©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

# BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER GATTUNG CARDAMINE MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER HYBRIDENFRAGE IN DER SEKTION DENTARIA

VON

WALTER LEOPOLD

MIT 1 TAFEL, 2 TEXTFIGUREN UND 7 KARTEN

AUS DEM INSTITUT FÜR SYSTEMATISCHE BOTANIK DER UNIVERSITÄT GRAZ

VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 12. JULI 1928

## Einleitung.

Ursprünglich war es geplant, in der vorliegenden Arbeit alle vermutlich hybridogenen Arten innerhalb der Gattung *Cardamine* morphologisch-geographisch zu untersuchen. Nach O. E. Schulz, Monographie der Gattung *Cardamine* in Engler's bot. Jahrb., 1903, p. 314, sind das folgende:

1. *C. savensis* O. E. Schulz = *C. amara* L. × *C. enneaphylla* (L.) Cr.
2. *C. barbaraeoides* Halacsy = *C. amara* L. × *C. raphanifolia* Pourret subsp. *acris* (Griseb.) O. E. Schulz.
3. *C. raphanifolia* Pourret = *C. asarifolia* L. × *C. pratensis* L.
4. *C. macrostachya* Phil. = *C. tuberosa* D. C. × *C. vulgaris* Phil.
5. *C. chelidonia* L. = *C. impatiens* L. × species ignota sectionis *Dentaria*.
6. *C. maritima* Portenschl. = *C. glauca* Spr. × *C. graeca* L. var. *eriocarpa* (D. C.) Fritsch.

Als siebente Art ist noch *C. bulbifera* (L.) Cr. anzureihen (Ernst, 1918, p. 490; Fritsch, 1922, p. 193; Gams, 1922, p. 362; Schwarzenbach, 1922).

Die angeführten Arten gehören verschiedenen Sektionen der Gattung *Cardamine* an. Bei der Untersuchung aller vermutlich hybridogenen Formen ergeben sich daher methodische Schwierigkeiten. So versagt die pflanzengeographisch-morphologische Methode, die im Formenkreis der *C. pratensis* L. vielleicht sehr erfolgreich anzuwenden ist, bei den alten Typen der Sektion *Dentaria* gänzlich. Es ist jedoch unmöglich, ohne Kenntnis der ganzen Sektion sich eine Vorstellung über die Entstehungsgeschichte einzelner Arten zu machen. Ich habe daher meine Untersuchungen auf die Gruppe der Dentarien beschränkt. *C. chelidonia* L. aus der Sektion *Spirolobus* O. E. Schulz wurde deshalb einbezogen, weil O. E. Schulz eine *Dentaria* als Parens derselben annimmt.

In der Nomenklatur habe ich mich bei den mitteleuropäischen Arten an die letzte Auflage der Exkursionsflora von Österreich (Fritsch, 1922, p. 160 bis 162) gehalten; bei den übrigen Arten an die Monographie der Gattung *Cardamine* (O. E. Schulz, 1903). Außerdem ist der Arbeit auch ein Synonymverzeichnis der europäischen Dentarien beigegeben. Der Übersichtlichkeit halber sind nur die wichtigsten Synonyme, die in Lokalfloren ab und zu Verwendung finden, aufgenommen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Zur Untersuchung wurde in erster Linie frisches Material verwendet. Solches konnte ich mir von *C. impatiens* L., *C. amara* L., *C. bulbifera* (L.) Cr., *C. savensis* O. E. Schulz, *C. enneaphylla* (L.) Cr. und *C. polyphylla* (W K.) O. E. Schulz beschaffen. Den Ausführungen über die anderen Arten liegen Herbaruntersuchungen zugrunde, wobei ich auch die Diagnosen bei O. E. Schulz (1903) berücksichtigte. Nur bei *C. anemonoides* O. E. Schulz und bei *C. altaica* Lippmaa stützte ich mich lediglich auf die in der Arbeit zitierte Literatur. Von Herbarien standen mir zur Verfügung:

1. Das Herbar des botanischen Museums der Universität Zürich (H. Z.). *C. chelidonia* L., *C. bulbifera* (L.) Cr., *C. enneaphylla* (L.) Cr., *C. polyphylla* (W K.) O. E. Schulz, *C. pinnata* (Lam.) R. Br., *C. baldensis* Fritsch.
2. Das Herbar des botanischen Museums der Universität Wien (H. W.). Die ganze Sektion *Dentaria* L. und *C. chelidonia* L.
3. Das Herbar des naturhistorischen Hofmuseums in Wien (H. M.). Die ganze Sektion *Dentaria* L., *C. chelidonia* L. und *C. impatiens* L.
4. Das Herbar des botanischen Institutes der Universität Graz (H. G.). Die ganze Gattung *Cardamine* L.

Den genannten Instituten spreche ich hier für die freundliche Unterstützung den besten Dank aus.

An dieser Stelle erlaube ich mir auch, meinem hochgeschätzten akademischen Lehrer, Herrn Hofrat Professor Dr. Karl Fritsch, für die vielen Anregungen und für das Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, herzlichst zu danken.

Graz, im Juni 1928.

Walter Leopold.

# I. Cardamine Chelidonia L.

O. E. Schulz, 1903, p. 314: *Cardamine chelidonia* L. = *C. impatiens* L. × species ignota sectionis *Dentaria*.

*C. chelidonia* gehört als einzige Art der Sektion *Spirolobus* O. E. Schulz an, *C. impatiens* der äußerst formenreichen Sektion *Eucardamine* O. E. Schulz.

## 1. Cardamine chelidonia L. und die Sektion Dentaria L.

Merkmale der Sektion *Dentaria* sind bei *C. chelidonia* schwach vertreten. Zwischen den Sektionen *Spirolobus* O. E. Schulz und *Dentaria* L. herrscht ein wesentlicher morphologischer Unterschied. Darüber gibt folgende Zusammenstellung Aufschluß:

| Sektion *Spirolobus*. | Sektion *Dentaria*. |
|---|---|
| Rhizom schwach ausgebildet, schief, nicht fleischig und ohne Schuppen (oft ganz fehlend und durch einen Wurzelstock ersetzt). | Rhizom sehr gut entwickelt, horizontal, fleischig und mit deutlichen Schuppen. |
| Stengel dünn und kantig, meist stark verzweigt. | Stengel dick und rund oder schwachkantig, einfach. |
| Stengelblätter einfach bis doppelt gefiedert. | Stengelblätter gefiedert oder dreiteilig. |
| Blattstiel geöhrlt. | Blattstiel nicht geöhrlt. |
| Blüten klein, höchstens 1 *cm* lang. | Blüten groß, bis 2 *cm* lang. |
| Ovar dicht-borstig. | Ovar kahl. |
| Schoten lang und dünn. | Schoten dick. |
| Same ziemlich klein, 2 bis 3 *mm* lang, 1 bis 1·5 *mm* breit, kaum 0·5 *mm* dick. | Same bei den meisten Arten beinahe doppelt so groß. |
| Kotyledo ungestielt und flach. | Kotyledo gestielt, dick. |
| Pollenkörner rund, durchschnittlich 16 μ im Durchmesser. | Pollenkörner oval und im Breitendurchmesser mindest doppelt so groß. |

Bei diesen großen Differenzen ist eine Übereinstimmung ganz auffallend, nämlich die an den Seitenrändern eingeschlagenen Kotyledonen. Das ist aber auch das einzige, gemeinsame Sektionsmerkmal und, wenn man in Betracht zieht, daß die Ausbildung des Embryos bei den Cruciferen als Einteilungsprinzip kein natürliches System ergibt, so verliert auch dieses an Bedeutung. Außerdem sind die Kotyledonen bei *C. chelidonia* ungestielt, während sie in der Sektion *Dentaria* ausnahmslos gestielt sind. Auch die dünne Radicula und die flachen Kotyledonen von *C. chelidonia* fallen aus dem Rahmen der Sektion *Dentaria* stark heraus, so daß die Embryonen, als Ganzes betrachtet, ziemlich stark differieren (siehe Taf. I, Fig. 4 bis 6, 10 bis 17).

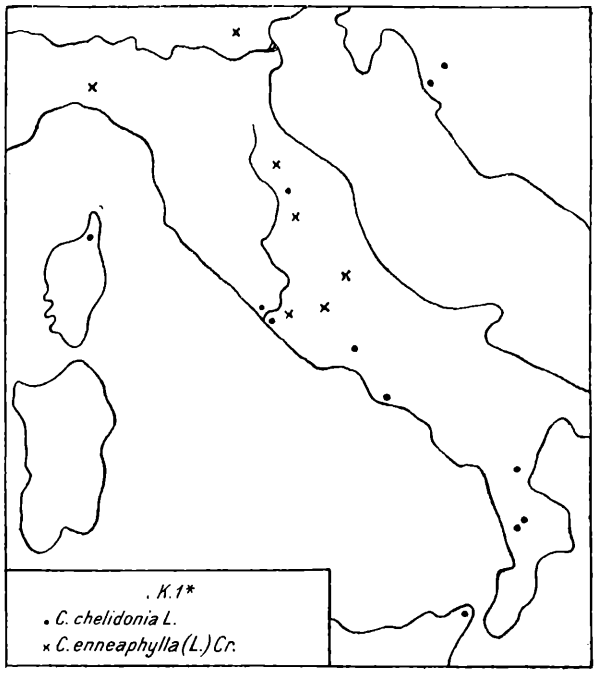
Andere übereinstimmende Merkmale von *C. chelidonia* und den Dentarien (wie Blütenfarbe, Behaarung usw.) sind ganz unwesentlich und treten demgemäß fast in allen Sektionen der Gattung *Cardamine* auf oder sie sind überhaupt Gattungsmerkmale.

Es ist fast unmöglich, eine Dentarienart ausfindig zu machen, die im Zusammenhang mit *C. impatiens* als Parens von *C. chelidonia* in Betracht käme. Von den jetzt lebenden Formen ist es wohl keine. Denn ganz abgesehen von den großen morphologischen Differenzen, blühen auch alle Dentarien durchschnittlich einen Monat früher als *C. impatiens* und sind durchwegs mehr Waldpflanzen mit ziemlich geschlossenen Standorten. Das mag wohl örtlich stark differieren und sich im Laufe der Zeit geändert haben. Die Dentarien sind alte Formen und die Bastardierung könnte mithin weit zurückliegen. Ob sie in diesem Falle unter Beteiligung der sicherlich etwas jüngeren *C. impatiens* erfolgte, ist sehr fraglich.

Das Areal von *C. chelidonia* hat mit der geographischen Verbreitung der *Dentarien* keine verwertbaren Beziehungen. *C. enneaphylla, C. polyphylla, C. bulbifera, C. savensis* und *C. pinnata* reichen zwar im Süden bis in das Gebiet von *C. chelidonia*, alle jedoch nur mit einem verschwindenden Bruchteil ihres Gesamtareals (Karte 1 auf p. 328 und Karte 4 *a*, 4 *b* auf p. 349). Auch das ist ein Beweis

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

dafür, daß die Bastardierung, falls tatsächlich eine stattgefunden hat, zeitlich sehr weit zurückliegt. Sonst müßte das Areal der *C. chelidonia* von demjenigen einer *Dentaria* (dem mutmaßlichen Elter) eingeschlossen werden oder zumindest könnte *C. chelidonia* noch nicht weit darüber hinausgewandert sein. Das ist aber bei keiner der genannten Dentarien der Fall. Am ehesten wäre vielleicht *C. bulbifera* zu nennen (Karte 4 *b* auf p. 349). Diese ist jedoch selbst steril und hat flache Kotyledonen, so daß gerade die eingeschlagenen Ränder der Keimblätter, die einen Einfluß der Sektion *Dentaria* vermuten ließen, unerklärt blieben. Ein weiterer Umstand, der für ein hohes Alter von *C. chelidonia* spricht, ist die Zerstücklung ihres Areals (Karte 1 auf p. 328). *C. chelidonia* hat ihr Massenzentrum auf der Apenninenhalbinsel und ein kleines Vorkommen auf dem Balkan im Velebit-Gebirge. Im dazwischenliegenden Festland (Istrien—Venetien) fehlt die Art. Die heutigen Teilareale sind sicherlich Bruchstücke des tertiären Verbreitungsgebietes. Ihr Zusammenhang im Norden des Adriatischen Meeres wurde wohl durch die




Nach Herbar.

Eiszeit zerstört. Das Vorkommen der Pflanze auf dem Balkan ist durch eine Wanderung von Italien her nicht erklärbar, denn *C. chelidonia* im Velebit-Gebirge ist eine eigene Form, *C. chelidonia* L. forma *Kitaibelii* Borbas (vgl. Waldstein et Kitaibel, 1805, II, 149, Tab. 140) und setzt somit eine frühe Besiedlung mit folgender Isolierung voraus.

Eine solche Disjunktion (Apennin—Balkan) teilt *C. chelidonia* mit vielen anderen Arten, z. B. *Sesleria nitida* Ten., *Koeleria splendens* Presl (siehe Beck, 1901, p. 441 und 470), vor allem auch mit den Arten der Sektion *Pteroneurum* D. C., worauf ich im folgenden noch zurückkommen werde.

## 2. Cardamine chelidonia L. und Cardamine impatiens L.

Die morphologischen Übereinstimmungen zwischen *C. chelidonia* und *C. impatiens* betreffen folgende Punkte:

Gut entwickeltes Wurzelsystem;
Stark verzweigter, kahler, kantiger Stengel;
Rosettenblätter zur Blütezeit nur mehr in den Basalteilen erhalten;
Stengelblätter zahlreich, gefiedert, manchmal mit schwacher Doppelfiederung;
Blättchen oval bis lanzettlich, unregelmäßig geteilt, gekerbt oder gesägt;
Blattstiel geöhrlt.

Die erwähnten Merkmale beziehen sich in erster Linie auf den Habitus der Pflanzen. Darin herrscht tatsächlich eine auffallende Ähnlichkeit. Bei genauerer Untersuchung zeigt sich jedoch, daß vor allem in den Teilen der Fortpflanzungsorgane ganz deutliche Differenzen herrschen. Kelchblätter, Kronblätter, Filamente und Samen von *C. chelidonia* sind durchschnittlich doppelt so groß wie diejenigen von *C. impatiens*. Diese Größenverhältnisse nebst anderen Merkmalen sind aus folgender Zusammenstellung ersichtlich:

| Merkmal | *C. impatiens* | *C. chelidonia* |
|---|---|---|
| Kelchblätter | 1·5 bis 2 *mm* lang, kaum 1 *mm* breit | 4 *mm* lang, 1·5 *mm* breit |
| Kronblätter | 2 bis 3 *mm* lang; schmal; gegen den Grund allmählich auslaufend und oft mit zwei Zähnchen versehen; schmutzigweiß; aufrecht | 4 bis 8 *mm* lang; die schmale, ovale Platte läuft in einen langen Nagel aus; keine Zähnchen am Grund; lila; ± ausgebreitet |
| Laterale Staubblätter | 2·5 bis 3 *mm* lang | 4 *mm* lang |
| Mediane Staubblätter | 3 bis 3·5 *mm* lang | 5 *mm* lang |
| Anthere | 0·5 *mm* lang; gelbgrün | 1 *mm* lang; rotviolett |
| Ovar (zur Blütezeit) | etwa 2 *mm* lang; kahl; mit 10 bis 20 Samenkospen | bis 3 *mm* lang; borstig behaart; mit 8 bis 12 Samenknospen |
| Griffel | 0·5 *mm* lang | 1 bis 2 *mm* lang |
| Narbe | kaum 0·25 *mm* breit | kaum 0·5 *mm* breit |
| Schoten | 20 bis 30 *mm* lang, 1 bis 1 breit; mit durchschnittlich 15 bis 20 Samen | 30 bis 40 *mm* lang, 1·5 bis 2 *mm* breit; mit durchschnittlich 7 bis 10 Samen |
| Same | 1·5 *mm* lang, 1 *mm* breit, 0·25 *mm* dick; schmal geflügelt | 2 bis 3 *mm* lang, 1 bis 1·5 *mm* breit, 0·5 *mm* dick; nicht geflügelt |
| Embryo | pleurorhiz. Radikula ziemlich dick; Kotyledonen flach, ungestielt, ohne eingeschlagene Seitenränder und ohne Kerbe Vorderrand | pleurorhiz. Radikula dünn und lang; Kotyledonen flach, ungestielt, mit eingeschlagenen Seitenrändern und mit seichter Kerbe am Vorderrand (siehe Taf. I, Fig. 10, 11) |
| Honigdrüsen | die lateralen halbringförmig; die medianen zapfenförmig (= *C. amara*-Typus, siehe Taf. I, Fig. 3) | die lateralen zapfenförmig, die dianen fehlen |
| Pollen | oval, 16 × 22 μ | rund, 14 bis 18 μ Durchmesser |
| Samenstrang | fadenförmig | etwas geflügelt |

Wurzelsystem, Stengel, Blattgestalt, vor allem aber die Öhrchen am Grunde des Blattstiels bleiben somit die wichtigsten Anhaltspunkte für eine verwandtschaftliche Beziehung zwischen *C. chelidonia* und *C. impatiens*. Eine morphologische Besonderheit sozusagen sehe ich noch im Fehlen, beziehungsweise Vorhandensein von Borstenhaaren am Ovar; auch *C. impatiens* hat eine Form mit behaartem Ovar, die *C. impatiens* L. prol. *dasycarpa* (M. B.) O. E. Schulz. Diese findet sich jedoch nur in Asien vom Kaukasus bis Japan, wo *C. impatiens* überhaupt formenreicher ist als bei uns. Eine Beziehung zwischen dem Areal von *C. impatiens* L. prol. *dasycarpa* (M. B.) O. E. Schulz und dem von *C. chelidonia* ist nicht zu entdecken.

## 3. Cardamine chelidonia L. und die Sektion Pteroneurum D. C.

Areal und das dicht-borstige Ovar von *C. chelidonia* führen uns auf eine andere Sektion der Gattung *Cardamine*, auf die Sektion *Pteroneurum* D. C. Borstenhaarige Ovare finden sich in dieser Sektion sehr häufig, so bei *C. carnosa* W. K., *C. graeca* L. var. *eriocarpa* (D. C.) Fritsch, *C. maritima* Portenschl. und bei *C. Fialae* Fritsch. Die charakteristischen spitzen Öhrchen sind in der Subsektion

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

*Oxypterum* Griseb. bei allen Arten vorhanden. Auch sonstige morphologische Eigentümlichkeiten sind den Sektionen *Spirolobus* und *Pteroneurum* gemeinsam. Habituell kommen von letzterer für einen Vergleich mit *C. chelidonia* besonders *C. graeca* L. und *C. Fialae* Fritsch in Betracht. Bei letzterer wurde auf die Ähnlichkeit mit *C. chelidonia* bereits in der Urdiagnose hingewiesen (siehe Fritsch, 1897, p. 44 bis 46). Merkwürdig ist jedoch, daß die Subsektion *Oxypterum* (*C. graeca* L., *C. maritima* Portenschl., *C. Fialae* Fritsch) im Fruchtbau von *C. chelidonia* stark abweicht und daß in dieser Hinsicht die Beziehungen dieser Art zur Subsektion *Crytopterum* (*C. glauca* Spr., *C. carnosa* W. K.) viel deutlicher sind. Nur *C. graeca* L. var. *longirostris* (Janka) O. E. Schulz aus der Subsektion *Oxypterum* nähert sich auch im Fruchtbau der *C. chelidonia*. Jedenfalls ist zu bemerken, daß fast jedes Hauptmerkmal von *C. chelidonia* bei irgendeiner Art aus der Sektion *Pteroneurum* vertreten ist. So finden sich

1 bis 2 fiedrige Blätter bei *C. graeca* und *C. Fialae*; Öhrchen in der ganzen Subsektion *Oxypterum*; kurze Blütenstiele (3 bis 5 *mm* etwa) bei *C. carnosa* und *C. graeca*;

Borstenhaare auf den Kelchblättern bei *C. Fialae*; borstiges Ovar (und behaarte Früchte) bei *C. carnosa, C. graeca* var. *eriocarpa, C. maritima* und *C. Fialae* (siehe oben);

8 bis 12 Ovula im Ovar bei *C. glauca;*

lange (bis 35 *mm*), schmale (1·5 bis 2 *mm*), ungeflügelte Schoten bei *C. glauca* (zumindest sind sie bei dieser Art sehr schwach geflügelt. Ebenso bei *C. graeca* L. var. *longirostris* und bei *C. maritima*);

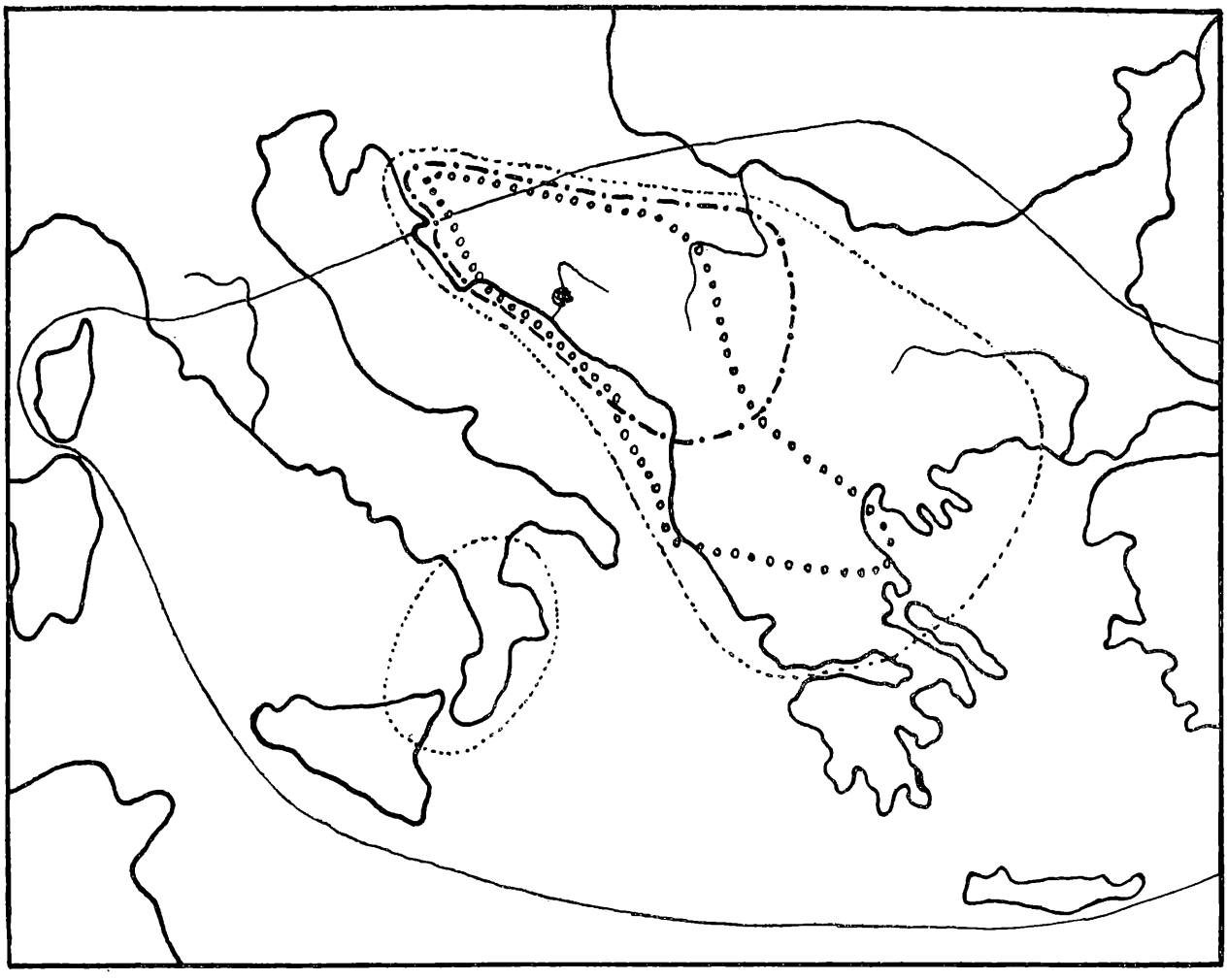
kleine Samen (2 bis 3 *mm* lang, 1 bis 1·5 *mm* breit, kaum 0·5 *mm* dick) bei *C. glauca;*

schwach geflügelter Samenstrang bei *C. glauca* und *C. carnosa.*

Merkmale von *C. chelidonia*, die in der Sektion *Pteroneurum* nicht auftreten, sind die lilafarbigen Petalen und Antheren, das Fehlen der medianen Honigdrüsen und das Haupt-Sektionsmerkmal von *Spirolobus*, die gefalteten Kotyledonen. Die beiden erstgenannten Merkmale scheinen jedoch in der Gattung *Cardamine* nicht artspezifisch zu sein. Ich erwähne da nur die Farbenreihe vom reinen Weiß bis zum Violett bei den Petalen von *C. pratensis*, dann die violetten Antheren der *C. rivularis* Schur (einer Form der *C. crassifolia* Pourr. Die übrigen Formen der *C. pratensis*-Gruppe haben gelbe Staubbeutel). Es scheinen hier Modifikationen beteiligt zu sein. Das Fehlen der medianen Honigdrüsen kennzeichnet auch *C. pentaphylla*, bei *C. pinnata* dagegen sind sie vorhanden. Als durchgreifender Unterschied zwischen den Sektionen *Spirolobus* und *Pteroneurum* bleibt somit nur die Ausbildung der Kotyledonen.

Für einen engen Anschluß von *C. chelidonia* an die Sektion *Pteroneurum* liefert der Vergleich ihrer Areale eine wichtige Stütze. Die Beziehungen zwischen der Verbreitung von *C. chelidonia* und der Sektion *Dentaria* habe ich bereits erörtert. Es sind nur mehr die Sektionen *Spirolobus* und *Pteroneurum* zu vergleichen (Karte 1 auf p. 328 und Karte 2 auf p. 331). Unter den Arten der letztgenannten hat *C. graeca* die weiteste Verbreitung. Ihr Massenzentrum erstreckt sich auf den östlichen Teil des Mediterrangebietes (Balkan-Kleinasien). Von hier greift sie über auf Mittel- und Unteritalien, Sizilien und Korsika. Ganz ähnlich verhält sich *C. glauca*. Ihre Hauptverbreitung beschränkt sich jedoch auf den Balkan (die östlichsten Fundorte liegen in Mazedonien, siehe Bornmüller, 1925, p. 333) und auch das Vorkommen im Westen des Adriatischen Meeres ist bedeutend kleiner (Kalabrien und Sizilien). Es folgt dann *C. carnosa* mit einem auf den Balkan beschränkten Verbreitungsgebiet (siehe Marret, 1911, Blatt 60). Die beiden folgenden Arten *C. maritima* und *C. Fialae* scheinen jünger zu sein als die vorhin genannten. Das Areal beider liegt im nordwestlichen Balkan und wird von den Verbreitungsgebieten der *C. graeca* und *C. glauca* eingeschlossen. *C. maritima* erscheint mir deshalb jünger, weil es bis heute noch nicht gelungen ist, diese Art scharf abzugrenzen. Sie variiert im weitesten Umfang. Von Sagorski (1911, p. 17 f.) wurde auch *C. Fialae* als Varietät zu *C. maritima* gestellt. Der einzige bisherige Fundort von *C. Fialae* liegt mitten im Areal von *C. maritima* (bei Klobuk im Distrikt Ljubuški in der Herzegowina). Ob diese Variabilität auf Bastardierung (*C. maritima* Portenschl. = *C. glauca* Spr. × *C. graeca* L. var. *eriocarpa* (D. C.) Fritsch; siehe Fritsch, 1894, p. 327 und O. E. Schulz, 1903, p. 314) und nachträgliche Aufspaltung zurückzuführen ist, könnte nur an Ort und Stelle

an frischen Pflanzen mit Sicherheit erwiesen werden. Aus den Herbarstudien hat sich kein Anhaltspunkt für die Bastardnatur von *C. maritima* ergeben. Auch eine verminderte Fertilität dieser Art wird nicht von allen Autoren bestätigt (siehe Sagorski, 1911, p. 17 f.). Es müßte hier der Fall vorliegen, daß zwei gut geschiedene Arten mit selbständiger Entwicklung plötzlich einmal eine Hybride erzeugten. Immerhin ist diese Annahme bei *C. maritima* viel besser gestützt als beispielsweise bei *C. chelidonia* (und auch bei *C. savensis*); denn, wie schon erwähnt, wird das Areal von *C. maritima* von den Arealen der




Nach Herbar. O. E. Schulz, 1903, und den im Text zitierten Werken.

beiden mutmaßlichen Elternarten eingeschlossen und außerdem ist die intermediäre Stellung der Art unbestreitbar, wobei sich noch die einzelnen Varietäten bald der einen, bald der anderen angeblichen Stammart nähern (eventuelle Aufspaltung!).

Was nun die Ähnlichkeit im Areal der *C. chelidonia* und demjenigen der *Pteroneurum*-Arten betrifft, verweise ich auf das bei *C. chelidonia* Gesagte und auf die Karten 1 und 2. *C. chelidonia* verhält sich danach wie eine Art aus der Sektion *Pteroneurum*. Nur liegt ihr jetziges Hauptareal nicht auf der Balkan-, sondern auf der Apenninenhalbinsel.

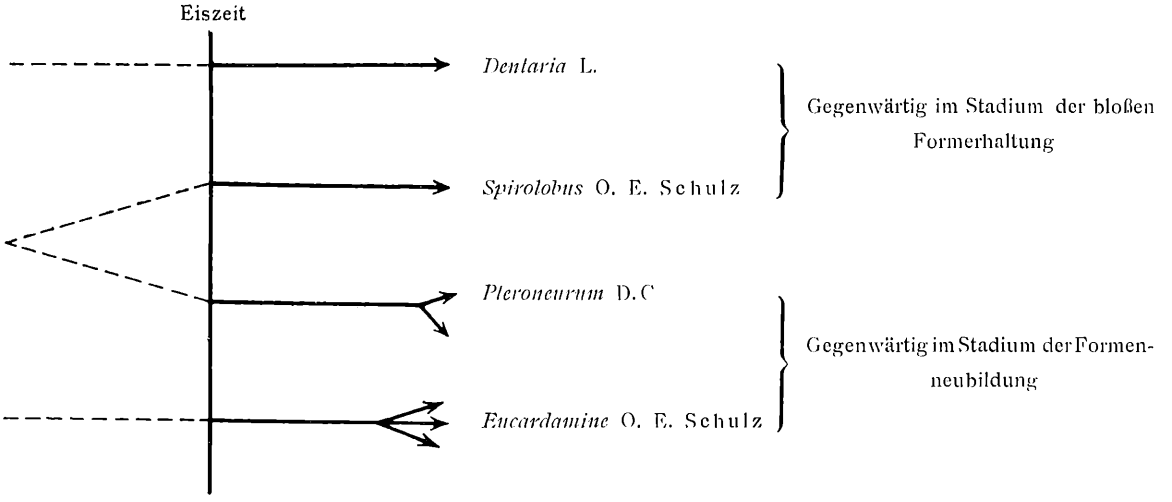
©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

## 4. Zusammenfassung.

Auf Grund der morphologischen Untersuchung macht *C. chelidonia* überhaupt nicht den Eindruck einer Hybriden. Ganz abgesehen vom Fehlen einer intermediären Stellung, weist sie auch keine irgendwie verminderte Fertilität auf (wie beispielsweise *C. bulbifera*). Aus den 8 bis 13 Ovula entwickeln sich durchschnittlich 7 bis 10 Samen.

Nach Morphologie und geographischer Verbreitung kommen weder eine *Dentaria*-Art noch *C. impatiens* als Eltern von *C. chelidonia* in Betracht. Letztere stellt vielmehr einen morphologisch gut differenzierten, selbständigen Typus dar. Ihren nächsten Anschluß hat sie an die Arten der Sektion *Pteroneurum*.

Von der Entwicklungsreihe, die zu *C. chelidonia* führt, haben sich die Stammarten der Dentarien bedeutend früher abgetrennt als die Vorfahren der *Pteroneurum*-Arten. Auch für die Stammarten der Sektion *Eucardamine* O. E. Schulz möchte ich eine frühzeitige Abzweigung annehmen. Im folgenden Schema sind diese phylogenetischen Erörterungen kurz anschaulich gemacht:




# II. Cardamine savensis O. E. Schulz und ihre mutmaßlichen Stammarten.

O. E. Schulz, 1903, p. 314: *Cardamine savensis* O. E. Schulz = *C. enneaphylla* (L.) Cr. × *C. amara* L.

*C. savensis* und *C. enneaphylla* gehören zur Sektion *Dentaria* L., *C. amara* zur Sektion *Eucardamine* O. E. Schulz.

## 1. Vergleichende Morphologie von Cardamine enneaphylla (L.) Cr., Cardamine savensis O. E. Schulz und Cardamine amara L.

*C. savensis* fällt ebenso wie *C. bulbifera* aus dem Rahmen der typischen Dentarien etwas heraus, denn sie hat flache Kotyledonen, während sie bei den übrigen Arten der Sektion *Dentaria* eingeschlagen sind (siehe Taf. I, Fig. 4 bis 6, 12 bis 17). Aber auch in anderen Merkmalen weicht *C. savensis* von der Sektion *Dentaria* ab und nähert sich tatsächlich der Sektion *Eucardamine*, speziell der *C. amara* (vgl. Jos. Murr, 1894, p. 3 und O. E. Schulz, 1903, p. 357). Wieweit eine direkt intermediäre Stellung zwischen *C. enneaphylla* und *C. amara* anzuerkennen ist, darüber mögen am besten genaue vergleichende Diagnosen Aufschluß geben. In den folgenden Tabellen ist bei jedem Merkmal die Beurteilung in bezug auf intermediäres Verhalten beigefügt. Dabei bedeutet:

..starke Annäherung von *C. savensis* an *C. enneaphylla*
*C. savensis* *C. amara*
intermediäres Verhalten von *C. savensis*
..*C. savensis* vertritt einen von *C. enneaphylla* und *C. amara* abweichenden, selbständigen Typus.

(Die Beschreibungen wurden an Hand von lebenden Pflanzen zusammengestellt, wobei ich auch die Diagnosen von O. E. Schulz berücksichtigte.)

| | *C. enneaphylla* | *C.* | *C. amara* |
|---|---|---|---|
| Unterirdisches Organ (*e*) | Sympodiales Rhizom, etwa 5 *mm* dick, stark verästelt, reinweiß. In einem Jahr bis 2 *cm* weiterwachsend | Sympodiales Rhizom, 3 bis 5 *mm* dick, stark verästelt, gelblichweiß. In einem Jahr bis 5 *cm* weiterwachsend. Basalteile der vorjährigen Stengel oft handen | Wurzelstock mit Übergang in ein schiefes oder horizontales Rhizom. Letzteres 2 bis 3 *mm* dick, oberirdische Ausläufer treibend und mit zahlreichen Wurzelfasern |
| Rhizomschuppen (*e*) | Dick-fleischig, dreieckig stumpf, etwas zurückgebogen, sehr dicht aufeinanderfolgend | Fleischig, dreieckig spitz, etwas schräg nach vorne abstehend, in Entfernungen von ungefähr 1 *cm* | Fehlen |
| Stengel (*a*) | Bis 40 *cm* hoch, am Grunde bis 8 *mm* dick und ganz kahl, unverzweigt, aufrecht, unten beinahe rund, oben kantig, hell, beinahe durchscheinend | Bis 35 *cm* hoch, am Grunde bis 5 *mm* dick und stark rauhhaarig, unverzweigt, aufrecht, unten stumpf-, oben schärferkantig, grün, nicht durchscheinend | Bis 40 *cm* hoch, am Grunde bis 5 *mm* dick und oft stark behaart, größere Exemplare meist verzweigt, am Grunde oft liegend, unten stumpf-, oben scharfkantig, grün, nicht durchscheinend |
| Grundblätter (*e*) | Groß, lang gestielt, in der Form den Stengelblättern gleich, ziemlich häufig; jedoch selten bei blühenden Stengeln | Kleiner als die Stengelblätter, sehr lang gestielt, in der Form den Stengelblättern gleich, häufig, jedoch selten bei blühenden Stengeln | In der Größe gleich den unteren Stengelblättern, gestielt, 3- bis 9-fiedrig, immer vorhanden, Blättchen rundlich und breiter als die der Stengelblätter |
| Stengelblätter (*i*) | 3 in einem Wirtel (selten schraubig = *Dentaria enneaphylla* L. *alternifolia* Hausm.), 3 teilig | 3 bis 5, schraubig, 3 teilig (sehr selten 5 teilige darunter) | Bis zwölf, schraubig in $^3/_8$-Stellung, 5- bis 10 fiedrig, bis 8 *cm* lang |
| Endblättchen (*e*) | Breit lanzettförmig, bis über 10 *cm* lang, kurz gestielt | Lanzettlich bis fast eiförmig, bis 9 *cm* lang, ganz kurz gestielt | Rundlich, eiförmig oder länglich, bis 3 *cm* lang, kurz gestielt |
| Seitenblättchen (*e*) | Breit lanzettförmig, asymmetrisch mit längerem Außenrand, sitzend | Lanzett- oder eiförmig, asymmetrisch mit längerem Außenrand, sitzend | Eiförmig oder länglich, sitzend |
| Blattstiel (*s*) | $^1/_5$ bis $^1/_4$ der Endblättchenlänge | bis $^1/_3$ der Endblättchenlänge | Sehr kurz oder fehlend |
| Blattspreite (*a*) | Kahl | Unterseits kahl, oberseits an den Adern zerstreut behaart | Kahl, den Adern spärlich behaart |
| Blattrand (*a*) | Mit kurzen, dicken Wimperhaaren dicht besetzt; einfach bis ungleichmäßig doppelt gesägt. Sägezähne mit Hydathodenspitzchen | Mit ziemlich langen, dicken Wimperhaaren; unregelmäßig gekerbt bis gesägt, oft nur grob geschweift. Hydathodenspitzchen an den Kerben meist etwas eingesenkt | Mit langen, schlanken Wimperhaaren; unregelmäßig gekerbt bis gezähnt, oft nur schwach geschweift oder überhaupt ganzrandig. Kurze Hydathodenspitzchen immer vorhanden |
| Traubenachse (*i*) | 1- bis 2 mal lang der Blattstiel | Bedeutend länger als der Blattstiel des obersten Blattes | Länger als das ganze oberste Blatt |
| Traube (*i*) | Bis 10 blütig, Fruchtzeit verlängert | Wenig- bis 20 blütig, ebensträußförmig, Fruchtzeit stark verlängert | 10- bis 20 blütig, ebensträußförmig, zur Fruchtzeit sehr stark verlängert |
| Blütenstiele (*s*) | 1 bis 2 *cm* lang, zur Fruchtzeit deutlich verlängert | 1 bis 3 *cm* lang, zur Fruchtzeit stark verlängert (bis doppelt) | 1 bis 2 *cm* lang, zur Fruchtzeit etwas verlängert |
| Kelchblätter (*i*) | Aufrecht, gelblichgrün, kahl, ohne häutigen Rand | Aufrecht, grün, kahl (selten vereinzelte Haare), ohne oder mit ganz schmalem häutigen Rand | Schräg aufrecht, grüngelb, kahl, häutig berandet |

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

| | *C. enneaphylla* | *C.* | *C.* |
|---|---|---|---|
| Mediane Kelchblätter (*i*) | 7 bis 9 *mm* lang, 3 bis 4 *mm* breit, flach. Grund mit breiter Basis sitzend, am Ende zugespitzt. Nerven parallel in 5 Hauptzügen | 4 bis lang, 2 bis 3 *mm* breit, etwas gewölbt. Grund mit breiter Basis sitzend, am Ende zugespitzt. Nerven parallel in 3 Hauptstämmen | 4 *mm* lang, 2 *mm* breit, gewölbt. Grund mit breiter Basis sitzend, am Ende zugespitzt. Nerven parallel in 3 Hauptstämmen |
| Laterale Kelchblätter (*i*) | 6 bis 8 *mm* lang, 4 *mm* breit, kahnförmig gefaltet mit bogenem Kiel, spitz | 4 *mm* lang, 2 bis 3 *mm* breit, stark gewölbt. Grund mit breiter Basis sitzend, nicht gesackt. Am Ende spitz | 4 *mm* lang, 2 bis 3 *mm* breit, stark gewölbt. Grund mit breiter Basis sitzend und stark gesackt. Am Ende spitz |
| Kronblätter (*a*) | Gelb, Mittel 15 *mm* lang, gerade vorgestreckt. Platte verkehrt eiförmig. Nagel etwa $^1/_3$ der ganzen Kronblattlänge | Weiß, durchschnittlich 13 *mm* lang, ausgebreitet. Platte breit, verkehrt-eiförmig, gegen den Grund rasch keilig auslaufend, Nagel daher sehr kurz | Weiß, durchschnittlich 8 *mm* lang, ausgebreitet. Platte verkehrt-eiförmig, allmählich in den Nagel übergehend. Vorne manchmal etwas ausgerandet |
| Honigdrüsen (*i*) | Die lateralen bilden einen nach innen offenen, breiten Halbring. Die medianen in der Blüte breit wulstförmig, später beinahe rechteckig. Laterale und mediane durch breite Drüsenstreifen verbunden, so daß ein geschlossener Ring entsteht (siehe Taf. I, 1) | Die lateralen bilden einen nach innen offenen, nicht sehr breiten Halbring. Die medianen dreieckig, stumpfhöckerförmig, in lateraler Richtung breiter als in medialer. Laterale und mediane Drüsen durch schmale Drüsenstreifen verbunden (siehe Taf. I, 2) | Die lateralen bilden einen nach innen offenen, schmalen Halbring. Die medianen dreieckig, spitz-zapfenförmig, lateraler und medialer Richtung gleich breit. Laterale und mediane Drüsen ohne Verbindung (siehe Taf. I, 3) |
| Laterales Staubblatt (*i*) | 13 bis 15 *mm* lang | 7 bis 8 *mm* lang | 5 bis 7 *mm* lang |
| Medianes Staubblatt (*i*) | 14 bis 16 *mm* lang. Keine Drehung der Filamente | 9 bis 11 *mm* lang. Die Filamente drehen sich nach der Pollenreife nach auswärts, so daß die Längsrisse der Antherenfächer von der Narbe abgewendet sind | 6 bis 8 *mm* lang. Keine Drehung der Filamente, alle Staubgefässe spreizen nach der Pollenreife nur stark auseinander |
| Filamente (*a*) | Nicht verbreitert, auf dem Querschnitt beinahe kreisrund, in der ganzen Länge ziemlich gleichmäßig dick | In lateraler Richtung deutlich verbreitert, auf dem Querschnitt daher oval, in der Mitte dicker als an den Enden | In lateraler Richtung flügelig verbreitert, pfriemlich |
| Antheren (*a*) | $2^1/_2$ *mm* lang, gelb | 2 bis $2^1/_2$ *mm* lang, zuerst rötlichviolett, nach Entleerung des Pollens graublau | $1^1/_2$ lang, zuerst rötlichviolett, nach Entleerung des Pollens graublau |
| Pollen (*S*) | Oval, mit 3 Längsfurchen. Durchschnittliche Größe: in Luft: 20×46 μ, Wasser: 31×49 μ | Oval, mit 3 Längsfurchen. Durchschnittliche Größe: in Luft: 30×57 μ, in Wasser: 43×57 μ | Oval, mit 3 Längsfurchen Durchschnittliche Größe: in Luft: 13×31 Wasser: 21×30 μ |
| Ovar (zur Blütezeit) (*e*) | Kurz, zylindrisch, 5- bis 12 eiig | Kurz, zylindrisch, 8- bis 12 eiig | Länglich, abgeflacht, 20- bis 30 eiig |
| Griffel (zur Blütezeit) (*e*) | Bis 15 *mm* lang, aus der Blüte weit herausragend, rund und gleichmäßig dick | 4 bis 8 *mm* lang, aus der Blüte herausragend, rund und gleichmäßig dick | 1 bis lang, der Blüte nicht herausragend, pfriemlich |
| Narbe (*e*) | Kopfig, den Griffel seitlich überragend, bis 1 *mm* breit | Kopfig, den Griffel seitlich überragend, bis 1 *mm* breit | Beinahe punktförmig, den Griffel seitlich nicht überragend, 0·2 *mm* breit |

| | *C. enneaphylla* | *C.* | *C. amara* |
|---|---|---|---|
| Schoten (*i*) | Schräg aufrecht, samt Griffel 40 bis 80 *mm* lang, 3 bis 4 *mm* breit, gelblichbraun bis violett | Schräg aufrecht, samt Griffel bis 40 *mm* lang, 1 bis 2 *mm* breit, gelblichbraun | Schräg aufrecht, samt Griffel 20 bis 40 *mm* lang, 1 bis 2 *mm* breit, braungelb bis violett |
| Samenstrang (*i*) | Flügelig verbreitert | Sehr schmal geflügelt | Fadenförmig |
| Same (*i*) | $3^1/_2$ bis 4 *mm* lang, $2^1/_2$ bis 3 *mm* breit, 1 bis 1·2 *mm* dick, braun | 2 bis 3 *mm* lang, $1^1/_2$ *mm* breit, 0·75 bis 1 *mm* dick, braun | 1 bis 2 *mm* lang, 1 *mm* breit, $^1/_4$ *mm* dick, braun |
| Embryo (*i*) | Pleurorhiz. Kotyledonen langgestielt (= zweifache Länge der Radikula), dick und gewölbt, Seitenränder eingefaltet, der Außenrand über den Innenrand geschlagen (s. T. I, 4—6) | Pleurorhiz. Kotyledonen gestielt (= $^2/_3$ der Radikulalänge), oval, flach, Seitenränder nicht eingefaltet. Radikula oft stark verlängert und daher in einer Krümmung den Kotyledonen vorne aufliegend, manchmal auch etwas in der Lage verschoben und daher nicht rein pleurorhiz (s. T. I, 15—17) | Pleurorhiz. Kotyledonen beinahe ungestielt, oval und flach, Seitenränder nicht eingeschlagen (s. T. I, 7—9) |
| Keimling (*a*) | Nur 1 Keimblatt oberirdisch und ergrünend. Hypokotyl kurz, zapfenförmig (s. T. I, 19 und folg. Text) | Mit 2 oberirdischen, grünen Keimblättern, Hypokotyl langgestreckt (s. T. I, 18 und folg. Text) | Mit 2 oberirdischen grünen Keimblättern. Hypokotyl langgestreckt (s. folg. Text) |
| Stengelanatomie (*a*) | Geteilter Zentralzylinder ohne Festigungsring (s. Textfig. 2 auf p. 338 und folg. Text) | Einheitlicher Zentralzylinder mit starkem Festigungsring (s. Textfig. 1 auf p. 338 und folg. Text) | Einheitlicher Zentralzylinder mit starkem Festigungsring (wie *C. savensis*) |

Bei *C. savensis* treten Merkmale von *C. enneaphylla* und *C. amara* oft unabhängig nebeneinander auf. Im Bau des unterirdischen Organs, der Grundblätter, des End- und Seitenblättchens, des Ovars, des Griffels und der Narbe nähert sich *C. savensis* sehr stark der *C. enneaphylla*. Stengel, Blattspreite, Blattrand, Kronblätter, Filamente, Antheren, Keimling und Stengelanatomie von *C. savensis* deuten anderseits entschieden auf *C. amara*.

Bei den intermediären Eigenschaften vieler Organe ergeben sich infolge des großen Unterschiedes zwischen *C. enneaphylla* und *C. amara* oft ziemliche Schwierigkeiten in der richtigen Beurteilung. Der Raum, in dem sich da ein intermediäres Verhalten bewegen kann, ist sehr groß und läßt daher den Grad der Annäherung an die eine oder die andere Grenze schwer beurteilen. Die Subjektivität des Beobachters spielt eine ziemlich große Rolle. Außerdem zeigen sehr häufig verschiedene Eigenschaften eines und desselben Organs entgegengesetztes Verhalten. Sollen z. B. die Blätter von *C. savensis* als intermediär gelten oder nicht? Die Anordnung am Kaulom ist schraubig, also reiner *C. amara*-Typus, die Blattspreite jedoch dreiteilig, mithin reiner *C. enneaphylla*-Typus. Die schraubige Blattstellung zeigt keine Annäherung an eine quirlige, etwa durch starkes Zusammenrücken der obersten Blätter, und ebenso unbeeinflußt ist die Dreiteiligkeit der Blattspreite durch eine Tendenz zur Fiederung. Die rezenten *Dentaria*-Bastarde verhalten sich hierin anders. Schraubige Blattstellung plus wirtelige ergeben im Falle der *C. Grafiana* O. E. Schulz = *C. pentaphylla* (schraubig) × *C. enneaphylla* (wirtelig) eine schraubige Blattstellung mit sehr starker Annäherung der Blätter. Ebenso ergibt der dreiteilige oder fünfteilige Blattypus im Verein mit dem gefiederten einen fiederigen Typus mit stark genäherten Blättchen, z. B. bei

*C. digenea* (Gremli) O. E. Schulz = *C. pentaphylla* × *C. pinnata*,
*C. Killiasii* (Brugger) O. E. Schulz = *C. pentaphylla* × *C. polyphylla*,
*C. Degeniana* Janchen et Watzl (Janchen und Watzl, 1908, p. 36) = *C. enneaphylla* × *C. polyphylla*.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Es zeigt sich bei letzteren eine deutliche Vermischung der Merkmale. Bei *C. savensis* jedoch ein unabhängiges Nebeneinander. Was gilt nunmehr für das Blatt? Welchem Merkmal ist größere Bedeutung beizumessen? Ich glaube, alle sind gleich zu bewerten. Es liegen Organisationstypen vor, die innerhalb der Gattung Cardamine wiederholt auftreten. Stimmen zwei Arten darin überein, so kann das ebenso gut durch selbständige Ausbildung im Laufe der Artbildung oder durch Abstammung von gemeinsamen Vorfahren erklärt werden wie durch Bastardierung.

Betrachtet man die weiteren Teilmerkmale des Blattes, so findet man ein ganz ähnliches Nebeneinander:

*C. savensis*-Blatt.

| | |
|---|---|
| Anordnung | wie *C. amara.* |
| Teilung | wie *C. enneaphylla.* |
| Endblättchen | |
| Seitenblättchen | |
| Blattstiel | länger als bei *C. enneaphylla* und *C.* |
| Behaarung der Spreite | wie *C. amara.* |
| Blattrand | |

Ähnliches gilt auch für andere Pflanzenteile, wie Kelchblätter, Staubblätter, Antheren, Embryo. Von diesen möge nur der letztere noch näher betrachtet werden, denn die Morphologie des Embryos hat wohl in erster Linie veranlaßt, *C. chelidonia* für eine Hybride unter Beteiligung der Sektion *Dentaria* zu erklären, und auch bei *C. savensis* dürfte es ähnlich gewesen sein. Die flachen, ungefalteten Kotyledonen von *C. savensis* zeigen volle Übereinstimmung mit der Sektion *Eucardamine*, die Stiele der Kotyledonen weisen jedoch auf die Sektion *Dentaria*, wenn sie auch etwas kürzer sind als bei vielen anderen Dentarien (z. B. bei *C. enneaphylla*, *C. pinnata*). Auffallend ist überdies noch, daß *C. bulbifera*, die ebenfalls für eine Hybride gehalten wird, in der Ausbildung des Embryos mit *C. savensis* übereinstimmt.

In die Gruppe der intermediären Merkmale im Sinne eines tatsächlichen Mittelgliedes fallen die Größenverhältnisse verschiedener Organe (wie Traube, Kelchblätter, Kronblätter, Staubgefäße, Schoten u.s.w.). *C. savensis* ist in allen Teilen mit Ausnahme des Stengels kleiner als *C. enneaphylla* und größer als *C. amara.* Auffallend ist das rein intermediäre Verhalten der Honigdrüsen. Bei *C. enneaphylla* bilden sie einen geschlossenen Ring, bei *C. savensis* einen schwach ausgebildeten Ring und *C. amara* hat isolierte Einzeldrüsen (s. T. I, 1—3).

Drittens gibt es noch Merkmale, die über den Rahmen der *C. enneaphylla* und der *C. amara* hinausgehen und somit für *C. savensis* spezifisch sind (in der Tabelle mit *s* bezeichnet). Hieher gehören relative Länge des Blattstieles, Länge und Wachstumsverhältnisse der Blütenstiele, Drehung der medianen Staubblätter und Pollengröße. Besonders in letzterer Beziehung weicht *C. savensis* von *C. enneaphylla* und *C. amara* stark ab. Sie hat die größten Pollenkörner von allen drei Arten.

Im Keimling und im anatomischen Bau des Stengels stimmen *C. savensis* und *C. amara* fast vollkommen überein, während *C. enneaphylla* ganz wesentlich abweicht. Ich will deshalb die kurze Charakteristik dieser Merkmale in den Tabellen durch eine ausführliche Beschreibung ergänzen. Einerseits um die morphologische Seite der Untersuchung zu vervollständigen, anderseits, weil besonders das anatomische Verhalten bisher noch niemals in Betracht gezogen wurde.

## Keimling von C. enneaphylla.

(Siehe Taf. I, 19.)

Die Radikula wächst senkrecht in den Boden, ist ziemlich kurz und dick und trägt Seitenwurzeln. Nach oben folgt ein zapfenartig verdickter Teil, das Hypokotyl. Dieses hat außen eine zarte, einschichtige Zellage mit parallelen Seitenrändern. Das Innere besteht aus parenchymatischem Gewebe, das prall mit Stärkekörnern erfüllt ist. Durch die Mitte zieht ein Gefäßbündel. Oben trägt das Hypokotyl einen breiten Sproßscheitel, mit deutlichen Blattanlagen. Die beiden Keimblätter sind seitlich inseriert. Stets tritt jedoch nur eines an die Erdoberfläche. Die grüne Spreite ist unregelmäßig kreisförmig, vorne gerade abgeschnitten oder ausgerandet, am Grund flach oder schwach herzförmig eingezogen, ganzrandig, etwa $1^1/_2$ *cm* im Durchmesser. Der Blattstiel ist sehr dünn und durchschnittlich 4 *cm* lang. Das

zweite Keimblatt bleibt unterirdisch und ergrünt nicht. Es hat einen etwa 1 *cm* langen Stiel, bleibt sehr klein und zeigt wie die Kotyledonen des Embryos die eingeschlagenen Seitenränder. Oft ist es noch in die Samenhaut eingeschlossen. Der Sproßscheitel des hypokotylen Gliedes stellt sein Wachstum bald ein. Von seinen Blattanlagen wächst eine zum ersten, dreiteiligen Rhizomblatt aus. Außerdem bilden sich in den Achseln der Blattanlagen neue Sprosse, die dann das Rhizom sympodial fortsetzen. Das hypokotyle Glied verbleibt in seiner vertikalen Stellung und ist bei jungen Pflanzen am Anfangsteil des Rhizoms als deutliches Zäpfchen erkennbar.

### Keimling von C. savensis.

(Siehe Taf. I, 18.)

Die Radikula wächst senkrecht in die Erde, ist lang und ziemlich dünn und hat zahlreiche Wurzelfasern. Das hypokotyle Glied ist langgestreckt, dünn, zylindrisch. Der Sproßscheitel bleibt daher klein und undeutlich. Die beiden Keimblätter sind gleich groß und treten beide an die Oberfläche. Sie sind sehr lang gestielt (4 bis 5 *cm*), elliptisch, vorne ausgerandet, am Grunde beim Ansatz des Stieles meist etwas eingezogen und von dunkelgrüner Farbe. Die Größe der Spreite beträgt etwa $^3/_4$ *cm* in der Länge und $^1/_2$ *cm* in der Breite. In einem späteren Stadium verdickt sich das obere Ende des hypokotylen Gliedes etwas und eines seiner Niederblätter wächst zum ersten, dreiteiligen Rhizomblatt aus (siehe Taf. I, 20). Das Wachstum des Rhizoms erfolgt sympodial durch Seitensprosse, die in den Achseln der Niederblätter entstehen.

*C. enneaphylla* keimt also teilweise hypogäisch, *C. savensis* rein epigäisch und nähert sich hierin der *C. amara*, deren Keimling von *C. savensis* nur durch schmälere Kotyledonen und geringere Größe abweicht. Es ist jedoch in Betracht zu ziehen, daß auch andere *Dentaria*-Arten nicht rein hypogäisch keimen. Es gibt alle Varianten von hypogäischer zu epigäischer Keimung (siehe O. E. Schulz, 1903, p. 282—284). Bei *C. pinnata* bleiben beide Kotyledonen unter der Erde. *C. pentaphylla* bildet meist ein grünes Keimblatt und bei *C. bulbifera* (siehe Winkler, 1894) sind beide gut ausgebildet, haben jedoch sehr oft ungleiche Größe. Immerhin nehmen *C. savensis* und *C. bulbifera* in bezug auf die Keimung eine Sonderstellung innerhalb der Sektion *Dentaria* ein.

In anatomischer Hinsicht hat sich der Bau der Stele als treffliches Unterscheidungsmerkmal von *C. enneaphylla* und *C. savensis* erwiesen. Andere histologische Differenzen konnte ich nicht beobachten. Die Ausführungen beziehen sich mithin nur auf den Bau des Kauloms. Untersucht wurden sehr junge, blühende und auch fruchtende Pflanzen. Das Verhalten ist in den verschiedenen Altersstufen im wesentlichen gleich, nur mit entsprechenden Unterschieden in der Stärke der Verholzung. Die untersuchten Schnitte entstammen dem Stengelabschnitt zwischen Rhizom und erstem Laubblatt. *C. savensis* vertritt einen Typus mit einheitlichem Zentralzylinder, der sich auch bei den Arten der Sektion *Eucardamine* findet, *C. pentaphylla*, *C. pinnata*, *C. glandulosa* und *C. bulbifera* stimmen darin ebenfalls mit *C. savensis* überein. *C. enneaphylla* jedoch weicht wesentlich ab und nur *C. polyphylla* schließt sich eng der letzteren an (siehe *C. polyphylla*, III. Abschnitt, Nr. 1). Unterscheidende Merkmale sind die Ausbildung der Endodermis und die Anordnung des mechanischen Gewebes. Letzteres besteht durchwegs aus prosenchymatischen, verholzten Zellen und zeigt dabei topographisch eine Zweiteilung in die Gruppe des Bastes an der Außenseite des Kambiums und in einen Gewebekomplex innerhalb des Kambiums zwischen den Gefäßbündeln. Ich behalte für diesen den Terminus »primäres Prosenchym« (Dennert, 1885) bei. Histologisch gleichen seine Zellelemente vollkommen den Bastzellen.

### Stengelanatomie von C. enneaphylla.

(Siehe Textfig. 2 auf p. 338.)

Epidermis vollkommen kahl. Tangentiale Innenwände stark verdickt, in kollenchymatischem Zusammenhang mit der primären Rinde. Keine Holzreaktion.

Subepidermales Kollenchym ein- bis dreischichtig, rings um den Stengel gleichmäßig ausgebildet.

Rindenparenchym sehr breit (= Radius des Markes) mit deutlichen Lücken, stärkehältig (besonders die Zellen in der Nähe der Gefäßbündelscheiden).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Einzelendodermen halbringförmig die Gefäßbündel umschließend, seitlich etwa bis zum Kambium reichend, an der Innenseite nicht ausgebildet (daher gehen breite Markstrahlen vom Mark bis zur Rinde durch).

Gefäßbündel auf dem Querschnitt segmentartig, halbmondförmig oder breit sektorartig mit in der Mitte vorspringendem Xylemzapfen. Gefäßbündelmarkstrahlen bei größeren Bündeln fast stets vorhanden, bis zur Endodermis reichend.

Hartbast als ein- bis dreischichtige Platte an die Endodermis anschließend, aber nur bei fruchtenden Stengeln und auch da mit ziemlich schwacher Holzreaktion (in Textfig. 2 nicht eingezeichnet).

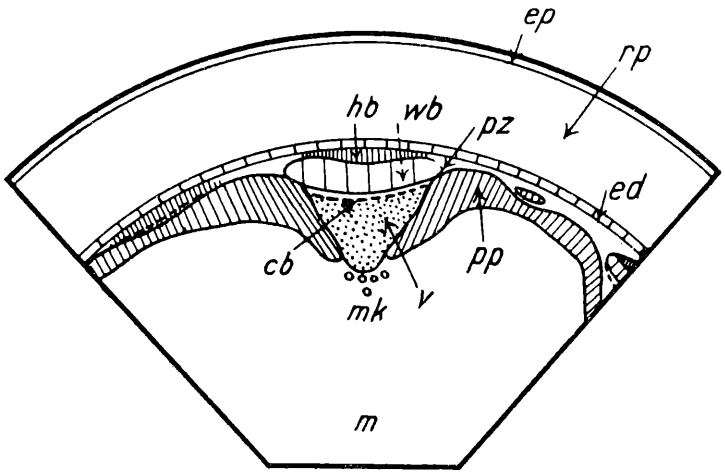



Fig. 1.
*C. savensis* O. E. Schulz.
Stengelquerschnitt (schematisch).

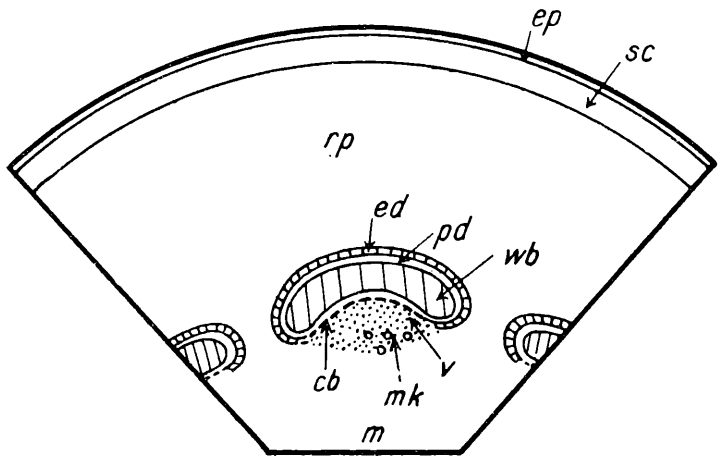



Fig. 2.
*C. enneaphylla* (L.) Cr.
Stengelquerschnitt (schematisch).

*cb* = Kambium, *ed* = Endodermis (van Tieghem, siehe C. K. Schneider, 1917, p. 195), *ep* = Epidermis, *hb* = Hartbast, *m* = Mark, *mk* = Markkrone, *pd* = Peridesm (van Tieghem, siehe C. K. Schneider, 1917, p. 677), *pp* = primäres Prosenchym (Dennert, 1885), *pz* = Perizykel (van Tieghem, siehe C. K. Schneider, 1917, p. 508 und p. 677), *rp* = Rindenparenchym, *sc* = subepidermales Kollenchym, *v* = Xylem, *wb* = Weichbast.

Weichbast breit bandförmig.

Fascikularkambium deutlich. Interfascikularkambium fehlt.

Holzteil breit bandförmig oder sektorartig.

Primäres Prosenchym (= Festigungsgewebe innerhalb des Kambiumringes) bei allen Stengeln als kleine Platten ausgebildet, die das Xylem flankieren, aber niemals zwei benachbarte Bündel verbinden. Sehr schwach verholzt.

Markkrone vorhanden (schwach verholzte Zellen neben prosenchymatisch-kollenchymatischen an der Innenseite des Xylems).

Mark stärkeführend, massiv.

Der anatomische Bau äußert sich auch im Verhalten beim Biegen der Stengel. Junge Kaulome brechen dabei im Parenchym ganz durch, während die Gefäßbündel unversehrt bleiben, so daß man sie an den Bruchstellen direkt herausziehen kann. Bei älteren Stengeln lassen sich die Gefäßbündel meist nicht mehr ausziehen, weil der Zusammenhang mit dem übrigen Gewebe durch das primäre Prosenchym und durch die verholzenden Markkronen fester wird.

### Stengelanatomie von C. savensis.

(Siehe Textfig. 1 auf p. 338.)

Epidermis mit Haarbildung. Tangentiale Innenwände stark verdickt. Deutliche Holzreaktion.

Subepidermales Kollenchym fehlend oder nur ein- bis zweischichtig, schwach kollenchymatisch.

Rindenparenchym schmal (kaum $^1/_3$ des Markes), mit deutlichen Lücken, stärkehaltig und chlorophyllführend.

Gesamtendodermis mit deutlichen Caspary'schen Streifen.
Perizykel wenigschichtig, manchmal ganz fehlend.
Gefäßbündel auf dem Querschnitt sektorförmig. Größere, oft durch Platten mechanischen Gewebes in radialer Richtung geteilt. Parenchymatische Gefäßbündelmarkstrahlen fehlen.
Hartbast als tangential gestreckte Platte an die Endodermis anschließend.
Weichbast linsenförmig (am Rande geht er in den angrenzenden Perizykel über).
Interfaszikularkambium bei alten Stengeln vorhanden, aber nicht deutlich ausgebildet. Kein Zuwachs von sekundär verholzten Zellen an das primäre Prosenchym oder nur sehr wenig.
Holzteil dreieckig, innen oft abgerundet.
Primäres Prosenchym als breite Platten die einzelnen Gefäßbündel verbindend. Sie flankieren das Xylem oder gehen an der Innenseite kleiner Bündeln ganz durch. Stark verholzt.
Markkrone deutlich ausgebildet. An das Xylem schließt sich eine Gruppe parenchymatischer oder etwas kollenchymatischer Zellen und daran ein Komplex schwach verholzter Zellelemente (letzterer fehlt jedoch sehr häufig).
Mark massiv, aber oft mit ziemlich großen Lücken, stärkeführend.
Beim Biegen des Stengels reißt er nur bis zur Endodermis ein und läßt sich nicht glatt durchbrechen.

### Stengelanatomie von C. amara.

Wie *C. savensis*, nur mit bedeutend schmälerer primärer Rinde.

Die völlige Übereinstimmung im anatomischen Verhalten von *C. savensis* und *C. amara* ist ganz auffallend. Keine Spur des *C. enneaphylla*-Typus ist in der Stele von *C. savensis* vorhanden. Anderseits findet sich die Eustele der letzteren, wie schon erwähnt, auch bei anderen Dentarien. Sie ist ein Organisationsmerkmal, das verschiedene Gruppen innerhalb der Sektion *Dentaria* charakterisiert und braucht daher auch im Falle der *C. savensis* keineswegs durch Bastardierungseinflüsse erklärt zu werden.

### Zusammenfassung der morphologisch-anatomischen Untersuchung.

*C. enneaphylla* und *C. amara* sind morphologisch-anatomisch ganz ausgezeichnet voneinander geschieden. Die Differenzen in den einzelnen Merkmalen sind sehr groß. *C. savensis* nimmt morphologisch teilweise eine Mittelstellung ein, ist jedoch selbst als Spezies sehr gut charakterisiert. Ihre Merkmale zeigen eine gewisse Reinheit und weisen auf eine selbständige Ausbildung im Laufe der Phylogenie hin. Unmöglich ist es natürlich nicht, die teilweise intermediäre Stellung der *C. savensis* und ihre teilweise starke Annäherung an die eine oder andere Grenze durch Hybridisation zu erklären. Der Vergleich der Areale wird über Bastardierungsmöglichkeit im Laufe der Phylogenie zu entscheiden haben.

## 2. C. savensis O. E. Schulz und C. bulbifera (L.) Cr.

Im Jahre 1923 hat Josef Murr die Vermutung geäußert, *C. savensis* könnte ein Bastard zwischen *C. amara* und *C. bulbifera* sein (Murr, 1923, 1. Heft, p. 144 und 2. Heft, p. XXX). Für die Verwandtschaft mit *C. amara* spricht nach der Ansicht des Autors auch das Auftreten von Hydathodenspitzchen bei *C. savensis* (»vielleicht der einzigen von den ehemaligen Dentarien«). Hydathodenspitzchen finden sich jedoch in der Sektion *Dentaria* bei den europäischen Formen durchwegs (bei *C. savensis*, *C. enneaphylla*, *C. pentaphylla*, *C. polyphylla*, *C. pinnata* und *C. glandulosa*. Bei letzterer besonders deutlich). Sie sind als Unterscheidungsmerkmal der einzelnen Arten überhaupt nicht zu gebrauchen. Die Dreizähligkeit der *C. savensis*-Blätter wird von Murr auf den Einfluß eines einfachen Typus bei *C. bulbifera* zurückgeführt. Letztere hat jedoch meiner Ansicht nach einen gefiederten Typus und die dreizähligen und einfachen Blätter stellen nur verschiedene Reduktionsstadien desselben dar. Gefiederter Typus (*C. amara*) plus gefiederter Typus (*C. bulbifera*) gäbe danach bei Annahme einer Bastardierung einen konstant dreizähligen Typus (*C. savensis*, fünfzählige Blätter sind sehr selten). Das ist äußerst unwahrscheinlich. Murr weist dann noch darauf hin, wenn *C. bulbifera* selbst eine Hybride sein sollte, würde das die Behauptung *C. savensis* = *C. amara* × *C. bulbifera* nur stützen. (Nach der achten Phylogenesisregel, Jos. Murr, 1902, p. 8: »Lebenskräftige Arten bilden sich vor allem beim Zusammentreffen von drei Elementen, d. h. durch Verbindung einer zusammengesetzten Form mit einer dritten.)

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Es ist jedoch zu bedenken, daß die Phylogenesisregeln aus dem Jahre 1902 stammen und auf Untersuchungen in der Gattung *Hieracium* basieren, wo bekanntermaßen die Apogamie beim Konstantwerden von Speziesbastarden eine große Rolle spielt. Das konnte natürlich im Jahre 1902 nicht in Betracht gezogen werden. Die Phylogenesisregeln müßten mithin unter Rücksichtnahme auf Apogamie und auf Mendelismus überprüft werden, wenn man ihnen entscheidende Bedeutung beimessen wollte. Außerdem könnte *C. bulbifera* nur pollenliefernde Pflanzen gewesen sein, da sie ja in unseren Gegenden keine Samen trägt. Daß *C. bulbifera* einmal kreuzungsfähiger war, möchte ich vor allem dann nicht anerkennen, wenn sie selbst hybridogen sein sollte; denn im Sinne Ernst's (1918) müßte ja Sterilität als Folge der Bastardierung eingetreten sein und sich nicht erst im Laufe der Zeit eingestellt haben. In diesem Falle wäre ja nicht Bastardierung als Ursache der Sterilität anzusehen. Auch wiederholte Rückkreuzungen mit den Eltern oder wiederholte Kreuzungen überhaupt können für die Erklärung einer zunehmenden Sterilität nicht herangezogen werden, denn in diesem Falle müßten unbedingt verschiedene Formen von *C. bulbifera* entstanden sein (durch Neukombination). Davon ist jedoch gar nichts zu merken. *C. bulbifera* ist vielmehr bei einem sehr großen Areal (dem größten aller Dentarien, siehe Karte 4*b* auf p. 349) und bei sehr sporadischen Standorten ganz auffallend monotyp.

## 3. Ist Cardamine bulbifera (L.) Cr. diphyletisch?

Gams (1922) leitet *C. bulbifera* von noch jetzt lebenden Arten der Sektion *Dentaria* ab und nimmt einen diphyletischen Ursprung an. *C. pentaphylla* × *C. polyphylla* einerseits und *C. pentaphylla* × *C. enneaphylla* anderseits. Die *C. bulbifera* im Verbreitungsgebiet der *C. polyphylla* (Luganersee im Tessin) sei von der im Areal von *C. enneaphylla* (Tegernsee in Oberbayern) verschieden. Als unterscheidende Merkmale verwendet Gams die Behaarung des Stengelgrundes, beziehungsweise das Fehlen derselben, das Längen-Breitenverhältnis des Endblättchens der unteren Stengelblätter und die Anzahl der Zähne dieser Endblättchen. Ich habe die Angaben an Pflanzen aus dem ganzen Verbreitungsgebiet der *C. enneaphylla* und der *C. polyphylla* nachgeprüft. Bei *C. enneaphylla* und *C. polyphylla* selbst habe ich fast die gleichen Werte erhalten wie Gams:

| Merkmal | *C. enneaphylla* | *C. polyphylla* |
|---|---|---|
| Unterster Teil des Stengels | kahl | kahl bis stark behaart. |
| Endblättchen der drei untersten Stengelblätter, $\frac{\text{Länge}}{\text{Breite}}$ | 2·5 bis 3·5 (Gams: 2·5 bis 3·2) | 3·5 bis 4·5 (Gams: 4·3 bis 5·3) |
| Anzahl der Zähne auf jeder Seite dieser Endblättchen | 12 bis 14 (Gams: 10 bis 13) | 13 bis 15 (Gams: 12 bis 15) |

Die untersuchten Pflanzen der *C. enneaphylla* entstammen den Gebieten von Ober- und Niederösterreich, Tirol, Salzburg, Steiermark und Krain (im ganzen 28 verschiedene Fundorte), die der *C. polyphylla* den Gebieten von Steiermark, Krain und der Schweiz (im ganzen 13 verschiedene Fundorte). Ein merkbares Abweichen von den Ergebnissen Gams's findet sich nur bei *C. polyphylla* (Größenverhältnis des Endblättchens). Pflanzen aus dem Tessin, die ich gesondert untersuchte, ergaben tatsächlich einen höheren Durchschnittswert dieser Verhältniszahl, entsprechen mithin den Angaben von Gams. Bei der starken Disjunktion von *C. polyphylla* (siehe Karte 4*b* auf p. 349) ist das ohne weiteres erklärlich. Größere Abweichungen von den Angaben bei Gams fand ich bei *C. bulbifera*, die ich in vier Gruppen teilte und getrennt untersuchte. Gruppe I enthält Pflanzen aus Norwegen, Schweden, Pommern, Süntelgebirge und Harz (in diesen Gebieten fehlen *C. enneaphylla* und *C. polyphylla*), Gruppe II umfaßt Pflanzen aus Thüringen, Mähren, Schlesien, Österreich und Südtirol (in diesen Gebieten fehlt nur *C. polyphylla*), Gruppe III beinhaltet Exemplare aus der Nordost-Schweiz und dem Tessin (hier fehlt nur *C. enneaphylla*) und Gruppe IV enthält die Fundorte aus den Gebieten von Cilli und dem Wotsch in der ehemaligen Südsteiermark, von Krain und von Istrien (hier kommen *C. enneaphylla* und *C. polyphylla* vor). Das Resultat der Untersuchung ist in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

**Variationsbreiten von C. bulbifera.**

| Merkmal | Gruppe I<br>*C. enneaphylla* (—)[1]<br>*C. polyphylla* (—) | Gruppe II<br>*C. enneaphylla* (+)<br>*C. polyphylla* (—) | Gruppe III<br>*C. enneaphylla* (—)<br>*C. polyphylla* (+) | Gruppe IV<br>*C. enneaphylla* (+)<br>*C. polyphylla* (+) |
|---|---|---|---|---|
| Stengelgrund | kahl bis schwach behaart | kahl bis behaart | kahl bis sehr stark behaart | kahl bis behaart. |
| Endblättchen der drei unteren Stengelblätter, $\frac{\text{Länge}}{\text{Breite}}$ | 3·5 bis 4·5 | 3·5 bis 4·5<br>(Gams: 2·0 bis 2·5) | 3·2 bis 4·2<br>(G: 3·9 bis 5·5) | 3·5 bis 4·5 |
| Anzahl der Zähne auf jeder Seite dieses Endblättchens | 4 bis 6 | 4 bis<br>(Gams: 4 bis 6) | 4 bis 6<br>(Gams: bis 9) | 4 bis 5 |

(—) Die Art fehlt im Gebiet.
(+) Die Art ist im Gebiet vorhanden.

Die Werte, die Gams angibt, ändern sich also bei Untersuchung eines größeren Materials und der Durchschnitt ist in allen Fällen nahezu gleich. Pflanzen eines sehr kleinen Gebietes oder gar eines einzelnen Fundortes liefern dagegen extreme Werte. So fand ich am 6. April 1926 auf der Rannach nördlich von Graz (*C. polyphylla* fehlt diesem Gebiet ganz, *C. enneaphylla* dagegen ist sehr häufig) junge Triebe von *C. bulbifera*, die in bezug auf Behaarung alle Übergänge aufwiesen. 5 Wochen später standen die Pflanzen in voller Blüte. Die meisten Exemplare waren auffallend groß und am Grunde durchwegs schwach bis stark behaart. Die Untersuchung des Endblättchens (unterstes Stengelblatt) ergab folgende Werte:

| Länge in Millimetern | Breite in Millimetern | Anzahl der Zähne auf jeder Seite |
|---|---|---|
| 77 | 36 | 13 |
| 86 | 30 | 12 |
| 70 | 25 | 9 |
| 80 | 30 | 10 |
| 88 | | 10 |
| 97 | 27 | 9 |
| 80 | 25 | 10 |
| 75 | | 10 |
| 62 | 17 | 9 |
| 67 | 23 | 8 |
| 66 | 17 | 9 |
| 85 | 30 | 14 |
| 87 | 30 | 10 |
| 80 | 27 | 10 |
| 60 | 19 | 11 |
| 67 | 19 | 10 |
| 56 | 16 | 8 |
| Mittel...75·47 | 24·76 | 10·11 |

Der Durchschnittswert $\frac{\text{Länge}}{\text{Breite}}$ beträgt 3·04, bleibt also hinter dem Durchschnittswert der früheren Gruppe II stark zurück (letzterer war 3·5 bis 4·5). Ebenso stark weicht die Anzahl der Seitenzähne ab (10 gegen 4 bis 5). Zum Vergleich mögen noch zwei Standorte aus demselben Gebiet gesondert betrachtet werden (es handelt sich wie bei den obigen Angaben um die Mittelwerte von verhältnismäßig wenigen Pflanzen, da die Fundorte durchwegs sehr arm an Individuen sind).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Mühlbachergraben bei Rein.

| | | |
|---|---|---|
| Stengelgrund | | durchwegs kahl |
| Endblättchen | $\frac{\text{Länge}}{\text{Breite}}$ | 3 |
| Zähne auf jeder Seite | | |

Schartenkogel bei Stübing.

| | | |
|---|---|---|
| Stengelgrund | Pflanzen | ganz kahl |
| | | schwach behaart |
| | 8 | stark behaart |
| Endblättchen | $\frac{\text{Länge}}{\text{Breite}}$ | 3 bis 4·5 |
| Zähne | 6 | |

Am letztgenannten Standort fanden sich in bezug auf Behaarung alle Varianten. Das Längen-Breitenverhältnis des Endblättchens zeigte ebenfalls alle Stufen von der unteren bis zur oberen Grenze. Anderseits hatten Pflanzen, die ich von Cilli (frühere Untersteiermark) erhielt, also aus dem Verbreitungsgebiet der *C. polyphylla*, durchwegs kahlen Stengel. Den angeführten Merkmalen ist demnach keine systematische Bedeutung beizumessen. Untersucht man die Pflanzen nach Standorten gesondert, dann findet man alle möglichen Varianten. Daß die Individuen eines Standortes oft einen einzigen extremen Wert ergeben, findet seine natürliche Erklärung durch die ausschließlich vegetative Fortpflanzung der Art. Zu der Gleichförmigkeit der Standortseinflüsse addiert sich eben noch die Einheitlichkeit der Erbanlage. Ich habe niemals einen Keimling gefunden und nur ein einzigesmal eine reife Frucht. Diese war 30 *mm* lang, 3 *mm* breit und enthielt nur zwei Samen (3 *mm* lang, 2 *mm* breit, 1 *mm* dick). Treibende Bulbillen fanden sich jedoch in großer Menge (siehe Tafel I, 21).

Die Bedeutung des behaarten Stengels verliert noch aus einem zweiten Grund an Beweiskraft. *C. pentaphylla*, die selbst kurz behaart ist, tritt ja in beiden Fällen als Elter auf. Eine prinzipielle Unterscheidung der Deszendenten ist mithin nach diesem Merkmal nicht möglich.

Immerhin ist die starke Behaarung der Pflanzen aus dem Tessin auffallend. Ich habe von hier nur wenig kahle Exemplare gesehen. Aber ich möchte das keineswegs mit dem Vorkommen von *C. polyphylla* im Tessin (siehe Karte 5 auf p. 353) in Zusammenhang bringen, denn auch in der Nordost-Schweiz existiert ein kleines Areal von *C. polyphylla* (siehe Karte 5 auf p. 353) und trotzdem ist *C. bulbifera* in diesem Gebiete sehr häufig kahl. Eine spezielle Untersuchung von *C. bulbifera* aus dem Kanton St. Gallen und dem Züricher Oberland ergab folgendes: Stengelgrund kahl (häufig) bis stark behaart. $\frac{\text{Länge}}{\text{Breite}} = 3 \cdot 4$, Anzahl der Blattzähne $= 4 \cdot 5$. Diese Werte weisen keineswegs auf *C. polyphylla*. *C. bulbifera* aus dem Tessin kann ohne weiteres als besondere Rasse betrachtet werden, aber genetisch ist diese nicht durch Einflüsse von seiten der *C. polyphylla* bedingt. Für diese Ansicht spricht auch das Areal von *C. polyphylla* selbst. Die Teilareale dieser Pflanze (siehe Karte 4b auf p. 349) sind nur Bruchstücke eines ehemalig größeren Verbreitungsgebietes. Ihre heutige Form hat sich erst im Postglazial herausgebildet. Anderseits ist *C. bulbifera*, nach Morphologie in Verbindung mit großem Areal zu schließen, sehr alt, sicherlich älter als die Teilareale von *C. polyphylla*. Letztere als Entstehungszentren für die westlichen Formen der *C. bulbifera* zu betrachten, scheint mir deshalb unbegründet. Auch die heutige Gesamtverbreitung von *C. bulbifera* weist keine Beziehungen zum Vorkommen von *C. polyphylla* auf.

Der Embryo sagt über die Herkunft der *C. bulbifera* nichts aus. *C. enneaphylla*, *C. polyphylla* und *C. pentaphylla*, also alle drei mutmaßlichen Elternpflanzen, gleichen sich hierin vollkommen (siehe *C. enneaphylla* auf Taf. I, 4 bis 6). Die Kotyledonen von *C. bulbifera* sind nach O. E. Schulz (1903, p. 293) flach. Die Embryonen der beiden von mir untersuchten Samen zeigten folgende Gestalt (siehe Taf. I, 12 bis 14): Pleurorhiz. Kotyledonen oval, die Ränder auffallend dünner als die mittleren Partien. Sie sind etwas vorgezogen, aber nicht eingeschlagen. Das Keimblatt sieht daher an der Innenseite

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

napfförmig aus. Bei einem der beiden von mir untersuchten Embryonen war ein Keimblatt etwas kleiner und wurde vom anderen eingeschlossen. Die Kotyledonen sind gestielt (typisches Merkmal der Sektion *Dentaria*). Die Radikula selbst überragt die Keimblätter nicht, sie ist stark zugespitzt.

*C. bulbifera* weicht mithin im Embryo von allen drei angeblichen Stammarten in gleicher Weise ab. Zum Nachweis einer eventuellen Diphylie müssen jedoch Merkmale herangezogen werden, in denen sich *C. enneaphylla* und *C. polyphylla* deutlich unterscheiden. Diesen Anforderungen entspricht die Ausbildung der Hydathoden an den Blättern. *C. polyphylla* hat deutliche Hydathodenspitzchen auch zwischen den Blattzähnen. Bei *C. enneaphylla* finden sich solche nur an der Spitze derselben. Der Gefäßstrang läuft bei letzterer zwischen den Sägezähnen nicht in eine Hydathodenspitze aus, sondern zieht am Blattrand vorbei. *C. bulbifera* aus dem Gebiet der *C. enneaphylla* und aus dem der *C. polyphylla* zeigen hierin keinen Unterschied. Sie verhalten sich beide wie *C. enneaphylla,* haben also keine Hydathodenspitzchen zwischen den Sägezähnen. (Die Hydathodenspitzchen sind an Herbarpflanzen meist erst nach Aufkochen des Materials deutlich zu sehen. Das gilt besonders für diejenigen zwischen den Blattzähnen. An frischen Pflanzen dagegen sind sie leicht sichtbar.)

Im anatomischen Bau des Stengels schließt sich *C. bulbifera* dem Typus *C. savensis* an. Geringe Abweichungen finden sich nur in der deutlicheren Ausbildung des einschichtigen, subepidermalen Kollenchyms und in der meist starken Holzreaktion der primären Rinde. *C. bulbifera* hat eine ausgesprochene Eustele: Bei keiner Form habe ich irgendeine Andeutung des geteilten Zentralzylinders bemerkt. Demnach ist die verwandtschaftliche Beziehung zu *C. enneaphylla* und *C. polyphylla* überhaupt nicht sehr groß. Mit *C. pentaphylla* herrscht im anatomischen Verhalten Übereinstimmung. Diese besitzt, wie bereits erwähnt, ebenfalls einen einheitlichen Zentralzylinder mit durchlaufendem Festigungsring.

## 4. Ist Cardamine savensis O. E. Schulz ein rezenter Bastard?

*C. enneaphylla* und *C. amara* sind rezente Arten, entsteht somit *C. savensis* fortwährend neu aus diesen beiden? Diese Frage ist entschieden zu verneinen. Eine fortwährende Neubildung ist ganz ausgeschlossen. Es gibt zahlreiche Standorte, an denen neben *C. savensis* nur ein oder gar kein mutmaßliches Elter vorkommt. So findet man *C. savensis* sehr oft als Buchenwaldpflanze gemeinsam mit *C. enneaphylla*, *C. bulbifera*, *C. polyphylla* oder sie wird zur Tannenbegleiterin im Südosten ihres Verbreitungsgebietes und tritt dort gemeinsam mit *C. enneaphylla* auf (siehe Beck, 1901 und Adamović, 1909). An diesen Standorten fehlt also *C. amara*. Umgekehrt vermißt man *C. enneaphylla* an Standorten der *C. savensis* und der *C. amara*, z. B. in der Laßnitzklause bei Deutsch-Landsberg (am Ostfuß der Koralpe). Hier nimmt *C. savensis* beide Ufer des Baches ein. Auch *C. amara* ist im Wasser und am Ufer reichlich vertreten. *C. enneaphylla* jedoch ist in diesem Gebiet der krystallinen Schiefer nicht zu finden (sie ist eine kalkliebende Art). Anderseits gibt es wieder Standorte, an denen *C. enneaphylla* und *C. amara* nebeneinander vorkommen, wie es an vielen Stellen der paläozoischen Kalkberge nördlich von Graz der Fall ist. Warum ist hier noch nie eine *C. savensis* entstanden oder überhaupt ein Bastard aufgetreten? Warum hat sich im ganzen Ostteil der nördlichen Kalkalpen, wo ja *C. enneaphylla* und *C. amara* vorkommen, noch kein Bastard zwischen beiden gebildet?

Auch die verschiedene Blütezeit von *C. enneaphylla* und *C. amara* schließt eine erfolgreiche Bastardierung aus. *C. enneaphylla* blüht von allen mitteleuropäischen Dentarien am frühesten. Sie steht in unserer Gegend bereits Anfang April in vollster Blüte (die alpine Region ausgenommen). *C. amara* entfaltet sich erst Ende April und hat ihre Vollblüte im Mai. *C. savensis* gleicht ihr in dieser Beziehung.

Außerdem sind alle bekannten Bastarde rezenter *Dentaria*-Arten größtenteils oder ganz steril. Wohl konnte ich bei *C. savensis* einen etwas niedrigeren Prozentsatz in der Fruchtbildung feststellen als z. B. bei *C. amara*, das war jedoch an diesen schattigen Standorten auf mangelnde Bestäubung zurückzuführen. Der Insektenbesuch ist nach meinen Beobachtungen nicht allzu reichlich.

Bei ausgebildeten Früchten zeigte sich im Gegensatz zu den rezenten *Dentaria*-Bastarden eine große Fertilität der Samenanlagen. Von den durchschnittlich 8 bis 15 Samenknospen im Ovar hatten sich meist 8 bis 10 zu reifen Samen entwickelt, also beinahe 100%, trotzdem die angeblichen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Eltern von *C. savensis* systematisch so stark unterschieden sind, daß ihre Einordnung in eine Gattung nicht einmal allgemein angenommen ist *(Dentaria-Cardamine)*.

Es bleibt somit die Möglichkeit einer Bastardierung in geologischer Vorzeit. Darüber hat der Vergleich der Areale zu entscheiden.

## 5. Geographische Verbreitung von Cardamine enneaphylla (L.) Cr., Cardamine savensis O. E. Schulz und Cardamine amara L.

**Cardamine enneaphylla (L.) Cr.** (siehe Karte 4*a* auf p. 349).

Das Hauptareal von *C. enneaphylla* erstreckt sich auf die Ostalpen, die Sudeten und auf die westlichen Teile der Karpathen und des Karstes.

Die Westgrenze nimmt ihren Ausgangspunkt ungefähr im Mündungsgebiet des Isonzo, verläuft in der Richtung Nordwest, dann am Südrand der Alpen, schließt die Euganeischen Hügel ein, im Gebiet des Gardasees wendet sie sich nach Norden und hält sich an die Linie Val Ampola—Campiglio—Gampenpaß bei Meran—Brenner—Seefeld (Dalla Torre und Sarnthein, 1909, p. 354). In Bayern biegt die Grenze von der Loisach ab und zieht entlang den Voralpen nach Osten bis Aistersheim in Oberösterreich (Hegi, 1919, p. 331). Hier erfolgt ein starker Knick, die Linie streicht gegen Nordwest dem Bayrischen Wald entlang in den fränkischen Jura—Fichtelgebirge und von hier nach Nordosten. Die Nordgrenze ist durch die Linie Sächsische Schweiz—Sorau (in der Niederlausitz)—Warthe gegeben. Die Ostgrenze beginnt im Hügelgebiet der Lysa-Gora und etwas östlich der Weichsel, zieht dann nach Südwest gegen Ofen, der Donau entlang in den Banat und von hier nach Südosten durch den Balkan an das Ägäische Meer (die Südostgrenze ist wegen mangelnder Erforschung des Balkans etwas ungenau). Die Linie Golf von Saloniki—Golf von Arta markiert die Südgrenze.

Außerdem kommt *C. enneaphylla* auch in Mittelitalien vor und erstreckt sich von hier nach Norden bis Ligurien. Durch Herbar belegte Fundorte in Italien — südlich der Poebene — sind (siehe Karte 1 auf p. 328)

1. M. Abruzzen leg. A. Orsini (siehe O. E. Schulz, 1903, p. 378);
2. M. Apennin bei Rom leg. Raynewal, 1844 (siehe O. E. Schulz, 1903, p. 378);
3. Lazio: M. Autore;
4. Umbria: M. Subasio;
5. Marche: M. Catria;
6. Liguria orientale: monti sopra Torriglia.

(Die vier zuletzt genannten Fundorte sind im Herbar von Florenz vertreten und ich verdanke sie einer freundlichen Mitteilung des Herrn Prof. R. Pampanini.)

*C. enneaphylla* meidet die Ebene und hält sich strenge an das Bergland. So verläuft die Südgrenze am Rande der Alpen und schließt die Ebene von Venetien aus. Dasselbe ist der Fall in Bayern, wo *C. enneaphylla* im südlichen Teil der bayrischen Hochebene vorkommt (etwa bei Wasserburg am Inn), im weiter nördlich gelegenen jedoch nicht mehr (Vollmann, 1914, p. 311). Die Nordgrenze umfaßt das Hügelland zwischen Oder und Weichsel. Die Ostgrenze schneidet ungefähr mit der Donau ab und schließt somit das Tiefland weiter östlich aus. Ferner fehlt *C. enneaphylla* in der Poebene. Dadurch ist ihr Vorkommen in Italien vom geschlossenen Hauptareal getrennt. *C. enneaphylla* ist eine Pflanze der montanen Stufe, die jedoch häufig in die alpine Region steigt. Im Postglazial hat sie die norditalienische Tiefebene in der Richtung Nord—Süd nicht überschritten. Es läßt sich hier kein Wanderweg aufdecken. (Nach Allioni und Zumaglini soll sie auch in Piemont [Biella] vorkommen. Diese alten Angaben sind jedoch seither niemals bestätigt worden.)

*C. enneaphylla* scheint im Nordapennin überhaupt sehr sporadisch aufzutreten, was mit einer nacheiszeitlichen, also ziemlich jungen Besiedlung von Nordosten her ganz in Widerspruch stünde. Ihr Teilareal auf der Apenninenhalbinsel läßt vielmehr zwei Erklärungsmöglichkeiten zu:

1. Besiedlung während der Eiszeit, durch Abtrennung vom Hauptareal.
2. Besiedlung im Tertiär, zur Zeit der Entstehung der Art.

Mir erscheint die zweite Erklärung die richtigere. Gegen die erste spricht nämlich das Fehlen von *C. enneaphylla* am Südrand der Alpen westlich von Venetien. Außerdem gibt das Hauptareal keine Anhaltspunkte dafür, daß die Art in den Alpen jemals weiter im Westen auftrat, als das heute der Fall ist. Die jetzige Westgrenze schneidet in Tirol scharf ab und der einzige, etwas isolierte Fundort (Oberstdorf im Allgäu) ist nicht weit davon entfernt. *D. enneaphylla* ist in den Alpen nach der Eiszeit geschlossen von Osten her vorgedrungen.

Die zweite Erklärung benötigt keine besonderen Wanderwege. Ursprünglich gab es nur ein Gesamtareal. Erst durch die Entstehung des Adriatischen Meeres wurde das Vorkommen im Apennin isoliert. Damals war *C. enneaphylla* wohl schon in ihrer heutigen Ausbildung vertreten. Sie ist ein uralter Typus der Sektion *Dentaria*. Eine Bestätigung des hohen Alters scheint mir auch der weniger differenzierte Bau der Stele zu geben (geteilter Zentralzylinder, siehe weiter vorne). Zugleich bildet *C. enneaphylla* den Ostrepräsentanten eines Entwicklungsastes, der weiter westlich zu *C. polyphylla* führte.

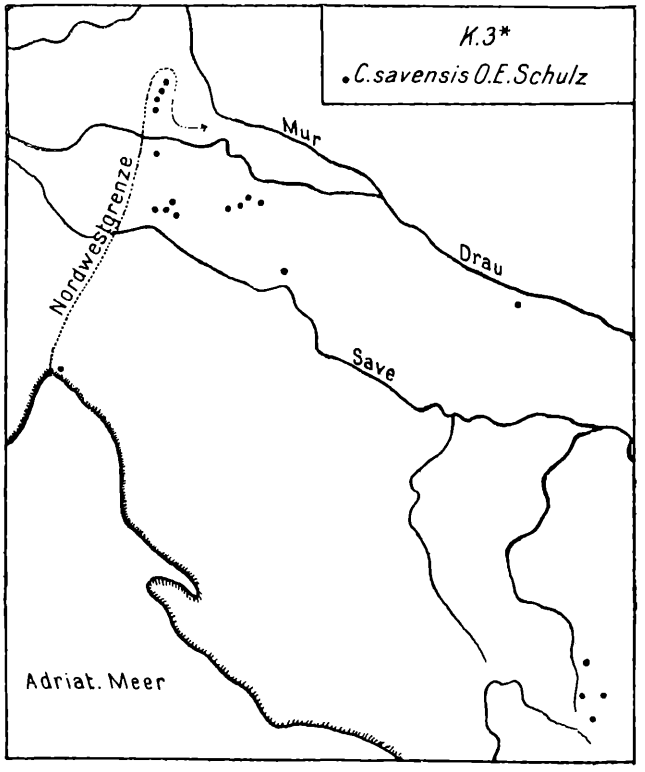
**Cardamine savensis O. E. Schulz** (siehe Karte 4*a* auf p. 349).

*C. savensis* hat ein verhältnismäßig kleines und dabei geschlossenes Verbreitungsgebiet. Die Zahl der bekannten Fundorte ist nicht sehr groß und ich stelle sie daher im folgenden übersichtlich zusammen (siehe Karte 3 auf p. 346). In den von mir benutzten Herbarien (siehe Einleitung) waren folgende Fundortsbelege:

Marhof pr. pagum Stainz [südwestlich von Graz] leg. P. v. Troyer, 1907 (Hayek, Flora stiriaca exs., Nr. 624) (H. M., H. W., H. G.).
Gamsgraben bei Stainz leg. Urbas, 1907 (H. G.).
Stullneggraben bei Schwanberg leg. Leopold 1925 (H. G.).
Laßnitzklause bei Deutsch-Landsberg leg. E. Preißmann, 1887 und 1888 (H. G.); leg. Palla (H. G.).
Am Pachern in Wäldern leg. Beyer (H. M.).
Collosgebirge bei Pettau leg. J. Glowacki, 1878 (H. G.).
M. Wotsch bei Pöltschach leg. F. Graf, 1865 (H. M.); leg. M. Heider, 1904 (Hayek, Flora stiriaca exs., Nr. 21). (H. M., H. W., H. G.); leg. M. Heider, 1909 (Herb. Normale Nr. 5002) (H. M., H. W.).
Stattenberg [im Dranntal] leg. Peterstein (H. M.); leg.? 1847 (H. G.).
Grobelno [nördlich des Wotsch] leg. M. Heider, 1904 (H. G.).
Cilli leg. Heinricher, 1876 (H. G.); leg. Vončina, 1906 (H. G.).
»Hudi potok« pr. Liboje [nächst Cilli] leg. Kocbek (Fl. exs. Austro-Hung., Nr. 1700) (H. M., H. W., H. G.).
Finstertal bei Cilli [südlich von Cilli] leg. M. Heider, 1911 (H. G.).
Teufelsgraben bei Cilli leg. Pr. Konschegg, 1847 (H. M.); leg. Kolatschek, 1887 (H. G.); leg. Tomschitz, 1861 (H. W.).
Nesseltal in Unterkrain leg. V Plemel, Coop., 1848 (H. W.).
M. Peščenik im Uskokengebirge supra pagum Štekljevec prope Tschernembl leg. Justin (Paulin, Fl. exs. Carniolica, Nr. 79) (H. W., H. G.).
Zwečevo in Slavonien [?] leg. C. Stoitzner, 1871 (H. M.).
Kalnikgebirge versus pag. Ljubešcica leg. J. B. Kümmerle, 1911 (Fl. Hung. exs. I., 45) (H. M., H. W., H. G.).
St. Helena [nördlich von Agram] leg. Schlosser (H. M.).
St. Ivan [nördlich von Agram] ex Herb. M^ii. a Rainer (H. M.).
M. Sljeme bei Agram leg. 1883 (H. W.).
Kravarsko südlich von Agram leg. Farkaš-Vukotinovič, 1863 (H. M.).
Verboveč [nordöstlich von Agram] ex Herb. Ed. Josch (H. M., H. W.) leg. L. Farkaš-Vukotinovič, 1863 (H. M.); leg. (H. G.).
Moslavina [nördlich der Drau oberhalb Esseg] ex Herb. L. Farkaš-Vukotinovič (H. M.); leg. L. Farkaš-Vukotinovič, 1863 (H. M.).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

M. Trebevič pr. Sarajevo leg. K. Maly, 1902 (H. M.); leg. A. Ginzberger, 1905 (H. W.); leg. E. Janchen, 1906 (H. W.); leg. Weisbach, 1899 (H. G.).
Presedlo [?] in Westbosnien leg. J. Stadlmann, F. Faltis, m. Hellweger, 1904 (H. W.).
Mala Klekovača (am Südostrücken) in Westbosnien leg. H. Frh. v. Handel-Mazetti und E. Janchen, 1904 (H. W.).
Vallis Rastava gosa prope Zwečewo [?] leg. Stoitzner, 1869 (H. W.).
Pr. Fiume leg. Jabornegg, 1862 (H. W.).




Dazu kommen nach O. E. Schulz (1903, p. 356) noch einige Fundortsbelege aus anderen barien:

anec [wohl nicht Gosianz! wie bei O. E. Schulz l. c.] leg. Mulley, 1898.
Teplitz [nördlich des M. Sljeme] leg. Kaleg.
Vallis Kruja [?] leg. O. V Möllendorf.
Supra Pasaritj, 833 bis 1160 *m* frequenter, rarius in M. Trebevitj leg. Blau.
M. Treskavica, zirka 1300 bis 1500 *m* frequenter, leg. R. Keller, 1894.
M. Pliševica inter Petrovoselo et Korenica leg. Kitaibel.

Nach Literaturangaben reihen sich folgende im Vorigen nicht genannte Fundorte, beziehungsweise Verbreitungsbezirke an:

I. Ehemalige Untersteiermark (Preißmann, 1893, p. 220 bis 221 und Hayek, 1908 bis 1911, p. 489). Neurathbach bei Stainz, Schwanberg, Metzger'sche Weingärten bei Eibiswald, Krumbach bei Eibiswald, St. Wolfgang im Bacher, Luttenberg in den windischen Büheln, St. Leonhard bei Großsonntag, Heindl bei Friedau, Friedau, Schloß Hausambacher südlich von Marburg, Felberinsel bei Marburg, Ankenstein südöstlich von Pettau, Windisch-Feistritz, Seitzkloster bei Gonobitz, Merzlica-Planina bei Trifail, Sagor, Velika planina nördlich von Sagor.

II. Ehemaliges Krain (Paulin, 1901, Nr. 79). Kumberg südlich von Sagor, im Uskokengebirge vom Berge Gorjanec über den Peščenik bis auf die Höhen des Hornwaldes in der Umgebung Nesselthals am Kugelhaus, bei Taubenbrunn, Bühl.

---

Nach Herbar und O. E. Schulz, 1903, p. 356.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

III. Serbien (Hayek, 1925, p. 398). Keine spezielle Fundortsangabe.
IV Ungarn (Sandor, 1924, II., p. 422). Keszthelі am Plattensee im Komitat Zala.

Die Angaben von *Dentaria trifolia* W. K. (= *C. savensis* O. E. Schulz) in Tirol und Italien haben sich als irrig erwiesen. Sie beziehen sich auf *Dentaria enneaphylla* L. β. *alternifolia* Hausmann. Für Tirol wurde das von Hausmann, der sie 1851 in seiner Flora von Tirol (Hausmann, 1851, p. 59) angegeben hatte, selbst richtig gestellt (Hausmann, 1854, p. 8). Später hat Huter diese Richtigstellung nochmals bestätigt (Huter, 1904, p. 141). Für Italien liegen die Verhältnisse ganz ähnlich. In den älteren Floren des Landes (Bertoloni, 1847, Vol. VII., p. 5; Arcangeli, 1894, p. 39) und bei Fr. Nyman (1854 bis 1855, p. 191) ist *Dentaria trifolia* W. K. für Italien angegeben. Aus der Beschreibung bei Bertoloni (l. c.) ist jedoch ersichtlich, daß es sich um *Dentaria enneaphylla* (L.) Cr. β. *alternifolia* Hausmann handelt. In Fiori's Flora von Italien (Fiori, 1924, I., 4; p. 585) ist das bereits richtig gestellt und unter denselben Fundorten findet sich nicht mehr *Dentaria trifolia* W. K., sondern *Dentaria trifolia* Bert. (1847), non W. et K. Zu den irrigen Diagnosen mag wohl die Abbildung von *Dentaria trifolia* W. K. in L. Reichenbach's Icones Florae Germ. II, tab. 30, Fig. 4313 (1837/38) Anlaß gegeben haben. *Dentaria trifolia* W K. ist hier mit gelber Blütenfarbe dargestellt an Stelle der rein weißen. Ferner sind die Antheren nicht violett, sondern unrichtigerweise gelb gezeichnet und auch die Blattserratur ist für *Dentaria trifolia* W. K. zu scharf. Die Abbildung bezieht sich, wie schon Sonder (1855, p. 131) bemerkte, auf *Dentaria enneaphylla* L. β. *alternifolia* Hausmann.

*C. savensis* hält sich ähnlich wie *C. enneaphylla* an das Bergland. Die Anzahl der Fundorte in flachen Gebieten ist gering und sie sind nicht weit vom Gebirge entfernt. Die Westgrenze der Art (siehe Karte 3 auf p. 346) ist mit Fundorten dicht besetzt, schneidet mithin scharf ab, trotzdem sich weiter westlich vielleicht ebenso gute Standortsbedingungen finden. Sie ist sicherlich bedingt durch die Geschichte der Art und nicht durch klimatische oder edaphische Faktoren. Man wäre leicht geneigt, den letzteren einen bestimmenden Einfluß auf die Nordwestgrenze zuzuschreiben, weil fast alle Standorte im Karstgebiet kalkige Grundlage haben und diese weiter im Nordwesten fehlt. *C. savensis* gedeiht jedoch auch im Krystallin des Bacher- und des Koralpenstockes, ferner auch im Tertiär der windischen Büheln (Preißmann, 1893, p. 221). Daß dieser illyrische Typus an die Bodenverhältnisse des Karstes besser angepaßt ist, kommt mir sehr wahrscheinlich vor, aber einen entscheidenden Einfluß auf die Verbreitung der Art möchte ich nach dem vorhin Gesagten diesem Umstand nicht beimessen. Klimatisch und edaphisch wäre ein Vorkommen von *C. savensis* in den südlichen Kalkalpen ohne weiteres möglich und trotzdem geht sie über den 14. Längengrad nicht mehr weiter nach Westen. Auch vor der Eiszeit dürfte es kaum der Fall gewesen sein. *C. savensis* steigt nicht in die alpine Region, sie findet sich vielmehr meist in der unteren montanen Stufe. Die Vergletscherung der Alpen müßte daher die Standorte stark nach Süden und Südost gedrängt haben. Nehmen wir nun an, *C. savensis* sei vor der Eiszeit nach Westen weiter verbreitet gewesen, dann müßte sie jetzt zwei getrennte oder nur lose zusammenhängende Areale besitzen. Das zweite wäre dann etwa im Bergland von Norditalien, Südtirol, Südschweiz oder noch weiter westlich zu suchen. Davon findet sich jedoch keine Spur (die Angaben von *C. savensis* in Tirol und Italien, die in diesem Zusammenhang von größter Bedeutung sind, haben sich ja, wie bereits erwähnt, als irrig erwiesen).

## Cardamine amara L.

Das Areal von *C. amara* übertrifft die Verbreitungsgebiete aller Dentarien ganz wesentlich an Größe. Es erstreckt sich auf Europa mit Ausnahme des nördlichsten und südlichsten Teiles, auf Anatolien und Armenien, ferner auf das Ural- und Altaigebiet. Die Südgrenze verläuft in Europa im nördlichen Drittel von Spanien (etwa 40° n. Br.), durch den mittleren Apennin (etwa 42° n. Br.) und auf dem Balkan längs der Linie Straße von Otranto—Golf von Saloniki (etwa 40° n. Br.). Die Nordgrenze zieht in Großbritannien von Lancaster nach York (54° n. Br.), in Skandinavien verläuft sie in der Höhe des 64. Breitegrades und streicht dann durch Lappland.

*C. amara* ist noch jetzt in voller Entwicklung, denn sie weist zahlreiche Subspezies und Varietäten auf. Sie macht wie viele Arten der Sektion *Eucardamine* den Eindruck eines verhältnismäßig

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

jungen Typus. Ihre kleinen Samen und die große Anzahl derselben verschaffen ihr eine starke Ausdehnungsmöglichkeit. Die Größe des Areals ist deshalb wohl diesen Umständen zuzuschreiben und nicht etwa dem hohen Alter. *C. amara* ist auch als Spezies nicht so gut geschieden wie die Dentarien. Die Ausarbeitung des Speziescharakters liegt im Vergleich zu den *Dentaria*-Arten zeitlich weniger weit zurück. In dieser Hinsicht steht *C. amara* keineswegs vereinzelt da, sondern im Gegenteil, auch andere Arten der Sektion *Eucardamine* zeigen ganz ähnliches Verhalten. Ich denke da in erster Linie an *C. pratensis*. Diese variiert noch stärker als *C. amara* und dabei sind die einzelnen Formen oft schwer zu trennen. *C. pratensis* L. ist ein noch ungeklärter Formenkreis. Dabei ist der Formenreichtum wohl sehr jung, denn erst das Auftreten der Kulturwiesen hat *C. pratensis* ihre Massenverbreitung mit gleichzeitiger Formenneubildung ermöglicht. Auch *C. pratensis* besitzt ein sehr großes Areal (Europa—Asien—Nordamerika). Außerdem hat *C. pratensis* ebenso wie *C. amara* geschlossene Verbreitungsbezirke auf ehemalig vereisten Gebieten. Die Ausbreitungsgeschwindigkeit beider Pflanzen ist also sehr groß. Überhaupt scheint sich die ganze Sektion *Eucardamine* in einem progressiven Stadium zu befinden, während anderseits die Areale der Dentarien entschieden den Eindruck eines regressiven oder zumindest stationären Zustandes machen.

Es fragt sich nunmehr, ob bei diesen großen Zeitunterschieden in der Entwicklung der Sektionen *Dentaria* und *Eucardamine* eine Bastardierung in weit zurückliegenden Zeitabschnitten überhaupt möglich war, ob die jetzige *C. amara* L. wirklich weit genug zurückreicht, vor allem aber ob sie älter ist als *C. savensis*, was ja für ein Elter der letzteren Voraussetzung ist. Nach Areal, Variabilität, jetzige Verbreitungsfähigkeit und Morphologie ist aber mit größter Wahrscheinlichkeit *C. savensis* älter als *C. amara*. Betrachten wir nunmehr irgendeine Stammpflanze von *C. amara* als mutmaßliches Elter von *C. savensis*, dann handelt es sich nicht mehr um die Kreuzung *C. enneaphylla* (L.) Cr. *C. amara* L. und die Frage wäre damit diskutiert. Man nähert sich damit zugleich mehr und mehr einer anderen Möglichkeit morphologische Übereinstimmungen zu deuten. Durch das Zurückgehen auf ältere Typen muß ja bei Annahme einer gemeinsamen Stammform der Grad der Verwandtschaft und damit der Ähnlichkeit zunehmen.

### 6. Zusammenfassung.

Das Verbreitungsgebiet von *C. amara* schließt die Areale von *C. enneaphylla* und *C. savensis* ein. Nur in Italien und auf dem Balkan reicht *C. enneaphylla* etwas weiter nach Süden als *C. amara*. Das kleinste Areal hat *C. savensis*. Es wird von dem der *C. enneaphylla* vollkommen eingeschlossen. Das Alter dieser drei Arten ist (nach Morphologie, Häufigkeit, Ausbreitungsfähigkeit und Variabilität beurteilt) verschieden. *C. enneaphylla* und *C. savensis* sind älter als *C. amara*, so daß diese als Stammart von *C. savensis* nicht in Betracht kommt.

*C. savensis* ist ein ausgesprochen illyrischer Typus. Morphologisch steht ihr innerhalb der Sektion *C. bulbifera* am nächsten. Aber auch hier sind die Differenzen so groß, daß an besondere phylogenetische Ableitungen nicht gedacht werden kann. *C. savensis* weist in manchen Merkmalen auf die Sektion *Eucardamine* und hat anderseits auch typische Eigenschaften einer *Dentaria*. Auf jeden Fall ist sie systematisch gut geschieden. Sie weist keine Übergänge zu anderen *Cardamine*-Arten auf und es ist daher unmöglich, irgendeine rezente Form dieser Gattung als ihre Stammart zu betrachten.

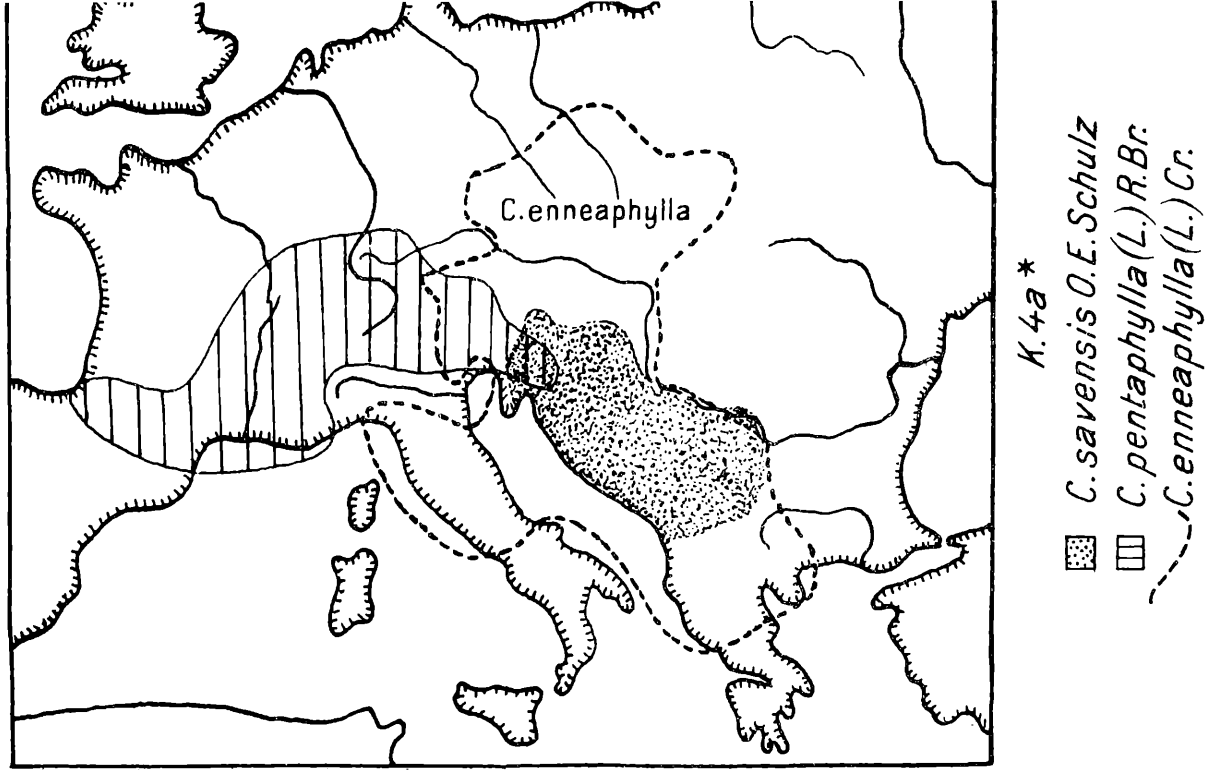
## III. Morphologische und geographisch-genetische Bemerkungen zu den übrigen Arten der Sektion Dentaria.

### 1. Cardamine polyphylla (W. K.) O. E. Schulz.

*C. polyphylla* besitzt keine geschlossene Gesamtverbreitung, sondern weist sechs Teilareale auf (siehe Karte 4*b* auf p. 349).

I. Südostalpen und Karst: In der früheren Untersteiermark, Krain, Istrien, Ostkroatien und Ostbosnien.

II. Nordostschweiz: Kantone Zürich, südlicher Thurgau, St. Gallen, Appenzell, Glarus, Uri, Schwyz und Graubünden (speziell auf Karte 5, p. 353).




* Nach Herbar; O. E. Schulz, 1903; Bormüller, 1925, p. 335; Dalla Torre und Sarnthein, 1909, II. Teil, p. 350—354; Hegi, 1919, p. 321—333; Murr, 1923, 1. Heft, p. 130.

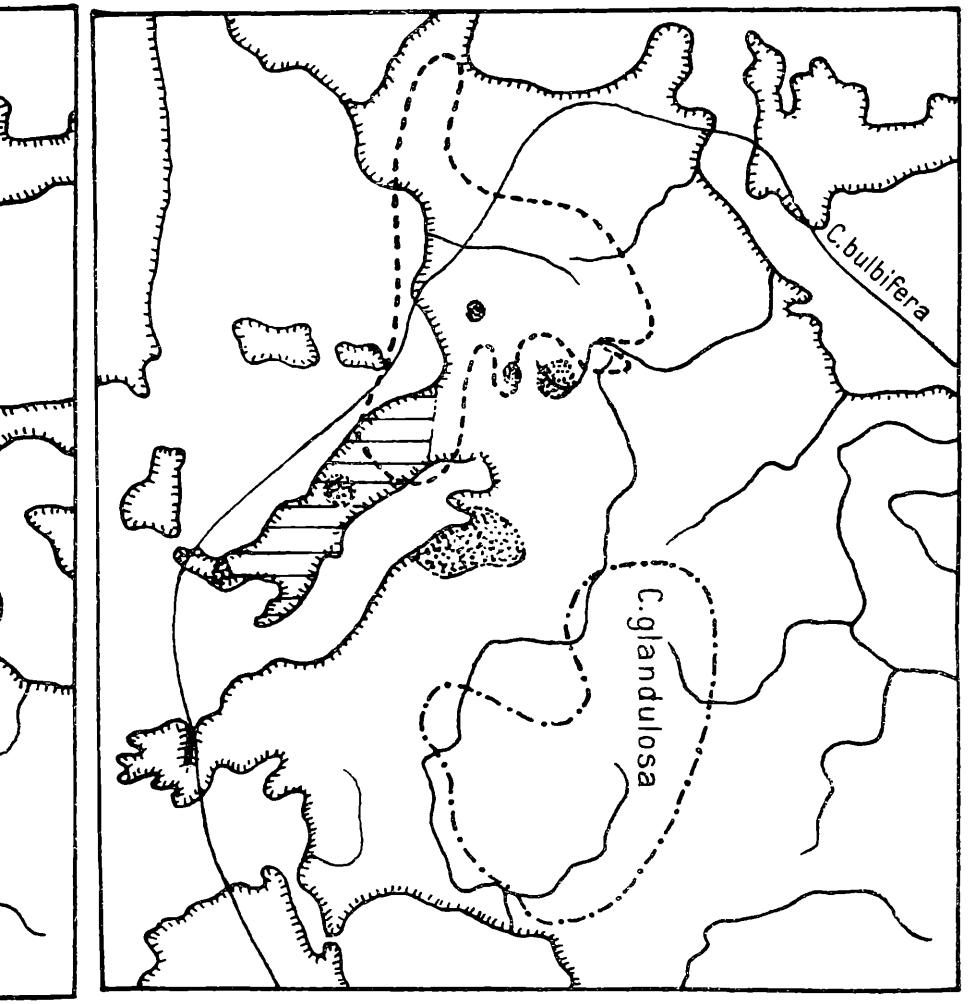
Außerdem wurden noch folgende, im Text nicht zitierte Werke verwendet: Burnat, 1892, p. 107—109; Cadevall-Sallent, 1915, Vol. I, p. 139; Gortani, 1906, II., p. 188; Kerner, 1881—1913; Marchesetti, 1896/97, p. 27 28; Pacher, 1887, 3. Bd., p. 120—122; Pospichal, 1897 1. Bd., p. 476—478; Schedae ad Fl. Hungaricam Exs. Sektione Botanika, 1912, Cent. I., 43—45; Schinz und Keller, 1923, p. 303; Willkomm und Lange, 1880, p. 826 u. 827.



©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at






K.4b*

C.polyphylla (W.K.) O.E.Schulz
C.pinnata (Lam.) R.Br.
C.glandulosa (W.K.) Schmalh.
C.bulbifera (L.) Cr.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

III. Südschweiz: Kanton Tessin und angrenzendes Italien (speziell auf Karte 5, p. 353).
IV Mt. Cenis (siehe O. E. Schulz, 1903, p. 368).
V Mittlerer Apennin (siehe O. E. Schulz, 1903, p. 368).
VI. Kalabrien (siehe O. E. Schulz, 1903, p. 368).

Nach Fiori (1924, p. 585) kommt die Pflanze im ganzen Apennin von Ligurien bis Kalabrien zerstreut vor (auf Karte 4*b* durch weite Schraffierung angedeutet).

Diese Arealzerstücklung wurde im wesentlichen durch zwei Faktoren herbeigeführt, durch die Eiszeit und durch lokale Standortsbedingungen. Die Eiszeit hat die Disjunktion im großen bewirkt, die Lokalfaktoren haben die Erhaltung, beziehungsweise das Aussterben der Art innerhalb kleiner Gebiete entschieden. Das kleine Verbreitungsgebiet in den Südostalpen und im Karst ist wahrscheinlich während der Eiszeit entstanden. Es wurde vom weiter westlich gelegenen Hauptareal abgetrennt und nach Südosten gedrängt. Die Fundorte in der Nordostschweiz liegen auf ehemals vergletscherten Gebieten. Sie sind jedenfalls auf postglaziale Wanderung zurückzuführen. Von welchen Stellen aus diese erfolgte, ist mir jedoch ganz unklar. Das Refugium dürfte von den vergletscherten Gebieten nicht weit entfernt gewesen sein, denn *C. polyphylla* kommt auch jetzt noch in der alpinen Stufe vor. Später ist sie in diesen Refugien aus uns unbekannten Ursachen wieder ausgestorben.

Das Vorkommen im Tessin und am Mt. Cenis läßt sich durch die Annahme, *C. polyphylla* hat sich in den Refugien am Südrand der Alpen erhalten, ohne weiteres erklären.

Die zerstreuten Fundorte in Italien haben Reliktcharakter und sprechen für ein ehemalig geschlossenes Areal. Dieses war zugleich ein Teil des ursprünglichen Verbreitungsgebietes. Denn für eine Erklärung der sporadischen Fundorte im Apennin durch Wanderung aus dem Norden findet sich gar kein Anhaltspunkt.

Daß *C. polyphylla* im Gegensatz zu *C. enneaphylla* eine so starke Arealzerstücklung aufweist, ist wohl durch ihre weiter westlich gelegene Gesamtverbreitung zu erklären. Die Vereisung war in diesen Gebieten bedeutend stärker als in den Ostalpen. Im Süden dagegen spielten die Lokalfaktoren eine große Rolle. Sie haben nicht große Fundortskomplexe, also Teilareale geschaffen, sondern zerstreute Einzelfundorte. Es ist ganz begreiflich, daß die Dentarien zur Zeit als die Waldlandschaft vorherrschte, viel günstigere Standortsbedingungen hatten als jetzt. Das Überhandnehmen der Kulturen hat so manche Standorte vernichtet und die ursprünglich geschlossene Gesamtverbreitung ist nur mehr durch sporadische Fundorte angedeutet.

Morphologisch ist *C. polyphylla* ebenso gut charakterisiert wie *C. enneaphylla* und im anatomischen Bau des Kauloms schließt sie sich der letzteren enge an, wie aus folgender Beschreibung zu entnehmen ist (vgl. damit die Stengelanatomie von *C. enneaphylla* im zweiten Abschnitt):

Epidermis mit Haarbildung. Tangentiale Innenwände stark verdickt, in kollenchymatischem Zusammenhang mit der primären Rinde. Keine Holzreaktion.
Subepidermales Kollenchym gut ausgebildet, in mehreren Zellagen rings um den Stengel.
Rindenparenchym breit (mehr als ein halber Radius des Markes), stärkehältig.
Gesamtendodermis mit stark welligem Verlauf, zwischen den Bündeln einwärts gebogen oder undeutlich ausgebildet.
Gefäßbündel im Querschnitt halbmondförmig (alle Übergänge bis zur sektorförmigen Ausbildung). Gefäßbündelmarkstrahlen bei größeren Bündeln vorhanden.
Hartbast als unregelmäßige Platte an die Endodermis angrenzend, ziemlich schwach verholzt.
Weichbast breit streifenförmig.
Interfaszikularkambium nur zwischen sehr kleinen Bündeln ausgebildet, sonst fehlend.
Beim Brechen des Stengels treten die Gefäßbündel nicht einzeln heraus.

*C. polyphylla* weicht also von *C. enneaphylla* im wesentlichen nur durch die Gesamtendodermis ab. Aber auch hierin ist kein durchgreifender Unterschied, denn die Gefäßbündelscheide von *C. polyphylla* ist nicht immer gut entwickelt und setzt an manchen Stellen ganz aus. *C polyphylla* ist in der histologischen Differenzierung nicht bis zum Typus der Eustele vorgeschritten wie z. B. *C. savensis* und zahlreiche andere *Cardamine*-Arten. Epidermis, subepidermeles Kollenchym, Breite des Rindenparenchyms, Gestalt und Größe der Gefäßbündel, schwache Verholzung aller mechanischen Zellelemente,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

ganz besonders aber die schwache und lückenhafte Ausbildung des primären Prosenchyms reihen *C. polyphylla* in anatomischer Beziehung unmittelbar der *C. enneaphylla* an. *C. polyphylla* ist mithin ebenfalls als ein alter Typus zu betrachten. Sie ist der westliche Vertreter des *C. enneaphylla*-*C. polyphylla*-Astes in der Entwicklungsreihe der Dentarien. Beide Arten reichen noch heute ungefähr gleich weit nach Süden, *C. polyphylla* in Kalabrien bis zum 39. Breitegrad und *C. enneaphylla* am Balkan bis zum 40. Breitegrad.

## 2. Cardamine pentaphylla (L.) R. Br. und Cardamine pinnata (Lam.) R. Br.

*C. pentaphylla* und *C. pinnata* sind die westlichsten Arten der europäischen Dentarien. Auffallend ist die große Übereinstimmung ihrer Areale, weshalb ich sie auch zusammen bespreche. Diese große Ähnlichkeit in der Verbreitung weist darauf hin, daß die Geschichte der beiden Arten seit der Eiszeit gleichartig verlief.

*C. pentaphylla* (siehe Karte 4*a* auf p. 349) findet sich in den Pyrenäen, in Süd- und Ostfrankreich, in der Schweiz, in Norditalien, im Elsaß und in Baden, kommt noch in den westlichen Ländern Österreichs vor und reicht mit einem ziemlich schmalen Streifen bis nach Kroatien.

*C. pinnata* (siehe Karte 4*b* auf p. 349) hat in Westeuropa fast die gleiche Verbreitung wie *C. pentaphylla*. Nach Osten reicht sie jedoch nicht so weit. Ihr östlichstes Vorkommen in den Alpen liegt in der Gegend von Bergamon. Im Süden reicht sie bis Mittelitalien.

Morphologisch haben *C. pentaphylla* und *C. pinnata* untereinander jedenfalls mehr Beziehungen als zu den übrigen Dentarien. Die Differenzen sind jedoch groß genug und mithin auch das Alter entsprechend hoch, um ein Zusammenfallen der Areale belanglos erscheinen zu lassen (wie bei allen Dentarien). Die Entstehungsgeschichte und die Entstehungszentren sind aus der jetzigen Verbreitung nicht mehr zu eruieren, wohl aber das gemeinsame Erhaltungszentrum. Es lag im südwestlichen Europa. Von hier aus erfolgte die postglaziale Ausbreitung, wobei die kalkliebende Natur der beiden Arten nicht ohne Einfluß blieb. Besonders *C. pinnata* liefert dafür ein schönes Beispiel. In der Schweiz ist sie dem Jura entlang nach Nordwesten gewandert. Der Zentral- und Ostschweiz fehlt sie vollständig (siehe Karte 5 auf p. 353). Am Südrand der Alpen reicht sie mit einer schmalen Zunge ostwärts bis über den Comosee hinaus.

Die Wanderwege der *C. pentaphylla* sind nicht so deutlich ausgeprägt. Jedenfalls stellt aber ihre breit-zungenförmige Ausdehnung nach Südosten eine große Wanderstraße dar. Das Vorkommen im Karstgebiet könnte man eventuell auf eiszeitliche Einflüsse zurückführen. Das Areal müßte dann hinterher durch Rückwanderung oder durch erneutes Vorrücken vom Erhaltungszentrum her wieder geschlossen worden sein. Wahrscheinlicher kommt mir jedoch eine einzige postglaziale Wanderung nach Südosten vor, denn das Verbreitungsgebiet im Karst ist von ganz geringer Ausdehnung. Außerdem ist *C. pentaphylla* an und für sich eine sehr wanderungsfähige Pflanze. Kaegi (1915) hat gefunden, daß *C. pentaphylla* in der Schweiz Erosionstäler, Schluchten, überhaupt geologisch jüngere Standorte besiedelt, während *C. polyphylla* älteres Terrain bevorzugt. Verfasser schließt daraus auf ein höheres Alter von *C. polyphylla*, was ich durch die Untersuchungen über Morphologie, Anatomie und geographische Verbreitung nur bestätigen konnte.

## 3. Cardamine baldensis Fritsch.

*C. baldensis* Fritsch (= *Dentaria intermedia* Sonder) weicht von der typischen *C. pinnata* nur durch die fingerförmig angeordneten Blättchen ab (vgl. auch Huter, 1904, p. 140). Alle übrigen wesentlichen Merkmale von *C. pinnata* sind ihr eigen (dickes Rhizom mit kleinen Schuppen; lang zugespitzte, etwas blauglänzende Blätter; weiße Blüten). An irgendeinen Einfluß von seiten der *C. pentaphylla* ist nicht zu denken. *C. baldensis* ist vielmehr eine besondere Form der *C. pinnata* mit selbständigem Areal. Sie ist als Endemismus zu betrachten. Im ganzen Verbreitungsgebiet von *C. pinnata* wurde niemals eine *C. baldensis* gefunden. Letztere ist vielmehr auf das Gebiet des Idro- und Gardasees beschränkt (siehe Karte 5 auf p. 353). Durch Herbar erwiesene Fundorte sind. Val Vestino, Val Ampola, Val delle Communi bei Storo, Val di Bono, Bondone, Val di Ledro, Lago di Ledro, Val del Artillone im Mte. Baldo. Exemplare der typischen *C. pinnata* liegen aus diesen Gebieten

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

nicht vor. Die Angabe der typischen Form in Tirol, die Dalla Torre (1909, p. 351) zitiert, sind teils zweifelhaft, teils entstammen sie der Zeit vor 1855, als *C. intermedia* Sonder noch gar nicht abgetrennt war. Das geschah erst 1855 durch Sonder (Sonder, 1855, p. 129 bis 132). Der östlichste Fundort von *C. pinnata* liegt zwischen Oltre di Colle und Serina am Mte. Alben nordöstlich von Bergamo (Züricher Herbar). Von hier bis zum westlichsten Standort von *C. baldensis* sind nur 60 bis 65 *km* Luftlinie. Ob *C. pinnata* in diesem Zwischengebiet vorkommt, ist leider unbekannt. Eine genaue Nachforschung wäre von größtem Interesse, weil sich daraus über das Alter von *C. baldensis* Schlüsse ziehen ließen. Vorderhand bleibt es eine offene Frage, ob man *C. baldensis* für einen Paläo- oder einen Neoendemismus halten soll. Ist ihr Vorkommen am Gardasee tatsächlich von *C. pinnata*-Areal getrennt, dann wird man sie wohl als Altendemismus betrachten müssen. *C. pinnata* hat in diesem Falle auf ihrer ostwärts gerichteten Wanderung ihre voreiszeitlichen Gebiete noch nicht erreicht. Ein Altendemismus bleibt *C. baldensis* wohl auch bei lückenhafter Verbindung mit dem *C. pinnata*-Areal. Ein Neoendemismus liegt anderseits dann vor, wenn es sich nachweisen läßt, daß die Fundorte der *C. baldensis* die zuletzt eroberten Gebiete des gesamten *C. pinnata*-Areals darstellen. Es müßten in diesem Falle wohl noch Übergänge zwischen den beiden Arten zu finden sein. Aber, wie schon gesagt, die beweisenden Untersuchungen an Ort und Stelle sind noch ausständig. Auf Grund der bisher bekannten Tatsachen möchte ich mich für einen Altendemismus entscheiden.

Über die Entstehungsursache der *C. baldensis* läßt sich nicht viel aussagen. Jedenfalls ist sie nicht klimatischer oder edaphischer Natur:

1. weil die Standorte von *C. pinnata* im Tessin in bezug auf diese Faktoren kaum abweichen;
2. weil das unterscheidende Merkmal (gefingerte Blättchen) keine ökologische Bedeutung hat. Der rein morphologische Charakter dieser Differenz läßt eher auf Mutation oder vererbungstheoretische Ursache im allgemeinen schließen.

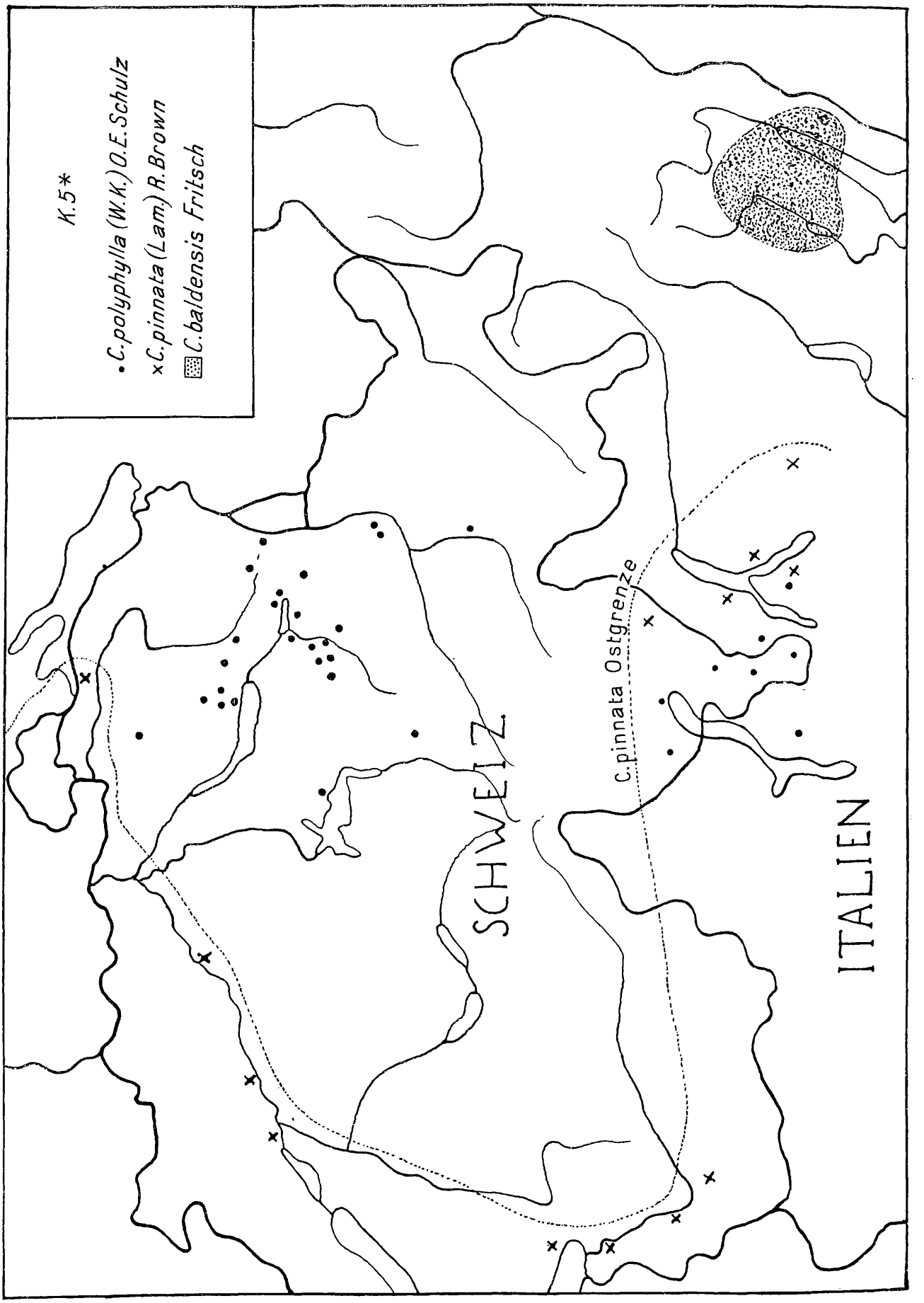
## 4. Cardamine bulbifera (L.) Cr. und Cardamine quinquefolia (M. B.) Schmalh.

*C. bulbifera* hat von allen Dentarien das größte Areal (siehe Karte 4*b* auf p. 349). Es erstreckt sich auf einen Teil West- und Südeuropas, auf ganz Mittel- und Osteuropa, außerdem auf den nördlichen Teil Kleinasiens und den Kaukasus. Morphologisch weicht die Pflanze von den anderen Vertretern der Sektion stark ab. Sie als Hybride rezenter Arten zu betrachten, kommt mir aus folgenden Gründen nicht richtig vor:

1. Fehlen einer entsprechenden intermediären Stellung.
2. Großes Areal bei verhältnismäßig geringer Wanderungsgeschwindigkeit (als Halb- oder Ganzwaise ist *C. bulbifera* kaum denkbar, da ihre Verbreitung weitaus nicht so rasch und auf so große Distanzen erfolgt wie bei anderen vermutlichen Halbwaisen, z. B. Weiden).
3. Bei Entstehung an zahlreichen Lokalitäten innerhalb eines großen Gebietes (ausgesprochene Polytopie), wie es bei Hybridisation sehr wahrscheinlich ist, finde ich die Monotypie der Pflanze ganz unerklärlich.

Die zytologischen Untersuchungen Schwarzenbach's sprechen anderseits für Hybridisation plus folgende Mutation (Verdopplung der Chromosomenzahl) als Entstehungsursache. Ich denke dabei nur an bereits ausgestorbene Formen, an die Pflanzen, die mit den Vorfahren der jetzigen Dentarien nahe verwandt waren. Aber ganz abgesehen von der Art der Entstehung möchte ich den Bildungsherd von *C. bulbifera* nach Ost- und Mitteleuropa verlegen. Dafür scheint mir ihre Verbreitung auf den südeuropäischen Halbinseln zu sprechen. *C. bulbifera* reicht auf der Balkan- und Apenninenhalbinsel sehr weit nach Süden, während sie der Pyrenäenhalbinsel ganz fehlt. Bereits in Süd- und Westfrankreich kommt sie nicht mehr vor und auch England erreicht sie nur im südöstlichsten Teil. Die peripheren Fundorte ihres Areals sind jedenfalls auf Wanderung zurückzuführen, denn *C. bulbifera* hat zahlreiche Standorte in Gebieten, die ehemals vereist waren (Alpen, Norddeutschland, Skandinavien). Auch die morphologische Verwandtschaft innerhalb der Sektion weist uns auf eine östliche Form, auf *C. quinquefolia*. (Auf die Beziehungen zwischen *C. bulbifera* und *C. quinquefolia* wurde schon von Schwarzenbach

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at




* Nach Herbar.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

mehrmals hingewiesen. Schwarzenbach, 1922, p. 442, 445 und 506.) Alle europäischen Dentarien, besonders die west- und mitteleuropäischen Formen *(C. pinnata, C. pentaphylla, C. enneaphylla, C. polyphylla)* sind von *C. bulbifera* scharf geschieden, während die Übereinstimmungen mit *C. quinquefolia* ganz auffallend sind. Ich möchte kurz folgende anführen:

sehr langes, ziemlich dünnes Rhizom (4 bis 8 *mm* dick)
großes, jährliches Wachstum des Rhizoms
deutliche Rhizomschuppen, von ungefähr gleicher Größe in Abständen von etwa $^1/_2$ *cm* (bei *C. quinquefolia* sind sie jedoch wie bei den östlichen Vertretern der Sektion kaum fleischig)
hoher, schlanker Stengel
fiederige Blätter
deutlicher Blattstiel
Lanzettform der Blättchen
unscharfe Serratur
gedrängter Blütenstand (Doldentraube)
große, violette Blüten
kurzes Ovar
Embryo (auch der Embryo von *C. quinquefolia* hat nach Herbaruntersuchung ungefaltete Kotyledonen mit schwach vorgezogenem Rand. Die Stiele derselben kommen der Radikulalänge gleich).

Habituell ist die Ähnlichkeit von *C. bulbifera* und *C. quinquefolia* auch an Herbarexemplaren ohne weiteres zu sehen. Ein weiterer Berührungspunkt ergibt sich in der schwachen Frucht- und Samenbildung bei *C. quinquefolia* (an Herbaretiketten ist dieser Umstand manchmal eigens vermerkt!). Ferner hat *C. quinquefolia* ab und zu sogar Rhizomsprosse in den Achseln der Stengelblätter (siehe O. E. Schulz, 1903, p. 360).

Ob diese Ähnlichkeit zwischen *C. bulbifera* und *C. quinquefolia* auf Kreuzungsvorgänge zurückzuführen ist oder auf gemeinsame Vorfahren, ist nicht leicht zu entscheiden. Jedenfalls stellen die beiden Arten eine Untergruppe der Sektion *Dentaria* dar. *C. bulbifera* ist der westliche Vertreter derselben, *C. quinquefolia* der östliche. Das Areal der letzteren ist keineswegs klein, es steht in bezug auf Größe an zweiter Stelle innerhalb der Sektion *Dentaria* (siehe Karte 6 auf p. 355).

## 5. Cardamine glandulosa (W. K.) Schmalh. und Cardamine altaica Lippmaa.

*C. glandulosa* ist eine osteuropäische Pflanze. Sie erstreckt sich auf die östlichen Sudetenländer, Karpathen, Transsilvanien und den Banat (siehe Karte 4 *b* auf p. 349). Außerdem besitzt sie ein kleines Vorkommen in Zentralsibirien am oberen Jenissei (siehe Karte 7 auf p. 356).

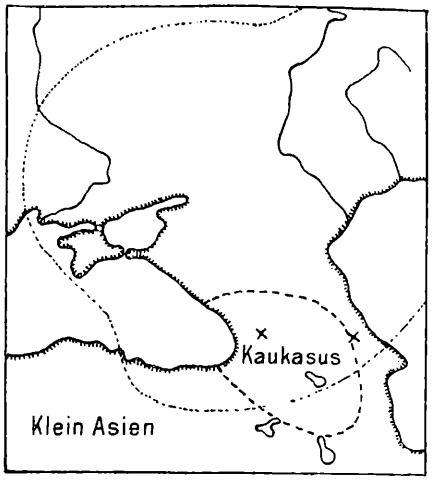
Morphologisch hat *C. glandulosa* an die europäischen Dentarien keinen Anschluß. Erst 1926 wurde eine verwandte Form entdeckt, *C. altaica* Lippmaa (Th. Lippmaa, 1926, p. 6 bis 8, Taf. I, II). Letztere ist der *C. glandulosa* nach Beschreibung und Abbildung sehr ähnlich. In erster Linie im dünnen, langen Rhizom und in der wirteligen Blattstellung. Daneben finden sich noch viele kleinere Übereinstimmungen (siehe Beschreibung bei Lippmaa, 1926, p. 7). *C. altaica* findet sich nach Lippmaa nördlich des Altai an den Ufern des Tschemalflusses in der Umgebung von Tschemal, Anos und bei Askat (Karte 7 auf p. 356). Ihr Vorkommen liegt etwas westlich von dem der *C. glandulosa* und füllt somit die Lücke in der Verbreitung der letzteren etwas aus. *C. altaica* und *C. glandulosa* bilden einen asiatisch-europäischen Entwicklungsast der Sektion *Dentaria*. Das Areal von *C. glandulosa* war ehemals wohl einheitlich und erstreckte sich von den Karpathen über den Kaukasus bis zum Altai. Ich glaube sicher annehmen zu müssen, daß in Wirklichkeit gar keine so starke Disjunktion vorhanden ist. Eine genaue Durchforschung der südsibirischen Gebirge, des Kaukasus und auch des Ural wäre von ausschlaggebender Bedeutung. Es dürften sich da vielleicht ähnliche Arten finden oder sogar *C. glandulosa* selbst in irgendeiner Varietät.

Auf jeden Fall sind beide Arten wegen ihrer guten Differenzierung, wie alle altweltlichen Dentarien, alte Arten. Ihr Bildungszentrum ist im zentralen und nordöstlichen Teil Europas zu suchen. Besondere Wanderwege lassen sich bei diesen montanen Formen nicht nachweisen.

## 6. Cardamine microphylla (Willd.) O. E. Schulz und Cardamine bipinnata (C. A. Meyer) O. E. Schulz.

*C. microphylla* und *C. bipinnata* sind kaukasische Formen (siehe Karte 6 auf p. 355). Beide Arten steigen bis zur Schneegrenze empor, sie sind ausgesprochene Oreophyten. Einen engeren Anschluß an *C. quinquefolia* (M. B.) Schmalh., die ebenfalls im Kaukasus vorkommt, kann ich nicht finden. Untereinander haben *C. microphylla* und *C. bipinnata* jedoch eine gewisse Ähnlichkeit: ziemlich langes und dünnes Rhizom; rundliche oder ovale, deutliche Rhizomschuppen in Entfernungen von $^1/_2$ bis $1^1/_2$ *cm*; kleine und zahlreiche Fiederblättchen (die Angaben sind nach Herbarexemplaren gemacht und stimmen mit der Diagnose bei O. E. Schulz, p. 342 bis 345, nicht ganz überein).

Die hochgelegenen Standorte, die begrenzte geographische Verbreitung und nicht zuletzt auch die morphologische Differenzierung rechtfertigen es, diese beiden Arten als gesonderten Entwicklungszweig der Sektion *Dentaria* zu betrachten. Es sind ausgesprochen kaukasische Hochgebirgselemente, deren Bildungszeit ganz ähnlich wie die ihrer europäischen Verwandten in das Tertiär zurückreicht.




K. 6*
× C. bipinnata (C. A. Meyer) O. E. Schulz
C. microphylla (Willd.) O. E. Schulz
C. quinquefolia (M. B.) Schmalh.

## 7. Cardamine Tangutorum O. E. Schulz.

*C. Tangutorum* ist auf China beschränkt (siehe Karte 7 auf p. 356). Morphologisch hat sie eine auffallende Ähnlichkeit mit *C. macrophylla* Willd. und auch im geographischen Verhalten weist sie auf die Sektion *Macrophyllum* O. E. Schulz. Diese erstreckt sich auf Nordasien, Zentral- und Ostasien, Japan (hier ist sie durch *C. appendiculata* Franchet et Savatier vertreten) und auf das westliche Nordamerika (hier ist sie durch *C. angulata* Hook. vertreten). Das Artenzentrum liegt in Zentral- und Ostasien. Dieses Gebiet enthält zugleich die meisten Rassen innerhalb der verschiedenen Arten, weshalb ich es als Heimat der Sektion betrachten möchte (siehe Kulczynski, 1923).

Auffallend ist, daß die Sektion *Macrophyllum* gestielte Kotyledonen hat, mithin das spezifische Merkmal der Sektion *Dentaria* besitzt. Berücksichtigt man noch die übrigen habituellen Ähnlichkeiten zwischen *C. Tangutorum* und der Sektion *Macrophyllum*, so erscheint es ganz gerechtfertigt, erstere mit der genannten Sektion in Beziehung zu bringen. Die Geschichte von *C. Tangutorum* war für die Entwicklung der typischen Dentarien ohne Belang. *C. Tangutorum* ist im Zusammenhang mit der Sektion *Macrophyllum* zu untersuchen.

## 8. Cardamine anemonoides O. E. Schulz.

*C. anemonoides* ist eine japanische Form (siehe Karte 7 auf p. 356). Leider war es mir nicht möglich, auch von dieser Art Herbarpflanzen zu bekommen. Ich stütze mich hier lediglich auf die Angaben bei O. E. Schulz (1903, p. 340 f.). Danach stellt sie vielleicht einen selbständigen Ast innerhalb der Sektion *Dentaria* dar. Nicht unmöglich scheint es mir jedoch, auch sie in Beziehung zur Sektion *Macrophyllum* O. E. Schulz zu bringen. Ich denke dabei vor allem an *C. leucantha* (Tausch) O. E. Schulz und deren Varietäten. Wieweit diese Vermutung zutrifft, kann ich leider nicht überprüfen. Immerhin fände durch diese Ansicht ihr stark abweichendes Verhalten von der Sektion *Dentaria* die einfachste Erklärung.

## 9. Cardamine laciniata (Mühlenb.) Wood.

*C. laciniata* und ihre nächsten Verwandten erstrecken sich auf den Osten der Vereinigten Staaten (siehe Karte 7 auf p. 356). Im Gegensatz zu unseren Dentarien sind in dieser Gruppe die einzelnen

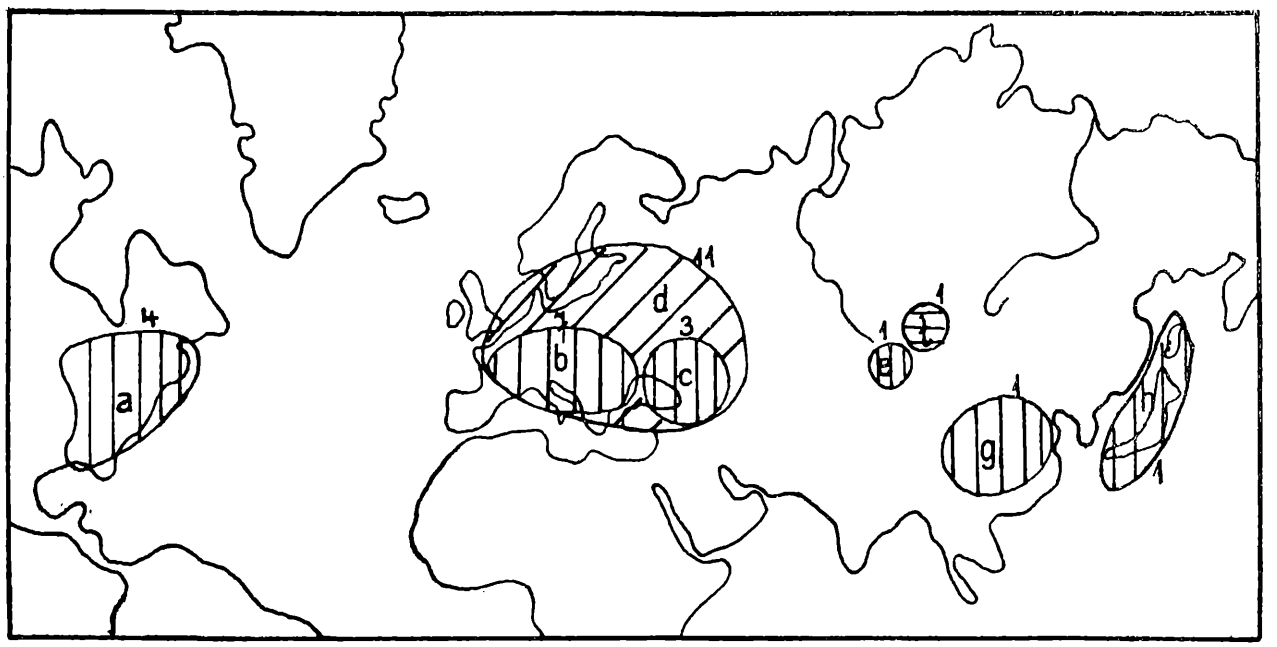
---

Nach O. E. Schulz 1903.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Formen nicht gut geschieden. Die Anzahl der Arten ist etwas schwankend. So führen Britton und Brown (1897, p. 131) und ebenso der Monograph (O. E. Schulz, l. c.) 4 Arten an. Small (1903, p. 480) dagegen unterscheidet 6 Arten. John M. Coulter wiederum machte den Vorschlag, alle Formen unter dem Namen *C. laciniata* zu vereinigen (siehe O. E. Schulz, 1903, p. 354).

Morphologisch ist die Gruppe als solche gut gekennzeichnet. Sie weicht von den europäisch-asiatischen Dentarien sehr stark ab: Das Rhizom besteht aus deutlich getrennten zylindrischen Teilstücken; Rhizomschuppen sind kaum ausgebildet; die ganze Pflanze ist bedeutend kleiner als die europäischen Dentarien; die Embryonen sind zwar gestielt, jedoch notorhiz, wobei ein Kotyledo den zweiten, kleineren einschließt; die mechanischen Elemente im histologischen Bau des Kauloms sind nicht zu Platten oder




K. 7

Artenzentren der Sektion Dentaria L.

$a = 4$ Arten: *C. laciniata* (Mühlenb.) Wood., *C. angustata* O. E. Schulz, *C. maxima* (Nutt.) Wood, *C. diphylla* (Michx.) Wood. Nach O. E. Schulz, 1903, p. 345 bis 354, Britton und Brown, 1897, p. 131.

$b = 7$ Arten: *C. pinnata* (Lam.) R. Br., *C. baldensis* Fritsch, *C. pentaphylla* (L.) R. Br., *C. polyphylla* (W. K.) O. E. Schulz, *C. enneaphylla* (L.) Cr., *C. savensis* O. E. Schulz, *C. glandulosa* (W. K.) Schmalh.

$c = 3$ Arten: *C. bipinnata* (C. A. Meyer) O. E. Schulz, *C. microphylla* (Willd.) O. E. Schulz, *C. quinquefolia* (M. B.) Schmalh.

$d = 11$ Arten: $b+c+$*C. bulbifera* (L.) Cr.

$e = 1$ Art: *C. altaica* Lippmaa. Nach Lippmaa, 1926.

$f = 1$ Art: *C. glandulosa* (W. K.) Schmalh. subsp. *sibirica* O. E. Schulz. Nach Schulz, 1903, p. 3.

$g = 1$ Art: *C. Tangutorum* O. E. Schulz. Nach O. E. Schulz, 1903, p. 360.

$h = 1$ Art: *C. anemonoides* O. E. Schulz. Nach O. E. Schulz, 1903, p. 340.

Ringleisten vereint, sondern regellos im Mark und in der primären Rinde aufgeteilt. Diese großen Differenzen könnten die Aufstellung einer eigenen Sektion ohne weiteres rechtfertigen. Jedenfalls reichen die phylogenetischen Beziehungen zwischen unseren Dentarien und der *C. laciniata*-Gruppe sehr weit zurück, vermutlich bis in die Zeit der tertiären Stammformen.

## 10. Zusammenfassung.

Die Sektion *Dentaria* ist eine der ältesten Sektionen der Gattung *Cardamine*. Innerhalb der Sektion selbst lassen sich nach Morphologie und geographischer Verbreitung mehrere Gruppen zusammenstellen (siehe folgende Stammtafel der Sektion *Dentaria* und Karte 7 auf p. 356).

Das jetzige Artenzentrum (mit 11 Spezies) liegt im Gebiet von Mitteleuropa-Kaukasus. Innerhalb desselben sind 2 Bildungsherde, der alpine mit 7 Arten und der kaukasische mit Arten.

Die 11. Art, die diese beiden Bildungsherde umschließt, ist *C. bulbifera*. In Südsibirien liegt noch ein kleiner Verbreitungsbezirk einer osteuropäischen *Dentaria* (*C. glandulosa* [W. K.] Schmalh.) und das Vorkommen einer asiatischen Spezies, die der letzteren sehr nahe steht (*C. altaica* Lippmaa). Die europäischen Arten sind zugleich die typischen Dentarien. Entfernt man sich vom Artenzentrum nach Osten oder Westen, so gelangt man zu Arten, die entweder auf eine andere Sektion der Gattung *Cardamine* hinweisen oder eine gewisse Selbständigkeit in der Ausbildung verraten. Ersteres ist bei den asiatischen Arten *C. Tangutorum* O. E. Schulz und *C. anemonoides* O. E. Schulz der Fall, letzteres beim amerikanischen Formenkreis der *C. laciniata*. Die ganze Sektion gliedert sich somit geographisch in drei Hauptstämme:

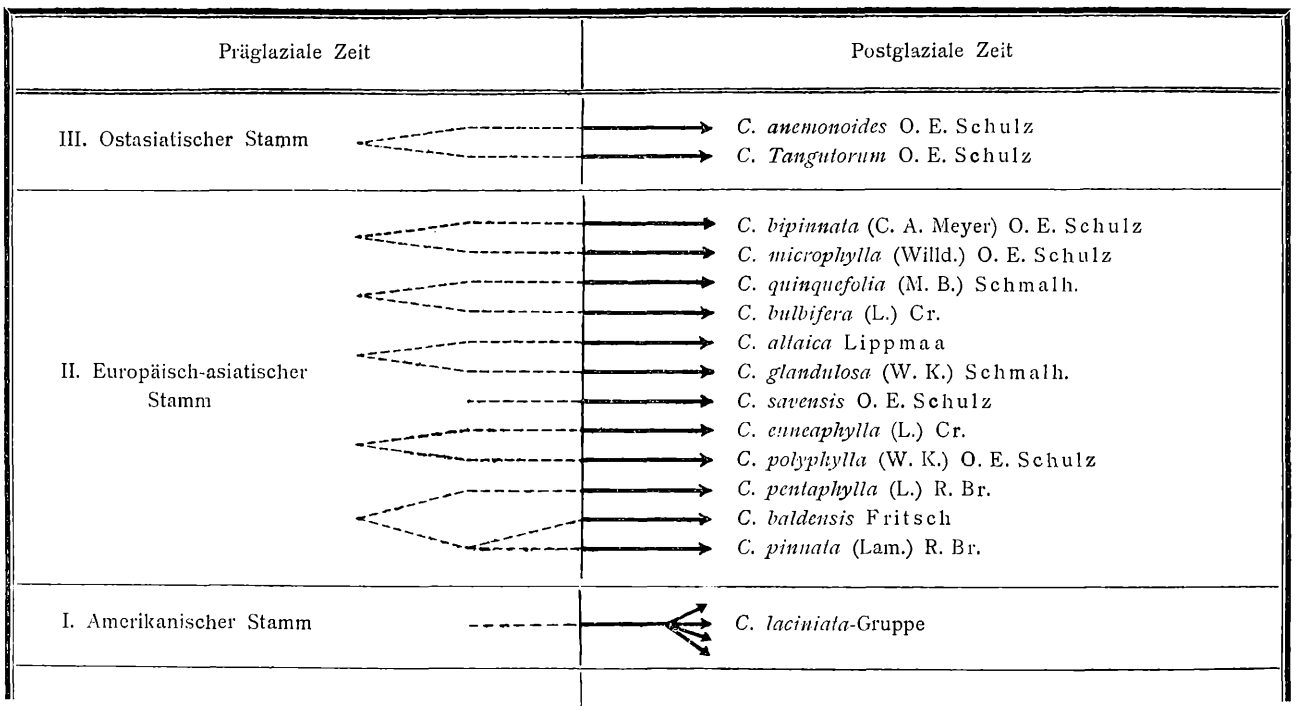
I. Amerikanischer Stamm (*C. laciniata*-Gruppe).

II. Europäisch-asiatischer Stamm (typische Dentarien mit Einschluß von *C. microphylla* [Willd.] O. E. Schulz und *C. bipinnata* [C. A. Meyer] O. E. Schulz).

III. Ostasiatischer Stamm (Übergangsformen zur Sektion *Macrophyllum* O. E. Schulz).

Von diesen drei tertiären Hauptstämmen hat sich der europäisch-asiatische am frühesten und stärksten differenziert. Er weist mehrere Untergruppen, meist je zwei Arten enthaltend, auf. Beziehungen dieser Gruppen untereinander lassen sich auf Grund der heutigen Verbreitung nicht nachweisen. Sie sind infolge ihres hohen Alters nur als gleichwertige Endglieder einer Entwicklungsgruppe zu betrachten.

**Stammtafel der Sektion Dentaria.**




# Literaturverzeichnis.

Adamović L., 1909. Die Vegetationsverhältnisse der Balkanländer. Die Vegetation der Erde von Engler und Drude, XI, Leipzig 1909.

Arcangeli G., 1894. Compendio della Flora Italiana. 2. Aufl., p. 39, Torino 1894.

Beck v. Mannagetta, 1901. Die Vegetationsverhältnisse der illyrischen Länder. Vegetation der Erde von Engler und Drude, IV, Leipzig 1901.

Bertoloni A., 1847. Flora Italica. Vol. VII, p. 5, Bononiae 1847.

Bornmüller J., 1925. Beiträge zur Flora Mazedoniens. E. B. J., 59. Bd., p. 294—504, 20 Tafeln, Leipzig 1925 (p. 333 und 335).

Britton N. L. und Brown H. A., 1897. An illustrated Flora the Northern United States, Canada and British Posessions, Vol. II, p. 131, New York 1897.

Burnat Em., 1892. Flore des Alpes Maritimes. Vol. I, p. 107—109, Genève et Bale 1892.

Cadevall-Sallent, 1915. Flora de Catalunya. Vol. I, p. 139, Barcelona 1915.

Dalla Torre und Sarnthein, 1909. Die Farn- und Blütenpflanzen von Tirol, Vorarlberg und Liechtenstein. II. Teil, p. 350—354, Innsbruck 1909.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Dennert E., 1885. Beiträge zur anatomischen Systematik *(Cruciferae)*. Wigands botan. Hefte, I, p. 83—119, Marburg 1885.
Ernst A., 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena 1918.
Fiori Adr., 1924. Nuova Flora Analitica d'Italia. Vol. I, fasc. 4, p. 579—586, Firenze 1924.
Fritsch K., 1894. Beiträge zur Flora der Balkanhalbinsel. II. Teil, p. 318—327. Abhandl. d. zool. bot. Gesellschaft Wien. 44. Bd., Jahrg. 1894, p. 301—327
— 1897. Über eine neue *Cardamine* aus der Hercegovina. Österr. bot. Zeitschr., 47, 1897, p. 44—46.
— 1922*a*. Exkursionsflora für Österreich. 3. Aufl., p. 160—162, Wien und Leipzig 1922.
— 1922*b*. Ist *Cardamine bulbifera* als Abkömmling eines Bastardes aufzufassen? Ber. d. deutschen bot. Ges., Bd. 40, Jahrg. 40, p. 193, Berlin 1922.
Gams H., 1922. Noch einmal über die Herkunft von *Cardamine bulbifera* und Bemerkungen über sonstige Halb- und Ganzwaisen. Ber. d. deutschen bot. Ges., Bd. 40, p. 362, Berlin 1922.
Gortani L. e M., 1906. Flora Friulana. II, p. 188, Udine 1906.
Hausmann Fr., 1851. Flora von Tirol. I, p. 59, Innsbruck 1851.
— 1854. Über *Dentaria trifolia* W. K. in Bertolonis Flora italica. Österr. bot. Wochenblatt, IV, 1854, p. 8.
Hayek Aug. v., 1908—1911. Flora von Steiermark. 1. Bd., Heft 7, p. 481—492, Berlin 1908—1911.
— 1925. Prodromus Florae peninsulae Balcanicae. Repert. spec. nov. regni veg., Beihefte, Bd. XXX/3, p. 392—400, Dahlem bei Berlin 1925.
Hegi G., 1919. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. IV/1, p. 321—333, München 1919.
Huter R., 1904. Herbarstudien. Österr. bot. Zeitschr., 54, 1904, p. 140—141.
Janchen E. und Watzl B., 1908. Ein neuer *Dentaria*-Bastard. Österr. bot. Zeitschr., 58, 1908, p. 36.
Kaegi H., 1915. Die Arten der Sektion *Dentaria* des Zürcher Oberlandes. 12. Ber. d. Züricher bot. Ges., 1911—1914, 15 S., Zürich 1915.
Kerner A., 1881—1913. Schedae ad floram exs. austro-hungaricam. Viennae 1881—1913 (No. 84, 595 und 1697—1701).
Kulczynski St., 1923. Das boreale und arktisch-alpine Element in der mitteleuropäischen Flora. Bulletin de l'Academie Polonaise des Sciences et des Lettres, classe d. sc. mathém. et natur., Serie *B*, p. 127—214, Cracovie 1924.
Lippmaa Th., 1926. Floristische Notizen aus dem Nord-*Allai* nebst Beschreibung einer neuen *Cardamine*-Art aus der Sektion *Dentaria*. Acta Instituti et Horti Botanici Tartuensis (Dorpatensis), 1926, 12 S. und 3 Tafeln.
Marchesetti C., 1896/97. Flora di Trieste e dé suoi dintorni, p. 27 u. 28, Triest 1896/97.
Marret L., 1911. Icones Florae Alpinae Plantarum. I, fasc. 4, Bl. 60, Paris 1911.
Murr J., 1894. Beiträge zur Flora von Südsteiermark. II. Teil, Deutsche bot. Monatsschr., XII, 1894, p. 3.
— 1902. Beiträge zu den Gesetzen der Phylogenesis. Deutsche bot. Monatsschr., XX, 1902, p. 4—9 und p. 35—39.
— 1923. Neue Übersicht über die Farn- und Blütenpflanzen von Vorarlberg und Liechtenstein. Sonderschriften, herausgegeben v. d. naturw. Kommission des Vorarlberger Landesmuseums. 1. Heft, p. 130 und 144, Bregenz 1923. 2. Heft, p. XXX, Bregenz 1923.
Nyman Fr., 1854/55. Sylloge Florae Europae plantarum vascularum Europae indigenarum enumeratio, p. 191, Oerebroae 1854/55.
Pacher D., 1887. Flora von Kärnten. III, p. 120—122, Klagenfurt 1887.
Paulin A., 1901. Schedae ad floram exs. Carniolicam, Nr. 79, Laibach 1901.
Pospichal Ed., 1897. Flora des österreichischen Küstenlandes, I, p. 476—478, Leipzig-Wien 1897.
Preißmann E., 1893. Über einige für Steiermark neue oder seltene Pflanzen. Mitteil. d. naturw. Vereines f. Steiermark, XXX, 1893, p. 220 u. 221.
Reichenbach L., 1837/38. Icones Flor. Germ., II, tab. 30, fig. 4313, Leipzig 1837/38.
Sagorski E., 1911. Über einige Arten aus dem illyrischen Florenbezirk, I. Teil, Österr. bot. Zeitschr., LXI, 1911, p. 11—21.
Sandor J., 1924. Flora Hungarica. II, p. 421 422, Budapest 1924.
Schedae ad Floram Hungaricam exs. a Sectione Botanica, Cent. I, 43—45, Budapest 1912.
Schinz H. und Keller R., 1923. Flora der Schweiz. I. Teil, p. 303, Zürich 1923.
Schneider C. K., 1917. Illustriertes Handwörterbuch der Botanik. 2. Aufl., Leipzig 1917.
Schulz O. E., 1903, Monographie der Gattung *Cardamine*. E. B. J., XXXII, 1903, p. 280—623.
Schwarzenbach Fr., 1922. Untersuchungen über die Sterilität von *Cardamine bulbifera* (L.) Cr. unter der Annahme eines hybriden Ursprungs dieser Art Flora (neue Folge) 15. Bd., 1922, p. 393—514, 22 Textfiguren und 3 Tafeln.
Small J. K., 1903. Flora of the southeastern United States, p. 480, New York 1903.
Sonder, 1855. *Dentaria intermedia* Sonder, eine noch unbeschriebene Pflanze aus Südtirol, von Dr. Sonder in Hamburg. Flora 1855, I, p. 129—132, 1 Tafel, Regensburg 1855.
Vollmann Fr., 1914. Flora von Bayern, p. 311, Stuttgart 1914.
Waldstein et Kitaibel, 1805. Descr. et Icon. plant. rar. Hung., II, 149, t. 140.
Willkomm M. und Lange J., 1880. Prodomus Florae Hispanicae. Vol. III, p. 826 827, Stuttgart 1880.
Winkler A., 1894. Bemerkungen über die Keimpflanze der *Dentaria bulbifera*. Verhandl. d. Bot. Ver. Provinz Brandenburg, XXXV, p. 42—43, Berlin 1894.

## Verzeichnis der gebräuchlichsten Synonyme der europäischen Dentarien.

*(C. = Cardamine, D. = Dentaria.)*

1. *C. baldensis* Fritsch.
   *D. intermedia* Sonder.
   *D. pinnata* (Lam.) R. Brown prol. *intermedia* (Sonder) O. E. Schulz.

   *C. bulbifera* (L.) Crantz.
   *D. bulbifera* L.

3. *C. enneaphylla* (L.) Crantz.
   *D. enneaphylla* L.

4. *C. glandulosa* (W. et K.) Schmalhausen.
   *D. glandulosa* W. et K.

   *C. pentaphylla* (L.) R. Brown.
   *D. pentaphyllos* L. (pro parte).
   *D. digitata* Lam.
   *D. pentaphyllos* Scopoli.
   *D. Clusiana* Reichenb.
   *C. digitata* O. E. Schulz.

6. *C. pinnata* (Lam.) R. Brown.
   *D. pentaphyllos* L. (pro parte).
   *D. pinnata* Lam.
   *D. heptaphylla* Villars.

7. *C. polyphylla* (W. et K.) O. E. Schulz.
   *D. polyphylla* W. et K.
   *D. ochrolenca* Gaud.

8. *C. quinquefolia* (M. B.) Schmalh.
   *D. quinquefolia* M. B.

9. *C. savensis* O. E. Schulz.
   *D. trifolia* W. et K.

## Tafelerklärung.

Fig. 1. Honigdrüsen von *C. enneaphylla* (L.) Cr.
2. *C. savensis* O. E. Schulz.
3. » *C. amara* L.
4. Embryo von *C. enneaphylla* (L.) Cr., Radikulaseite, $6^1/_2$ mal vergr.
5. Kotyledo von innen, $6^1/_2$ mal vergr.
6. mit ausgebreiteten Kotyledonen, $6^1/_2$ mal vergr.
7. *amara* L., Radikulaseite. 12 mal vergr.
8. mit ausgebreiteten Kotyledonen, 12 mal vergr.
9. » Querschnitt, 12 mal vergr.
10. *chelidonia* L., Außenseite, $14^1/_2$ mal vergr.
11. Innenseite, $14^1/_2$ mal vergr.
12. *bulbifera* (L.) Cr., Radikulaseite, 10 mal vergr.
13. mit ausgebreiteten Kotyledonen, 10 mal vergr.
14. (L.) Cr., Querschnitt, 10 mal vergr.
15. *savensis* O. E. Schulz, Innenseite, 10 mal vergr.
16. mit ausgebreiteten Kotyledonen, 10 mal vergr.
17. O. E. Schulz, Querschnitt, 10 mal vergr.
18. Keimling von *C. savensis* O. E. Schulz, Laßnitzklause bei Deutschlandsberg vom 2. Mai 1926, 1·3 mal vergr. ($k_1$ und $k_2$ = Keimblätter, $h$ = Hypokotyl).
19. Keimling von *C. enneaphylla* (L.) Cr., Gösting bei Graz, vom 29. April 1926, 1·3 mal vergr.
20. » *C. savensis* O. E. Schulz, Laßnitzklause bei Deutschlandsberg vom 12. Juni 1926, 1·3 mal vergr. ($Lb$ = Laubblatt).
21. Treibende Bulbille von *C. bulbifera* (L.) Cr., Mühlbachergraben bei Rein vom 24. April 1926, nat. Größe ($B$ = Bulbille, $Rh$ = Rhizom).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

# Inhaltsverzeichnis.


Seite

Einleitung 325

I. *Cardamine chelidonia* L. 327

1. *Cardamine chelidonia* L. und die Sektion *Dentaria* L. 327
2. *Cardamine impatiens* L. 328
3. die Sektion *Pteroneurum* D. C. 329
4. Zusammenfassung 332

II. *Cardamine savensis* O. E. Schulz und ihre mutmaßlichen Stammarten 332

1. Vergleichende Morphologie von *Cardamine enneaphylla* (L.) Cr., *Cardamine savensis* O. E. Schulz und *Cardamine amara* L. 332
2. *Cardamine savensis* O. E. Schulz und *C. bulbifera* (L.) Cr. 339
3. Ist *Cardamine bulbifera* (L.) Cr. diphyletisch? 340
4. Ist *Cardamine savensis* O. E. Schulz ein rezenter Bastard? 343
5. Geographische Verbreitung *Cardamine enneaphylla* (L.) Cr., *Cardamine savensis* O. E. Schulz und *Cardamine amara* L. 344
   - *Cardamine enneaphylla* (L.) Cr. 344
   - *Cardamine savensis* O. E. Schulz 345
   - *Cardamine amara* L. 347
6. Zusammenfassung 348

III. Morphologische und geographisch-genetische Bemerkungen zu den übrigen Arten der Sektion *Dentaria* 348

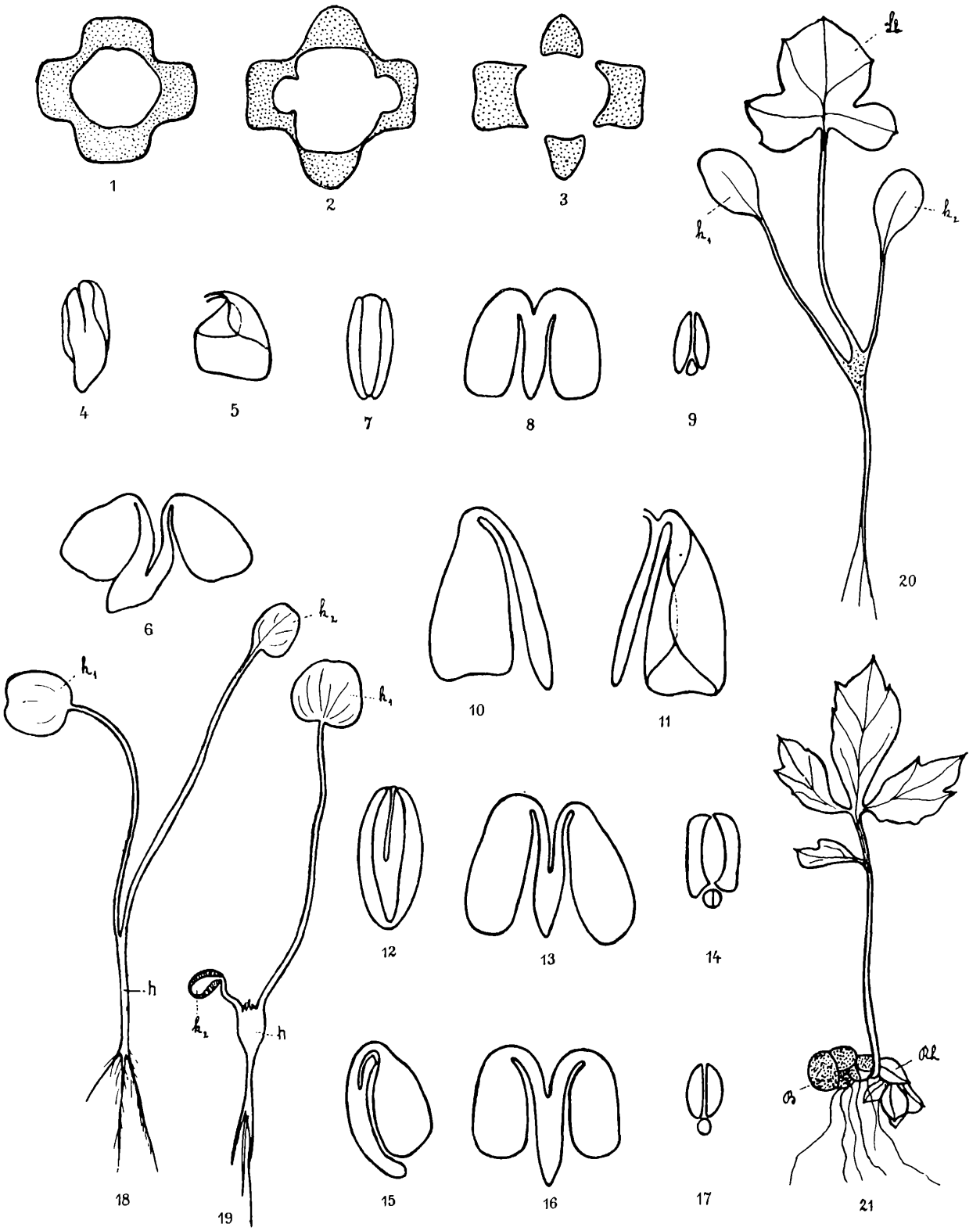
1. *Cardamine polyphylla* (W. K.) O. E. Schulz 348
2. *pentaphylla* (L.) R. Br. und *Cardamine pinnata* (Lam.) R. Br. 351
3. *baldensis* Fritsch 351
4. » *bulbifera* (L.) Cr. und *Cardamine quinquefolia* (M. B.) Schmalh. 352
5. *Cardamine glandulosa* (W. K.) Schmalh. und *Cardamine altaica* Lippmaa 354
6. *Cardamine microphylla* (Willd.) O. E. Schulz und *Cardamine bipinnata* (C. A. Meyer) O. E. Schulz 355
7. *Tangutorum* O. E. Schulz 355
8. *anemonoides* O. E. Schulz 355
9. *laciniata* (Mühlenb.) Wood 355
10. Zusammenfassung 356
    - Stammtafel der Sektion *Dentaria* 357

Literaturverzeichnis 357

Verzeichnis der gebräuchlichsten Synonyme der europäischen Dentarien 359

Tafelerklärung (Tafel I). 359

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Denkschriften der Akademie der Wissenschaften.Math.Natw.Kl. Frueher: Denkschr.der Kaiserlichen Akad. der Wissenschaften. Fortgesetzt: Denkschr.oest.Akad.Wiss.Mathem.Naturw.Klasse.

Jahr/Year: 1928

Band/Volume: 101

Autor(en)/Author(s): Leopold Walter

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis der Gattung Cardamine mit besonderer Berücksichtigung der Hybridenfrage in der Sektion Dentaria (mit 1 Tafel, 7 Karten und 2 Textfiguren). 325-360