüsenlose großblütige Augentroste findet man, wie oben erwähnt, zwar nicht ausschließlich, aber verhältnismäßig häufig in Sumpfwiesen und Flachmooren (meist als sogenannte Streuwiesen genutzt). Daß sie gerade von solchen Standorten in Herbarien zahlreich vertreten sind, dürfte zur Ursache haben, daß Streuwiesen in vielen Gegenden erst im Herbst gemäht werden, die Euphrasien daher dort durch lange Zeit beobachtet werden können. In besonders großer Zahl sah ich solche Moorformen aus Oberbayern, vor allem von Moränengelände, im Herbar M (einschließlich Herbar Freiberg), ferner aus dem Gebiet des Untersees (Bodensee), besonders Belege von BAUMANN im Z und ZT. Auch in der Umgebung von Hohentauern (SCHAEFTLEIN 1967: 60) beobachtete ich in größerer Zahl Populationen solcher charakteristischer Moorpflanzen. Es sind meist unverzweigte oder nur oben verzweigte, oft sehr hohe Pflanzen (nach BAUMANN 1911: 432 bis 55 cm hoch) mit mindestens z. T. sehr langen Internodien. Sie werden in den Herbarien häufig als *f. uliginosa* (DUCOMMUN) BAUMANN 1911 (VOLLMANN 1914) bezeichnet; WETTSTEIN 1896: 191f. nannte sie var. *uliginosa*, da er unter Varietät eine phänotypisch geprägte Standortsform verstand. Er habe durch das Experiment, über das er leider nichts Näheres mitteilte, nachweisen können, „daß es sich bei diesen Formen um individuelle Standortseinflüsse handle." Die drüsenlose

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Parallelform, die WETTSTEIN 1896 noch nicht kannte, die *E. kerneri* var. *turfosa* (VOLLM.) WETTST. in BAUMANN 1911: 432, jetzt meist als var. oder f. *praeaestiva* (BORB.) bezeichnet, hält WETTSTEIN für eine „analoge Erscheinung".

Gewiß sind die meisten dieser charakteristischen Moorpflanzen reine Standortsformen, in einzelnen Fällen gibt es aber auch erbfeste *E. montana* auf solchen Standorten (SCHAEFTLEIN 1967: 60, 66); auch als Ökotypen anzusprechende Zwischenformen zwischen *E. montana* und *E. rostkoviana* — vgl. oben S. 177 — mögen hie und da vorkommen.

Gegen die Bezeichnung solcher Moorformen mit dem Epitheton *uliginosa* bestehen Bedenken. Die Beschreibung der *E. uliginosa* DUCOMMUN durch REUTER 1861: 169 ist in Bezug auf die Wuchsform wenig bezeichnend, die Beziehung auf die seit WETTSTEIN in der Regel unter dem Namen verstandenen hochwüchsigen Moorpflanzen sehr fraglich. Daß sie meist kleinblütig seien, was auch WETTSTEIN und VOLLMANN als nicht selten anführen, ist mindestens nicht die Regel. Auch CHABERT 1902: 148 versteht unter dem Namen offensichtlich andere Formen als die uns hier beschäftigenden. Die „Originalexemplare" (WETTSTEIN 1896: 191) aus dem Herbar REUTER-BARBEY konnte ich nicht sehen, da sie nach Auskunft des Conservatoire Botanique in Genf nicht aufgefunden werden konnten; man sandte mir aber freundlicherweise aus dem Herbar SCHMIDELY einen Bogen mit 2 Euphrasia-Pflanzen und einem Fragment einer solchen mit der Etikette: „*Euphrasia uliginosa* Nobis. Pied du Salève, audessus de Collonge. 10. août 56. Leg. J. C. Ducommun, Genevae". Die Pflanzen stammen zumindest aus nächster Nähe der „Originalbelege", wahrscheinlich ist der Fundort der gleiche. Es sind ca. 15 cm hohe, relativ kleinblütige Pflanzen, eine etwas unter der Mitte, die andere etwas darüber mäßig verzweigt, wie sie in Beständen von *E. rostkoviana* nicht selten zu finden sind.

Es lohnt sich aber nicht, der Sache weiter auf den Grund zu gehen, da nach heutiger Auffassung (s. u. a. DAVIS & HEYWOOD 1963: 78, ROTHMALER 1955: 100) nur genotypisch fixierte Einheiten nach dem Code benannt werden sollen. Wenn wünschenswert, kann man solche Formen durch einen Beisatz außerhalb des Namens kennzeichnen, etwa Moorform, Form dichten, hohen Rasens o. ä. Das gilt ebenso für die angeführten, herkömmlich als *E. kerneri* bezeichneten drüsenlosen Pflanzen.

Der aestivalen und der autumnalen Unterart von *E. rostkoviana* stellte ROTHMALER 1963: 287 im Bestimmungsschlüssel (von ihm schon vorher angekündigt in HEYWOOD 1960: 159) eine „monomorphe", auf Flachmooren und Feuchtwiesen in Norddeutschland wachsende subsp. *kreiselii* ROTHM. & U. SCHNEIDER gegenüber, bei der nach der beigegebenen schematischen Abbildung und den Schlüsselmerkmalen die untersten Internodien kurz, die weiteren aber länger als die Blätter sein und diese zur Blütezeit meist noch erhalten sein sollten. Oberwärts trügen die Pflanzen

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

stets kurze, aufrechte, blühende Äste. Pflanzen der geschilderten und abgebildeten Form kann man nebst unverzweigten in den oben behandelten Moorpopulationen immer wieder finden. So lag die Vermutung nahe, daß es sich um bloße Standortsformen handle. Sie wurde für mich zur Gewißheit, als sich aus der lange erwarteten Beschreibung der neuen Sippe durch U. SCHNEIDER in ROTHMALER & al. 1965: 89 ergab, daß irgendeine Erblichkeitsprüfung nicht stattgefunden hatte. Inzwischen hatte schon SCHWARZ 1964: 52 mitgeteilt, daß die Standortsform, um die es sich handelte, in der Kultur zur Typusrasse zurückgeschlagen sei.

Auch die morphologisch und in der Blütezeit nicht einheitlichen Belege der subsp. *kreiselii*, die ich durch freundliche Vermittlung von Frau U. SCHNEIDER aus dem Herbar GFW und ihrem eigenen zur Ansicht erhielt, lassen bei dem Teil der Pflanzen, der der Beschreibung und schematischen Abbildung gut entspricht, keinen Zweifel, daß sie ihre charakteristische Form phänotypischer Anpassung an höheren Begleitrasen verdanken. Leider ist der zuerst übersandte Typusbeleg auf dem Transport hieher verloren gegangen. — Daß die neue subspecies bereits in die Flora polska (JASIEWICZ 1967: 22) und in die Neuauflage der Flora von Deutschland von SCHMEIL-FITSCHEN (RAU & SENGHAS 1968: 343) aufgenommen wurde, zeigt die Gefahren, die mit solchen voreiligen Veröffentlichungen oft verbunden sein können.

Formbildung durch Hybridisation

Daß die Arten der Gattung *Euphrasia* oft bastardieren und Hybridisation wesentlich zum Entstehen von Arten beigetragen hat und noch beiträgt, wird seit WETTSTEIN (1896: 28f.) bis heute (u. a. YEO 1955: 130; 1966: 241ff.) angenommen. Allein gerade bei der *E. rostkoviana*-Gruppe bestehen gegenüber den mit ihr in Mitteleuropa häufig zusammen wachsenden Arten zytologische Schranken für eine häufige Bastardierung. *E. rostkoviana* und *E. montana* sind nämlich diploid und das muß mit hoher Wahrscheinlichkeit auch für ihre zytologisch noch nicht untersuchten, bisher als *E. picta, kerneri* und *versicolor* bezeichneten drüsenlosen Formen gelten. Die für eine Bastardierung in Mitteleuropa besonders in Betracht kommenden *E. stricta, minima* und *salisburgensis* sind dagegen tetraploid (SCHAEFTLEIN 1967: 50; es wird gebeten, einen auf dieser Seite oben stehengebliebenen Schreibfehler zu berichtigen: n = 11 — nicht 7). Aus Kreuzungen von *E. rostkoviana* mit ihnen kann man also als (seltene) Bastarde nur weitgehend unfruchtbare triploide Pflanzen erwarten und solche hat YEO (1956, 1966) bei eingehenden Untersuchungen britischer *Euphrasia*-Populationen in ähnlichen Fällen auch mehrfach gefunden. Aber er hat bei gemeinsamen oder benachbarten Vorkommen diploider und tetraploider Augentroste wiederholt auch fertile diploide, intermediäre Pflanzen festgestellt. Ihre Entstehung — künstlich konnten solche bisher nicht erzeugt

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

werden — führt er darauf zurück, daß sich bei solchen triploiden Hybriden bei der Reifeteilung gelegentlich 11 Bivalente und 11 Univalente bilden und so entstandene haploide Gameten bei Rückkreuzung mit der diploiden Ausgangsart fruchtbare Nachkommen ergeben. Durch weitere Fortpflanzung und Rückkreuzungen können Hybridformenschwärme entstehen, welche größere oder geringere Introgression von Merkmalen der tetraploiden Art in die diploide erkennen lassen. In Fällen, in denen sich die Hybriden von der diploiden Ausgangsart räumlich oder ökologisch getrennt entwickelt und bei überwiegender Selbstbefruchtung durch Auslese an einen neuen Standort angepaßt hatten, können sich so morphologisch ziemlich einheitliche Populationen intermediärer Sippen entwickeln. Solche Sippen hält Yeo für neue Arten, wenn sie nicht lokal begrenzt, sondern — wahrscheinlich polytop entstanden — über einen größeren Bereich verbreitet sind.

Yeo (1956: 265) fügt bei, daß er an Herbarmaterial von *E. rostkoviana* vom europäischen Kontinent wiederholt Merkmale gesehen habe, die an tetraploide Arten erinnern. Auch ich habe, bevor ich Yeos Arbeit kannte, mehrmals an *E. stricta* und *E. minima* anklingende Populationen von *E. rostkoviana* gesehen, für die ich nun hybridogene Introgression als mögliche Erklärung ansehen. Solche Populationen erfordern also in Hinkunft gründliche Untersuchung und zytologische Prüfung. Ähnlich könnte auch der von Wettstein 1896: 284ff. eingehend geschilderte, fruchtbare und in einem Gebiete der Ortlergruppe massenhaft vorkommende Bastard zwischen der ebenfalls diploiden *E. hirtella* und der tetraploiden *E. minima* (*E.* × *freynii* Wettst.) zu erklären sein. Auch diese Sippe sollte gründlich untersucht werden.

Schließlich wiederhole ich meinen schon 1967 ausgesprochenen Dank an alle, die meine *Euphrasia*-Studien irgendwie gefördert haben. Ganz besonders danke ich den Herren Universitätsprofessoren Dr. F. J. Widder und Dr. F. Ehrendorfer für die mir gewährte Möglichkeit der Arbeit in dem früher und jetzt von ihnen geleiteten Institut und für wertvolle Hinweise und Ratschläge.

Zusammenfassung

Euphrasia rostkoviana agg. gilt mit der „aestivalen" *E. montana* (*E. rostkoviana* subsp. *montana*) und der „autumnalen" *E. rostkoviana* (subsp. *rostkoviana*) als Musterfall des sogenannten Saisondimorphismus. Die beiden Sippen sind jedoch nach Blütezeit und Gestalt nicht so scharf geschieden, wie dies meist dargestellt wird. Während *E. montana* eine sich vererbende, verhältnismäßig einheitliche Form zeigt, entwickelt *E. rostkoviana* einen ungewöhnlichen, oft nicht hinreichend beachteten Reichtum an Formen, die ihre Bildung überwiegend phänotypischer Anpassung an ihre sehr mannigfaltigen Standorte verdanken; einzelne davon, schlank und

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

wenig verzweigt, können sich morphologisch echter (erbsteter) *E. montana* nähern. Wahrscheinlich hat auslesende Wirkung des Standortes da und dort auch erbliche Ökotypen von *E. rostkoviana* entstehen lassen.

Phänotypisch entstanden sind auch die schlanken, hochwüchsigen Augentrostpflanzen auf Flachmooren und ähnlichen Standorten, die oft als var. (f.) *uliginosa* bezeichnet werden. Zu ihnen gehören auch die kürzlich als subsp. *kreiselii* ROTHM. & U. SCHNEIDER beschriebenen Pflanzen von Feuchtwiesen in Mecklenburg; ein taxonomischer Rang nach dem Code kommt ihnen daher nicht zu.

Schließlich wird für weitere Studien auf die Möglichkeit der Introgression von Merkmalen tetraploider Arten (*E. stricta, minima, salisburgensis*) in die diploide *E. rostkoviana* hingewiesen, wodurch einheitliche Populationen diploider intermediärer Pflanzen entstehen können.

Schrifttum

BAUMANN E. 1911. Die Vegetation des Untersees (Bodensee). — Stuttgart.

BINZ A./BECHERER A. 1968. Schul- und Exkursionsflora für die Schweiz. ed. 13. — Basel.

TER BORG S. J. 1966. Hemiparasites. — In: BAKER D. et al. 1966. Ecological research at the plant-ecology laboratory, State university, Groningen. — Wentia 15: 1—24.

CHABERT A. 1902. Les Euphrasia de la France. — Bull. Herb. Boissier, ser. 2: 121—152, 265—280, 497—520.

DAVIS P. H. & HEYWOOD V. H. 1963. Principles of angiosperm taxonomy. — Edinburgh, London.

FRITSCH K. 1930. Achter Beitrag zur Flora von Steiermark. — Mitt. naturw. Ver. Steiermark 66: 72—95.

HAYEK A. 1912. Flora von Steiermark 2/1 (3). — Berlin.

— 1913. *Euphrasia*. — In: HEGI G., Ill. Flora von Mittel-Europa 6/1: 83—100.

HEYWOOD V. H. (ed.) 1960. Problems of taxonomy and distribution in the european flora. — Rep. spec. nov. 63 (2): 105—228.

JASIEWICZ A. 1967. *Euphrasia*. — In PAWLOWSKI B. & al. Flora polska 11: 7—24. Warschau, Krakau.

JØRGENSEN E. 1919. Die *Euphrasia*-Arten Norwegens. — Bergens Mus. Aarbok 1916—1917. Naturw. R. 5.

KRAUSE J. 1940. Studien über den Saisondimorphismus der Pflanzen ... — Beiträge zur Biologie der Pflanzen 27 (1): 1—91.

KUNZ H. 1960. Kleine kritische Beiträge zur Flora von Basel und Umgebung 1.— Bauhinia 1 (3): 163—172.

PUGSLEY H. 1930. A revision of the british Euphrasiae. — J. linn. Soc. 48: 467—544.

— 1936. Enumeration of the species of *Euphrasia* L. sect. *semicalcaratae* BENTH. — J. Bot. 74: 273—288.

RAUH W. & SENGHAS K. 1968. SCHMEIL-FITSCHEN, Flora von Deutschland ... ed. 81. — Heidelberg.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

REUTER G. F. 1861. Catalogue des plantes vasculaires qui croissent naturellement aux environs de Genève ed. 2. — Genève.

ROTHMALER W. 1955. Allgemeine Taxonomie und Chorologie der Pflanzen. ed. 2. — Jena.

— 1963. Exkursionsflora von Deutschland. Kritischer Ergänzungsband. — Berlin.

— & al. 1965. Beiträge zur Kenntnis der Flora von Mecklenburg II. — Wiss. Z. d. Ernst-Moritz-Arndt-Univ. Greifswald 14, Math.-naturw. Reihe 1/2: 77—92.

SCHAEFTLEIN H. 1967. Beiträge zur Kenntnis einiger mitteleuropäischer Euphrasien I ... — Phyton 12: 48—90.

SCHNEIDER U. 1964. Die Sippen der Gattung *Odontites* in Norddeutschland. — Rep. spec. nov. 69 (3): 180—195.

SCHWARZ O. 1935. Über einige *Euphrasia*- und *Rhinanthus*-Arten des höchsten Erzgebirges. — Rep. spec. nov. 38: 43—48.

— 1964. Kritische Bemerkungen zur „Exkursionsflora von Deutschland ...". — Drudea 4/1: 45—54.

SMEJKAL M. 1963a. Zum Problem der Art, Entstehung und taxonomischen Bewertung der Saisonvikaristen in der Gattung *Euphrasia*. — Publ. Fac. Sci. Univ., J. E. Purkyně, Brno 442: 169—193.

— 1963b. Taxonomische Studie über die tschechoslowakischen Arten der Gattung *Euphrasia* L. (tschechisch). — Edit. wiss. Kollegium Biol. Slowak. Akad. Wiss. 9/9. — Bratislava.

SOÓ R. 1964. A magyar flora és vegetáció ... (Synopsis systematico-geobotanica florae vegetationisque Hungariae) 1. — Budapest.

VOLLMANN F. 1914. Flora von Bayern. — Stuttgart.

WETTSTEIN R. 1896. Monographie der Gattung *Euphrasia*. — Leipzig.

— 1901. Descendenztheoretische Untersuchungen I. Untersuchungen über den Saison-Dimorphismus im Pflanzenreiche. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Classe 70: 305—346.

WILKINS D. A. 1963. Plasticity and establishment in *Euphrasia*. — Ann. Bot. N. S.: 533—552.

YEO P. F. 1955. The species concept in *Euphrasia*. — In: LOUSLEY J. E. (ed.). Species studies in the british flora: 128—133. — London.

— 1956. Hybridisation between diploid and tetraploid species of *Euphrasia*. — Watsonia 3 (5): 253—269.

— 1964. The growth of *Euphrasia* in cultivation. — Watsonia 6 (1): 1—24.

— 1966. The breeding relationsships of some european Euphrasiae. — Watsonia 6 (4): 216—245.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1969

Band/Volume: 13_3_4

Autor(en)/Author(s): Schaeftlein Hans

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis einiger mitteleuropäischer Euphrasien. 168-182