

Beiträge zur Kenntnis einiger mitteleuropäischer Euphrasien

I. Der taxonomische Wert der drüsigen Behaarung

Von

Hans SCHAEFTLEIN

Aus dem Institut für systematische Botanik der Universität Graz

Mit 3 Abbildungen

Eingelangt am 29. Oktober 1966

| | |
|---|----|
| 1. Einleitung | 48 |
| 2. <i>Euphrasia rostkoviana</i> HAYNE und ihre drüsenlosen Verwandten (<i>Grandiflorae</i> WETTSTEIN) | 52 |
| 2.1. Allgemeines | 52 |
| 2.2. Einzelne drüsenlose Pflanzen in Populationen von <i>E. rostkoviana</i> | 56 |
| 2.3. Populationen sonst gleicher drüsiger und drüsenloser Pflanzen | 57 |
| 2.3.1. Eigene Beobachtungen | 57 |
| 2.3.2. Ergebnisse der Herbardurchsicht | 65 |
| 2.3.3. Angaben im Schrifttum | 69 |
| 3. <i>Euphrasia vernalis-stricta</i> -Populationen | 70 |
| 4. <i>Euphrasia drosocalyx-minima</i> -Populationen | 74 |
| 5. Andere drüsig und drüsenlos auftretende Euphrasien | 75 |
| 6. Kulturversuche | 75 |
| 7. Behaarte und kahle Parallelförmige von Arten anderer Gattungen . | 77 |
| 8. Folgerungen | 80 |
| 9. Zusammenfassung | 85 |
| 10. Schrifttum | 86 |

1. Einleitung

Eine im Spätsommer 1957 untersuchte *Euphrasia*-Population mit drüsigen und drüsenlosen Pflanzen führte mich unerwartet dazu, mich mit der von mir bisher wenig beachteten Gattung immer eingehender zu beschäftigen. Wegen meiner damals schon infolge hohen Alters verminderten Leistungsfähigkeit mußten meine Ergebnisse ungleichmäßige Bruchstücke bleiben. Ich teile hier dennoch einiges davon mit, weil ich hoffe, dadurch besonders im Alpenraum zu neuerlichem, mit allen Mitteln moderner Taxonomie zu förderndem Studium der hier lange vernachlässigten Gattung anzuregen.

Euphrasia wird vor allem deshalb als schwierige Gattung angesehen, weil ihre Arten oft schwach gegeneinander abgegrenzt sind und eine erhebliche Variabilität sowohl innerhalb als auch zwischen Populationen zeigen. Standortseinflüsse wirken sich offenbar stark aus, sowohl unmittelbar durch Entstehen nicht erblicher Modifikanten, wie auch mittelbar durch Auslese charakteristischer erblicher Ökotypen aus dem in den Populationen vorhandenen Genbestand. Oft fällt es schwer, beides auseinander zu halten. Anscheinend stehen die Sippen, wenigstens im eurasiatischen Arealteil, in lebhafter Entwicklung.

Die unsicheren Artgrenzen haben gelegentlich ein „lumping“ nahegelegt (vgl. dagegen YEO 1966: 243, SMEJKAL 1963 a). Heute herrscht wohl die Ansicht vor, die Formenfülle am ehesten noch mit dem Begriff der Kleinarten im Sinne WETTSTEINS ordnen zu können. Dabei sollte aber nicht jede, etwas stärker abweichende Population als eigene Art benannt werden, was leider wiederholt geschehen ist. Das immer mehr in Gebrauch kommende, zwanglose Zusammenfassen nahe verwandter Arten zu Art-Komplexen oder Spezies-Aggregaten könnte gerade hier eine bessere Übersicht vermitteln. Über die dafür allmählich entwickelten Grundsätze vgl. HEYWOOD 1963. Danach werden nur nächstverwandte, mitunter schwer unterscheidbare Arten unter dem Namen einer von ihnen zusammengefaßt, die aus irgendeinem Grunde hervorgehoben wird. Ein Autornamen fällt weg, er wird weder vor noch nach der Bezeichnung „agg.“, „group“ oder „compl.“ beigefügt, um auch dadurch deutlich zu machen, daß es sich um keinen nach den Regeln des Code 1961 gebildeten Namen eines Taxons handelt. Ähnliches haben schon WETTSTEIN 1896 b, CHABERT 1902 und JØRGENSEN 1909: 60 unternommen.

DANDY 1958: 98 und ROTHMALER 1963: 286 gehen anders vor. Sie vereinigen unter dem (Groß-)Artnamen *E. officinalis* L. fast alle heimischen Euphrasien, nämlich die ganze subsect. *Ciliatae* JØRGENSEN, und gliedern diese (Groß-)Art dann in die einzelnen (Klein-)Arten. Dieses Vorgehen widerspricht dem Code 1961 (vgl. HEYWOOD 1963: 35). Überdies ist der Name *E. officinalis* L., der schon in der Vergangenheit verwirrend gewirkt hat, schon längst mit guten Gründen als „nomen ambiguum“ verworfen worden. Vgl. WETTSTEIN 1893: 78. Will man etwa aus historischen Gründen auf den früheren Wert und Umfang von *E. officinalis* L. hinweisen, so kann man den Namen als Synonym der subsect. *Ciliatae* anführen. Ähnlich verhalten sich CLAPHAM & al. 1902: 706, die allerdings von *E. officinalis* „agg.“ sprechen.

Das Durcheinander verschiedenster Ansichten wurde nach einigen Vorarbeiten anderer Forscher vor allem durch die Monographie von WETTSTEIN 1896 a weitgehend geklärt. Es ist begreiflich, daß dieses Standardwerk der Spätzeit der klassischen Systematik einer heute durch Zytologie, Genetik, Mutationslehre, Populationsstatistik usw. be-

reicherten Taxonomie da und dort nicht mehr entsprechen kann. Trotzdem wird es im Alpenraum fast allgemein noch jetzt als maßgebend betrachtet. WETTSTEIN selbst hat sich leider in der zweiten Hälfte seines Lebens über Euphasien nicht mehr geäußert; er hat namentlich seine 1897 geäußerte Absicht nicht verwirklicht, später noch einen Nachtrag zur Monographie zu veröffentlichen. Einige kleinere Arbeiten, die seither im Alpengebiet erschienen, bedeuten kaum einen Fortschritt. Wesentlich ist das Feststellen einiger Chromosomenzahlen durch WITSCH 1932: 116 ff. Bei einer Grundzahl $n = 7$ sind *E. rostkoviana* und *montana* diploid, *E. minima* und *E. salisburgensis* tetraploid. Von den in den Alpen vorkommenden Arten wurden seither in anderen Gebieten (vgl. LÖVE & LÖVE 1961: 310 ff.) *E. hirtella* als diploid, *E. brevipila* = *vernalis*, *nemorosa* und *stricta* als tetraploid ermittelt. *E. alpina* und die im folgenden eingehend bearbeitete drüsenlose Artengruppe um *E. picta* sind leider cytologisch noch nicht untersucht.

NEIDHARDT 1947 behandelt *E. rostkoviana* vor allem in chemischer und pharmazeutischer Hinsicht, bringt aber auch zahlreiche Einzelheiten über Morphologie, Anatomie, Keimungsversuche und Parasitismus, wodurch manche ältere Schriften, besonders Arbeiten WETTSTEINS wertvoll ergänzt werden.

Anderwärts sind seit der Monographie WETTSTEINS mehrere bemerkenswerte Arbeiten über Euphasien größerer Gebiete erschienen, als erste die schöne Arbeit von CHABERT 1902 über die Euphasien Frankreichs. Seine umfassenden Studien reichen weit über WETTSTEIN zurück; er anerkennt dessen Werk durchaus, hält aber mehrfach an abweichenden Ansichten fest. Seine wichtigen Beobachtungen und Hinweise sind wohl — wenigstens außerhalb Frankreichs — zu wenig beachtet worden.

Bei JØRGENSEN 1919 findet man sehr eingehend die Euphasien Norwegens dargestellt. Er stützte sich in großem Umfange auf eigene Geländebeobachtungen, folgte taxonomisch im allgemeinen zwar WETTSTEIN, erwies sich aber in Einzelheiten als kritisch und selbständig. Die Arbeit enthält viele neue, auch außerhalb Norwegens beachtenswerte Angaben.

PUGSLEY 1930 würdigt zwar in seiner Revision der britischen Euphasien ebenfalls WETTSTEINS große und grundlegende Forschungsarbeit, weicht aber in seinen Ansichten mehrfach davon ab. So hält er nicht viel vom taxonomischen Wert der Blütengröße, was ihn schließlich dazu veranlaßte, die Gattung nach neuen Gesichtspunkten zu gliedern (PUGSLEY 1930, 1936). Auf dieser Grundlage weiterbauend hat YEO 1954 und in einer Reihe folgender Arbeiten*) durch cytologische Befunde, Populationsstudien und Kulturversuche verschiedener Art die Kenntnis

*) Auf YEO 1966 konnte ich nur noch kurz hinweisen.

der britischen Euphrasien auf einen Stand gebracht, der sonst kaum erreicht sein dürfte. Ähnliche Studien in möglichst vielen, begrenzten Gebieten wären für den Aufbau eines modernen Systems der Gattung dringend nötig.

In Mitteleuropa hat in den letzten Jahren SMEJKAL durch mehrere Arbeiten, die an WETTSTEIN anschließen, in Einzelheiten aber viel ergänzen, sehr zur Kenntnis der Gattung in der Tschechoslowakei beigetragen. Eine ähnliche Studie für das Gebiet von Slowenien verdanken wir MAYER 1955.

Mein Interesse für die Gattung wurde im Spätsommer 1957 ausgelöst, als ich eine Population von *E. brevipila* = *E. vernalis* im Lungau des Landes Salzburg auffand, in der sich — nach einer später wiederholten Probeaufsammlung („mass collection“) — etwa ein Drittel drüsenloser Pflanzen befand, die man nach allen Schlüsseln als *E. stricta* bestimmen mußte. Sie glichen den drüsigen Pflanzen so sehr, daß ich das Fehlen der verhältnismäßig kleinen Stieldrüsen erst nachträglich bei näherem Untersuchen wahrnehmen konnte. Dieses gemeinsame Vorkommen der beiden Sippen erwies sich als durchaus nicht vereinzelt. Nach VIERHAPPER 1935: 196 soll *E. brevipila* im Lungau meist gemeinsam mit *E. stricta* vorkommen; ich konnte auf seinen Spuren bald ähnliche Verhältnisse an mehreren gemeinsamen Vorkommen der beiden „Arten“ feststellen. So gewann ich den Eindruck, nicht zwei verschiedene Arten vor mir zu haben, sondern eine, in einem antagonistischen Merkmalspaar variierende Art. Damit schien aber die herrschende Lehre, im Vorhandensein von Drüsenhaaren ein arttrennendes Merkmal zu sehen, in einem wesentlichen Punkte in Frage gestellt.

Wenn hier von Drüsigkeit die Rede ist, so sind darunter nicht die bei Euphrasien häufigen sitzenden oder fast sitzenden Drüsen (WETTSTEIN 1896 a: 18 f.) zu verstehen, sondern jene Stieldrüsen oder Drüsenhaare, die sich überwiegend an den Brakteen, den Kelchblättern und den obersten Teilen der Sprosse finden; sie sind bei *E. rostkoviana* langstielig und kleinköpfig, bei *E. brevipila* (*vernal*is) kurzstielig und verhältnismäßig großköpfig, aber eingehender noch nicht untersucht.

Mit dem Problem des diagnostischen Wertes dieser Drüsenhaare befaßten sich meine weiteren Studien in erster Linie, zunächst an dem „Artenpaar“ *E. brevipila* (*vernal*is) — *stricta*, ab 1958 in viel größerem Umfange an *E. rostkoviana* und ihren drüsenlosen Parallelsippen. Ich habe vor allem überall, wohin ich Exkursionen unternehmen konnte, so viel wie möglich beobachtet und dann meine Befunde durch Herbarstudien ergänzt. Die Richtigkeit meiner sich festigenden Ergebnisse suchte ich durch verhältnismäßig einfache Kulturversuche (Nachkommenschaftsprüfungen) zu erhärten. Leider konnte ich cytologische Untersuchungen, exakte Populationsstudien und weitergehende Kulturversuche nicht durchführen.

Ich konnte folgende Herbarien benützen: GJO, GZU, M, W; ferner sah ich Teile oder einzelne Bogen aus den Herbarien FI, LJU, STU, WRSL, WU, Z, ZT. Folgende Herren und Damen haben mir Einsicht in ihre Herbarien gewährt: H. BRUNNER, Graz (Br); Prof. Dr. F. HÖPFLINGER, Graz (Hö); W. MAURER, Graz (Ma); Prof. H. MELZER, Judenburg (Me); Univ.-Prof. Dr. H. MERXMÜLLER, München (Mer); R. SCHIEFERMAIR, Müzzzuschlag (Schi); Prof. H. SCHWEIGER, Müzzzuschlag (Schw); Univ.-Prof. Dr. F. J. WIDDER, Graz (Wi); Prof. Dr. M. WRABER, Ljubljana (Wr) und Kustos T. WRABER, Ljubljana (Wra). Einige von ihnen haben auch auf meine Anregung gesammelt und beobachtet; ebenso auch Dr. A. BECHERER, Lugano, A. HACHTMANN †, Graz, H. HESKE, Graz, Kustos Dr. MECENOVIC, Graz und Prof. Dr. J. SCHEFCZIK, Graz.

Belege zu meinen in den Abschnitten 2.2., 2.3.1., 3. und 4. mitgeteilten Beobachtungen erliegen in meinem Herbar (Sch), z. T. auch in GZU. In der Art der Kürzung der Namen öffentlicher Sammlungen folge ich dem Index Herbariorum und bezüglich der privaten Sammlungen im wesentlichen den Vorschlägen von WIDDER 1964: 81.

Den Vorständen der angeführten Institute und den genannten Einzelpersonen danke ich hiemit bestens, ebenso Herrn Univ.-Dozent Dr. W. RÖSSLER, Graz für die Anfertigung der Lichtbilder.

Sehr dankbar bin ich Herrn W. FREIBERG, München, einem besonders erfahrenen Kenner der Gattung, dessen reiches Herbar — jetzt (M) — ich einsehen und mit dem ich einzelne Punkte brieflich besprechen konnte. Er hat auf seinen Etiketten bereits mehrfach Zweifel an dem diagnostischen Wert der Drüsenhaare geäußert.

Schließlich sage ich besonders herzlichen Dank dem früheren und dem jetzigen Vorstand des Instituts für systematische Botanik der Universität Graz, den Herren Universitätsprofessoren Dr. F. J. WIDDER und Dr. F. EHRENDORFER für die mir gewährte Möglichkeit, im Institut zu arbeiten, für ihr Interesse an meiner Arbeit und für verschiedene Hinweise und Ratschläge.

2. *Euphrasia rostkoviana* HAYNE und ihre drüsenlosen Verwandten (*Grandiflorae* WETTSTEIN)

2.1. Allgemeines

WETTSTEIN 1896 a: 62 f., 1898: 58 ff. gliedert seine Series *Grandiflorae* nur nach dem Merkmal der Drüsigkeit, dessen „Konstanz“ er mehrfach betont, in zwei Gruppen, die sich nach seiner Ansicht unabhängig von einander entwickelt haben; die drüsigen Arten aus einer angenommenen *E. palaeo-rostkoviana*, die drüsenlosen aus einer *E. palaeoalpina*. Noch schärfer trennt PUGLSEY 1936 (ebenso SMEJKAL 1963 b), der die drüsigen Sippen in seine Series *Hirtellae* stellt, während die drüsenlosen die Series *Alpinae* ROTHMALER bilden.

Die drüsige Gruppe wird nebst mehreren asiatischen Arten aus der in Europa weit verbreiteten und meist sehr häufigen *E. rostkoviana* HAYNE samt ihrer subsp. *montana* (JORDAN) WETTST. gebildet. Zur drüsenlosen gehören einerseits die westliche, die Ostalpen nur knapp erreichende *E. alpina* LAM. (agg.), morphologisch von den übrigen Grandiflorae stärker abweichend und im folgenden nicht berücksichtigt, andererseits die drei untereinander und, von den Drüsen abgesehen, der *E. rostkoviana* sehr ähnlichen Arten *E. picta* WIMM., *E. versicolor* KERN., und *E. kernerii* WETTST. Ihre verhältnismäßig kleinen Areale in den Alpen, Sudeten und Karpaten und deren Vorlanden sind zur Gänze in dem um ein Vielfaches größeren der *E. rostkoviana* eingeschlossen und durchdringen sich weitgehend. Ich fasse im Laufe der Arbeit *E. rostkoviana* und diese drei drüsenlosen Sippen als *E. rostkoviana* agg. zusammen.

An dieser Einteilung fällt eine starke Ungleichheit der beiden Seiten auf. Die überaus große Formenmannigfaltigkeit von *E. rostkoviana* bleibt im wesentlichen — von der Ausscheidung der aestivalen subsp. *montana* abgesehen — ungegliedert, während die morphologisch mit ihr übereinstimmende drüsenlose Gruppe in drei Arten zerfallen soll. Ihre Abtrennung gegeneinander bereitet WETTSTEIN (1896 a: 74, 203, 207) denn auch erhebliche Schwierigkeiten. *E. kernerii* und *versicolor* unterscheidet er nur durch die Höhenlage des Vorkommens („*planta planitie et vallium*“ — „*planta alpina*“) und die damit gewiß zusammenhängende Wuchshöhe, die sich aber im Bereich zwischen 10 und 20 cm übergreift. Pflanzen aus mittleren Lagen lassen sich daher oft nicht eindeutig einer der beiden „Arten“ zuordnen. Es dürfte sich hier nur um eine modifikative, vielleicht z. T. auch ökotypische Umprägung und keine wirkliche Sippengrenze handeln. Auch KUNZ 1960: 167 findet keinen grundsätzlichen Unterschied zwischen beiden „Arten“; entsprechendes hat mir Herr Univ.-Prof. Dr. MERXMÜLLER, München, freundlicherweise als seine Ansicht mitgeteilt.

E. picta und *versicolor* sind gewiß deutlicher voneinander verschieden, wenn es sich „um *E. picta* von den Originalstandorten im mährisch-schlesischen Gesenke und um *E. versicolor* aus Zentraltirol handelt“ (WETTSTEIN 1896 a: 207). Aber zwischen den beiden extremen Formen besteht eine ziemlich geschlossene Reihe von Übergängen, die in weiten Gebieten häufiger zu sein scheinen als die Normalformen. Von solchen Zwischenformen sagt WETTSTEIN 1896 a: 207, „daß es in solchen Fällen manchmal kaum möglich ist, die Pflanzen zu bestimmen, wenn nicht vom selben Standort typisch ausgebildete Exemplare vorliegen“, die — wie man weiß — bei Aufsammlungen gelegentlich bevorzugt werden. Die wesentlichsten Unterschiede zwischen den beiden Sippen, die im Schrifttum mit leichten Abwandlungen wiedergegeben werden, sind die geringere Verzweigung von *E. picta*, ihre verhältnismäßig langen

Internodien und die Form der oberen Stengelblätter: bei *E. picta* breit, stumpf und stumpfzählig, bei *E. versicolor* (und *kernerii*) spitz und spitzzählig. Es sind dies annähernd die in der Regel zur Unterscheidung der Saisonformen angegebenen Kriterien und in der Tat hat *E. picta* in ihrem klassischen Gebiet, den Ostsudeten, eher aestivales oder einem solchen nahestehendes Aussehen, *E. versicolor* aus Zentraltirol dagegen autumnales Tracht. Aber aus vielen Gebieten der Alpen werden Pflanzen zu *E. picta* gestellt (auch in Revisionen durch WETTSTEIN), die stärker verzweigt sind, kürzere Internodien haben und mitunter auch nicht die für die Art in Anspruch genommene Blattform zeigen. So versteht man, daß WETTSTEIN 1894: 407, 1896 a: 207 „lange Zeit geradezu zweifelte, ob sich *E. picta* und die ihr überaus nahestehende *E. versicolor* abgrenzen lassen“. Zur Trennung beider Arten bewogen ihn schließlich außer den „deutlichen Unterschieden, die normal entwickelte Exemplare beider Arten aufweisen“, vor allem ihre „ganz verschiedene Verbreitung“ und die Standortsansprüche. *E. picta* sei eine Pflanze der Sudeten, Karpaten und Kalkalpen, *E. versicolor* eine solche der Urgebirge. Aber man findet in den Alpen Pflanzen von gut ausgeprägter *picta*-Form gar nicht selten auch in der zentralen Kette, nicht nur auf Kalkzügen, in den Kalkalpen dagegen häufig Pflanzen, die der *E. versicolor* der Zentralalpen mindestens nahe stehen. Die Areale der drei Sippen, auch von *E. kernerii*, schließen sich durchaus nicht so streng aus, wie sie in WETTSTEIN 1898, Karte II schematisierend dargestellt werden. Soweit die Unterscheidung auf Bezogenheit zum Substrat gegründet wird, bedürfte dies wohl nochmaliger gründlicher Prüfung durch Versuche. An der herkömmlichen Gliederung der drüsenlosen *Grandiflorae* hat KUNZ 1960, z. T. auf Grund reicher eigener Beobachtungen, eingehende, meines Erachtens zutreffende Kritik geübt. Auf seine Bemerkungen zum Merkmal der Drüsigkeit komme ich unten noch zurück.

Bei diesem Stand der Dinge — ähnlich auch in anderen Formenkreisen der Gattung — erwartete WETTSTEIN selbst, daß sein enger Artbegriff nicht allgemein anerkannt werden könnte. Sein Eventualvorschlag (WETTSTEIN 1896 b und 1898: 60) bestand im Zusammenfassen nahe verwandter Sippen zu Großarten, die er „Gesamtarten“ nannte. Dabei werden unsere 3 Sippen als Unterarten einer erweiterten *E. picta* eingegliedert. HAYEK 1913: 95 zögerte noch, diesem Vorschlag zu folgen, obwohl er ihn für „wahrscheinlich richtiger“ hielt. VOLLMANN 1914: 166 führte ihn durch, nachdem er sich schon 1905: 460 dafür ausgesprochen hatte, und BRAUN-BLANQUET 1918: 26 folgte seinem Beispiel.

Die Nomenklatur kann hier nicht auf WETTSTEIN zurückgreifen, weil er eine im Code nicht vorgesehene Gliederung in Unterarten 1. und 2. Ranges anwendet. Sie hat nach VOLLMANN 1914 und Art. 26 des Code zu lauten: *E. picta* WIMM. subsp. *picta*; subsp. *versicolor* (KERN.)

VOLLM.; subsp. *kernerii* (WETTST.) VOLLM. Während WETTSTEIN innerhalb *E. picta* s. str. keine ausgeprägten Saisonformen anerkannt und die Art daher in Gegensatz zu *E. rostkoviana* nicht weiter gegliedert hatte, zerlegte sie VOLLMANN 1914 nach diesem Gesichtspunkte in 3 Unterarten, die er 1905 als Arten benannt hatte, sodaß seine *E. picta* s. l. nach Einbeziehen von *E. versicolor* und *kernerii* 5 Unterarten umfaßt. *E. picta* s. str. zerfällt nun nach ihm in eine monomorphe Gebirgssippe — subsp. (*E.*) *picta*, der er, von WETTSTEINS Diagnose der Art (“internodiis plerumque elongatis”) abweichend, kurze Stengelinternodien zuschreibt, eine aestivale Sippe, subsp. (*E.*) *praecox*, und eine autumnale Sippe der Voralpen und bayerischen Hochebene, subsp. (*E.*) *alpigena*. GERSTLAUER 1941 stellte dann subsp. *praecox* und *alpigena* zu *E. kernerii* und dekretierte mit wenigen Worten, daß von K. MÜLLER im Allgäu anfangs August [!] gefundene Pflanzen — s. Abb. 1 — vom Habitus der *E. montana* WETTST. [!], im übrigen vom Aussehen der *E. picta* L. [!] die „wirkliche jahreszeitliche Frühform der *E. picta* seien“ und nannte sie *E. algoviana* K. MÜLL. & GERSTL. (*E. picta* subsp. *algoviana*).

Diese Versuche, den Reichtum der drüsenlosen Grandiflorae an Ökotypen in gut abgegrenzten Untereinheiten unterzubringen, mußten schon deshalb unzulänglich bleiben, weil sie überwiegend auf Beobachtungen in einem verhältnismäßig kleinen Teile ihres Areals beruhten. Ihren wenig befriedigenden taxonomischen Erfolg kann man aus JANCHEN 1959: 501, 1964: 57, aber auch aus ROTHMALER 1963: 287 ersehen. SMEJKAL, der als guter Kenner der Verhältnisse im klassischen Gebiet der *E. picta* maßgeblich sein dürfte, weist schon 1958: 74 darauf hin, daß die beiden Saisonformen dieser Art weder zeitlich noch räumlich gut geschieden sind, daß sie auch gemeinsam vorkommen und daß häufig Übergangspopulationen gefunden werden, wodurch die „typischen Pflanzen“ zurückgedrängt werden; damit nähert er sich wieder WETTSTEINS Auffassung. Daher kommt er 1963 a: 188 zu dem Schlusse, die vikariierenden Sippen der drüsenlosen Arten nur als Formen zu bewerten: *E. picta* f. *picta* als Autumnalform und die f. *algoviana* (K. MÜLL. & GERSTL.) SMEJKAL als Aestivalform. Dementsprechend unterscheidet er bei *E. kernerii* neben der f. *kernerii* die f. *praeaeistica* (BOBB.) SMEJKAL (= subsp. *praecox* (VOLLM.) RONN.).

Diese Nomenklatur der beiden Parallelsippen von *E. picta*, sei es in höherer oder niedrigerer Rangstufe, krankt an einem grundlegenden Fehler. Während VOLLMANN in der Wahl der Namen noch freie Hand hatte, dabei allerdings wenig glücklich vorging, ergibt sich nun nach dem Code (Art. 26) die Frage nach dem Typus, auf dem WIMMERS Beschreibung der Art beruht. In ihrem klassischen Gebiet, den Ostsudeten, kommen nach SMEJKAL 1958, 1963, 1963 a und 1964: 199 ff. beide Formen vor. Daß die aestivale eher überwiegt, ergibt sich sowohl aus der

Fundortliste als aus der Verbreitungskarte in SMEJKAL 1964. WIMMERS Beschreibung (1857: 407) ist nicht ganz eindeutig, entspricht aber eher einer Aestivalform; dieser Eindruck wird verstärkt durch seine Bemerkung, er habe die gleiche Art aus Genf als *E. montana* erhalten. Ein Typusbeleg von WIMMER ist in Breslau (Wroclaw), dem Orte seines langjährigen Wirkens, nach Auskunft des Botanischen Institutes der dortigen Universität nicht (mehr ?) vorhanden. Wohl aber erliegt in Florenz (FI) ein von WETTSTEIN revidierter Bogen, dessen Pflanzen er (1896 a: 204) als "specimina originalia" ansah. Nach dem Wortlaut der Etikette: "Euphrasia picta Wimmer in litt. In Silesia e manu Wimmer. D. Lagger" muß man den Beleg (Abb. 2) wohl als Typus der Art ansehen. Er besteht aus 4 schlanken, eher hohen, (fast) unverzweigten, schon stark fruchtenden Pflanzen mit ausgesprochen langen Internodien, soweit festzustellen, am 3. oder 4. Knoten blühend, also von eindeutig aestivalem Aussehen. Auch die Originalbelege von *E. algoviana* K. MÜLL. & GERSTL., jetzt in STU, (Abb. 1) unterscheiden sich davon und von der Mehrzahl der zahlreichen in den Herbarien erliegenden *E. picta*-Belege aus den Sudeten nicht wesentlich. Wenn man also *E. picta* in Saisonrassen gliedern will, so müßte die Aestivalsippe, auf welcher Rangstufe immer, das Epitheton *picta* tragen und die Autumnalsippe anders benannt werden.

2.2. Einzelne drüsenlose Pflanzen in Populationen von *Euphrasia rostkoviana*

Wiederholt konnte ich beobachten, daß sich in Populationen von *E. rostkoviana* bei gründlicher Nachsuche und genauem Prüfen der Einzelpflanzen aus nächster Nähe einzelne von den übrigen sonst nicht abweichende drüsenlose Pflanzen finden lassen; im Laufe der Jahre konnte ich das immer wieder sehen. Die durchschnittliche Größenordnung des Auftretens solcher Abweicher, die ich von Anfang an als Verlustmutanten ansah, schätze ich ganz grob auf etwa 1 : 1000. Die Zahl drüsenloser Einzelpflanzen ist mitunter größer, wenn sich in der Nähe nur aus solchen bestehende oder aus drüsigen und drüsenlosen Pflanzen gemischte Populationen befinden. Umgekehrt findet man in Populationen drüsenloser Grandiflorae oft einzelne oder wenige drüsige Pflanzen. Hier scheint in der Regel ein Zusammenhang mit ausgedehnteren Vorkommen solcher in der Nähe zu bestehen.

Solche Aberranten in Populationen von *E. rostkoviana* agg. konnte ich fast überall finden, wo ich eingehend genug darnach suchen konnte: Vor allem an vielen Punkten in der näheren und weiteren Umgebung von Graz, ferner da und dort in der Südweststeiermark und im Grazer Bergland — aus diesen Räumen auch mehrere Beobachtungen von MAURER (Ma, GZU), der auch 1964: 64 darüber berichtet; sodann im

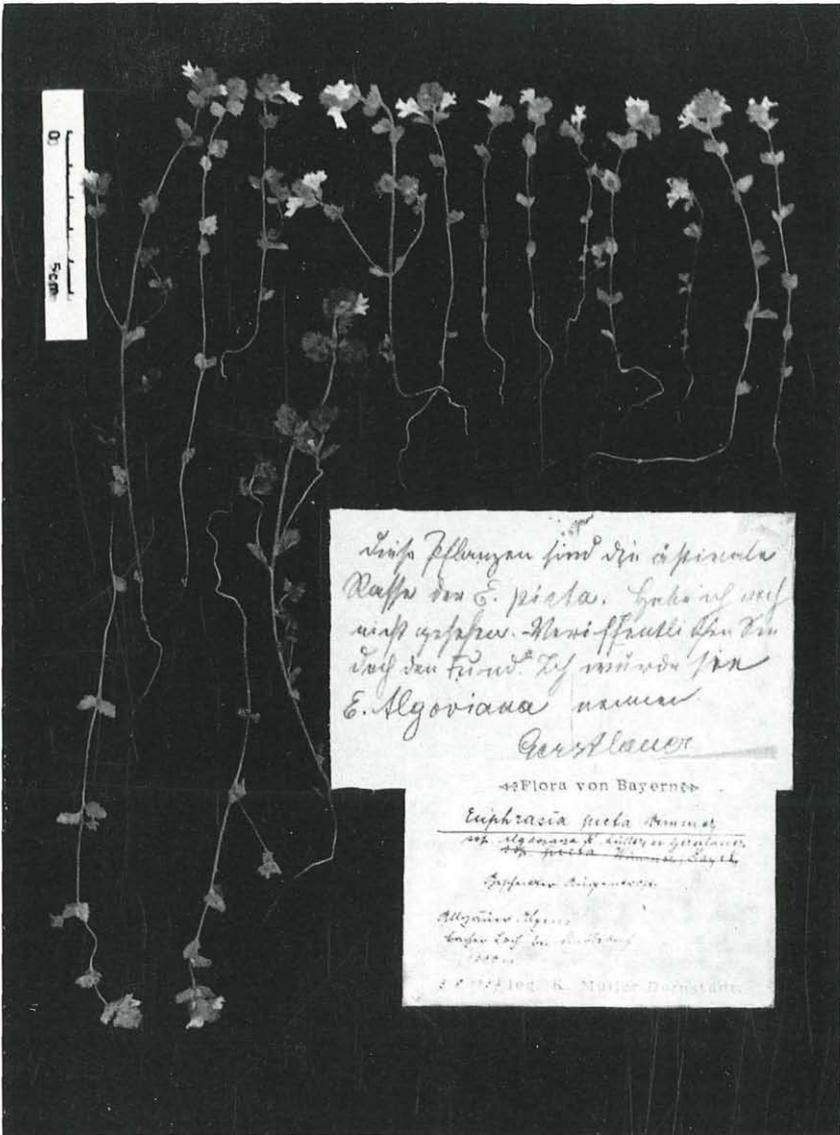


Abb. 1. *Euphrasia picta* subsp. *algoviana* = *E. algoviana* (Herbar STU).
Näheres im Text.

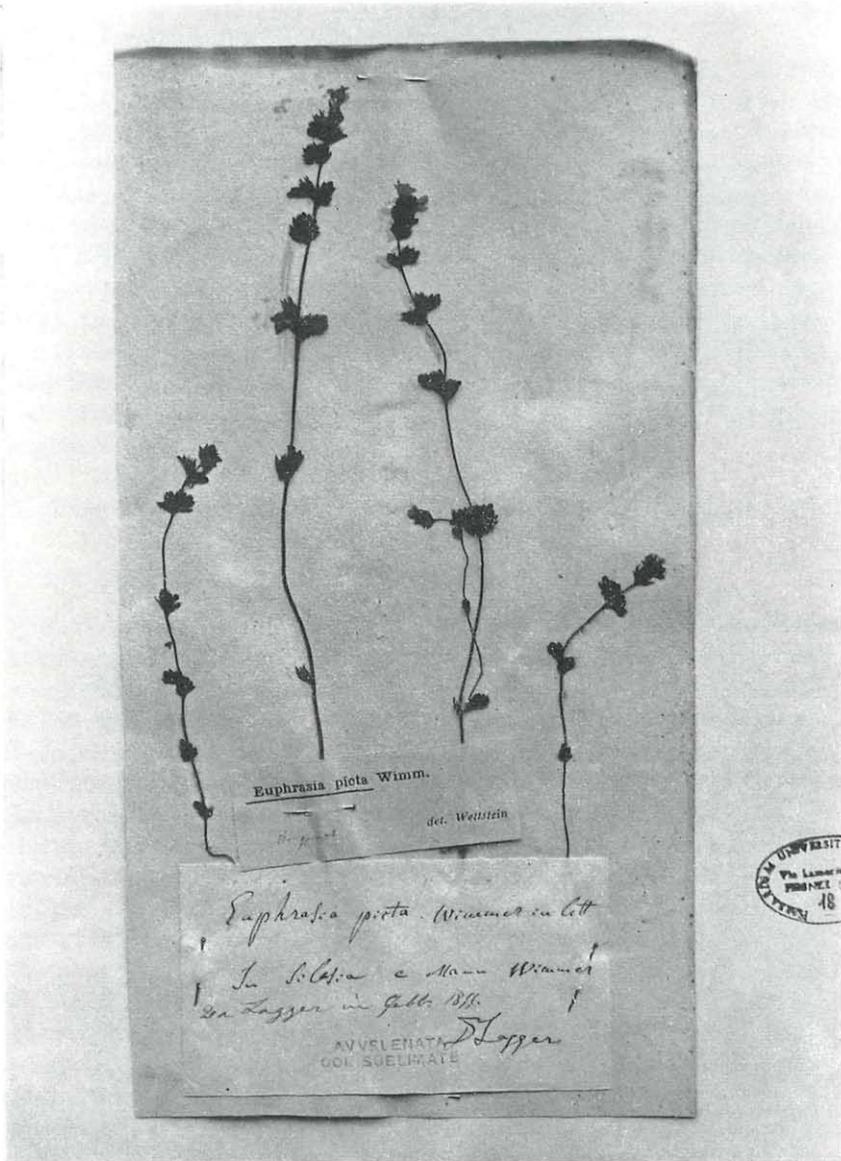


Abb. 2. *Euphrasia picta* (Herbar FI). Näheres im Text.

niederösterreichischen Wechselgebiet, am Prebichl in den Eisenerzer Alpen, im Korallpengebiet (Belege von MECENOVIC in GJO), bei Hohen-tauern und Trieben in den Rottenmanner Tauern, bei St. Lambrecht und Neumarkt in den Gurktaler Alpen, an der Loiblstraße und im Bodental in den Karawanken, bei Sillian in Osttirol.

Wenn man auf Herbarbogen von *E. rostkoviana* agg. einzelne drüsenlose Pflanzen findet (und umgekehrt), kann es sich auch um Fälle der gleich zu besprechenden gemischten Populationen handeln, in denen bei der Sammlung der gewünschten „Art“ das eine oder andere abweichende Stück aus Versehen mitgenommen wurde. Mit diesem Vorbehalt kann ich das Ergebnis der Herbardurchsicht dahin zusammenfassen, daß solche Abweicher eine in den Ostalpen und ihren Vorlanden weit verbreitete Erscheinung sind. Von Gebieten außerhalb der Alpen sah ich im Herbar GZU Belege von *E. rostkoviana* mit je einer drüsenlosen Pflanze von Krappitz in Schlesien und Kuznice bei Zakopane in der Hohen Tatra, in den Herbarien Wr und Wra solche vom Trnovski Gozd (Tarnowaner Wald) und vom Nanos im karniolisch-illyrischen Übergangsgebiet.

2.3. Populationen mit sonst gleichen drüsigen und drüsenlosen Pflanzen

2.3.1. Eigene Beobachtungen

Bald nach den ersten Funden solcher drüsenloser Aberranten konnte ich im August 1958 im Aufstieg auf den Hauptgipfel der Grebenzen, eines Kalkberges am Nordostende der Gurktaler Alpen, bei ungefähr 1800 m in einer ausgedehnten Population großblütiger Augentrostee nahezu ebenso viele drüsenlose als drüsige Pflanzen antreffen, die einander sonst vollkommen glichen. Es waren mäßig hohe, verzweigte Pflanzen, etwa in der Mitte zwischen normaler *E. picta* und *versicolor* stehend. Auffallend war, daß bei einem Teil der Pflanzen die Zahl der Drüsenhaare verhältnismäßig gering war, die Drüsen z. T. auch recht kurz gestielt, eine Erscheinung, die ich seither an *E. rostkoviana* besonders in höheren Lagen und an nassen Standorten wiederholt sah. Drüsenlose Pflanzen dieses Fundortes fand ich nachträglich im Herbar GZU als *E. picta* bezeichnet, schwach drüsige entsprechend der herrschenden Auffassung — s. S. 82 — als *E. × calvescens* BECK (*E. picta* × *rostkoviana*). Daß ich im Abstieg nach Süden auf einer rasigen Waldlichtung eine kleinere ähnlich zusammengesetzte Population fand, ließ sogleich annehmen, daß es sich da nicht um vereinzelte Fälle handle.

Nachdem meine Aufmerksamkeit dadurch geweckt war, habe ich in der Folge teils mit planmäßiger Suche, teils mehr oder minder zufällig, immer wieder Populationen von *E. rostkoviana* agg. gefunden, die aus „zum Verwechseln ähnlichen“ drüsigen und drüsenlosen Pflan-

zen bestanden. Der verhältnismäßige Anteil beider Formen war verschieden, in vielen Fällen nahezu gleich. Besonders eindrucksvoll war immer wieder der sonstige große Abänderungsspielraum, den solche Populationen sowohl in sich als gegen einander zeigten. Niedrige und hohe, stark verzweigte und unverzweigte Pflanzen, gut oder annähernd ausgeprägte Ästival- und Autumnalpflanzen, zwergige und luxurierende Exemplare fanden sich stets bald drüsig, bald drüsenlos; ebenso waren dieselben Unterschiede in Blattform und -größe, Blattfärbung, sonstiger Behaarung, gelegentlicher Pigmentierung der Ränder und mitunter auch Nerven von Deckblättern und Kelchen, in Größe und Farbe der Blüten bei drüsigen und drüsenlosen Pflanzen festzustellen. Bei hinreichend großen Aufsammlungen ließ sich stets zu jeder drüsigen Pflanze eine ganz ähnliche drüsenlose finden und umgekehrt.

Als erster soll nun ein besonders bemerkenswerter Fall einer solchen Population geschildert werden. In KERNERS Flora exsicc. austrohungar. wurde 1893 unter Nr. 2124 *E. montana* ausgegeben, von RECHINGER und WETTSTEIN am "mons Gahns" bei Payerbach im Gebiet des Wiener Schneeberges gesammelt, "jam mense Junio florens"; der Fundort ist, wie andere Belege ergaben, die „Bodenwiese“, eine große, in einer Bodenmulde zwischen Wäldern sich über 2 km nordsüdlich erstreckende Weide- und Wiesenfläche in ca. 1100 m Höhe. Alle 10 von mir eingesehenen Bogen dieser Exsiccatennummer enthalten drüsige und drüsenlose, sonst nicht zu unterscheidende Pflanzen von guter Ästivalform, im ganzen ungefähr gleich an Zahl. Offenbar wurde beim raschen Sammeln der vielen für das Exsiccatenwerk nötigen Pflanzen der Anteil drüsenloser Pflanzen übersehen; aber WETTSTEIN (1894: 378, 1896 a: 195, 205) hat den Irrtum bald bemerkt und ihn ("errore meo") durch Zuteilen der drüsenlosen Pflanzen zu *E. picta* berichtigt. Von der gleichen Fundstelle erliegen in den Herbarien W und WU weitere Belege als *E. montana* und *picta* getrennt aufgelegt, auch solche von WETTSTEIN, der auf einem Bogen von dieser bemerkt: „Die Pflanzen gleichen, von den fehlenden Drüsen abgesehen, völlig denen von *E. montana*“.

Ich konnte die Bodenwiese am 12. 6. 1964 kurz besuchen. Die Euphrasien — in einzelnen Populationen mit größeren Unterbrechungen über die Fläche zerstreut — waren offensichtlich erst seit kurzem in Blüte, z. T. noch nicht aufgeblüht, durchaus ähnlich den vor mehr als 70 Jahren gesammelten Pflanzen WETTSTEINS. Nachdem ich mich durch mehrere Stichproben überzeugt hatte, daß auch jetzt beide Behaarungsformen in den Populationen vertreten waren, sammelte ich in 4 verschiedenen Populationen wahllos über die Fläche hin insgesamt 240 Pflanzen; die Nachprüfung ergab 130 drüsige und 110 drüsenlose. Mit typischer *E. picta* aus den Sudeten stimmen die drüsenlosen Pflanzen nicht ganz überein.

Von J. SCHEFCZIK über mein Ersuchen mehrfach während des

Jahresablaufes auf der Bodenwiese gesammelte Belege von *E. rostkoviana* agg. veranlaßten mich, das Vorkommen am 12. 8. 1965 nochmals kurz zu besuchen. Augentrostee waren in großen Teilen des weiten Bereiches reichlich vorhanden. Rasch vorgenommene Aufsammlungen in 8 derartigen gemischten Populationen ergaben insgesamt 221 drüsige und 229 drüsenlose Pflanzen. An den Rändern der Wiese gab es jedoch an mehreren Stellen keine oder nur vereinzelte drüsenlose Pflanzen unter den zahlreichen drüsigen. Überdies sei, ohne näher darauf einzugehen, bemerkt, daß die jetzt blühenden Pflanzen wider Erwarten vielfach unverzweigt waren und auch sonst kaum automnale Tracht aufwiesen. Dies zeigt, wie wichtig es zur Beurteilung des noch immer problematischen sogenannten Saisondiphylismus wäre, das Gedeihen der Augentrostee an einzelnen Standorten die ganze Vegetationszeit hindurch zu beobachten. Die Bodenwiese wäre dafür besonders geeignet, weil sie derzeit größtenteils in längeren Wechselzeiten beweidet wird, so daß ein gewaltsamer Eingriff durch die Mahd wegfällt.

Auf einer anderen, dem Schneeberg nahen großen Bergwiese, der „Mamauwiese“ ober Puchberg, ca. 1000 m, beobachtete ich am 17. 7. 1965 reiche Populationen aus sonst gleichen drüsigen und drüsenlosen Augentrostee (*E. montana* und *picta*). Vier Aufsammlungen an verschiedenen Stellen ergaben 99 drüsige und 66 drüsenlose Pflanzen; auch hier waren an drei anderen Stellen die drüsigen Pflanzen fast alleinherrschend. Die Wuchsform der schon zahlreiche Blüten, z. T. auch halb reife Kapseln tragenden Pflanzen glich besser der normalen *E. picta* als auf der Bodenwiese. Von hier hatte ich in den Herbarien M und W getrennte Belege von *E. montana* und *picta* gesehen; die letzteren wurden von RONNIGER in JANCHEN & NEUMAYER 1942: 280 als *E. picta* subsp. *algoviana* angeführt.

Etwas weiter südlich, am Ostende der Zentralalpen, gibt es auf den Hochflächen des Kampstein (Wechselgebiet), ca. 1400 m, auf Wiesen und Weiden ausgedehnte Massen von großblütigen Augentrostee, in denen die drüsenlosen Pflanzen (*E. picta* < *versicolor*) an Zahl etwas über die drüsigen überwiegen.

Ein großes Vorkommen von *E. rostkoviana* agg. fand A. HACHTMANN bald nach Beginn meiner planmäßigen Nachforschungen im Hochlantschgebiet (Grazer Bergland) rund um das ehemalige „Steindlwirtshaus“ am Fuße der Roten Wand, ca. 850 m (GZU, Br, Sch). Drüsige und drüsenlose Pflanzen halten sich — mit lokalen Schwankungen — ungefähr die Waage; beide sind je nach Standort — Waldblößen mit hoher Vegetation, Wiesen, Weiden, Wegränder — \pm verzweigt; die Skala der Wuchsformen reicht von luxurierenden bis zu verhältnismäßig niedrigen Pflanzen. Daher lassen sich die drüsenlosen Pflanzen nach den herkömmlichen Schlüsseln nicht einwandfrei als *E. kernerii* oder *versicolor* bestimmen. Im Herbar GZU erliegt eine von hier stammende

Aufsammlung SALZMANNs, die nur drüsenlose, eher niedrige Pflanzen enthält, die als „*E. kernerii* ?“ benannt sind; er dürfte entweder die „gewöhnliche“ *E. rostkoviana* bewußt ausgeschlossen oder in einem engen Bereich gesammelt haben, in dem nur oder überwiegend drüsenlose Pflanzen wuchsen. In der Umgebung scheint nach eigenen Beobachtungen und solchen von BRUNNER und HACHTMANN, die bis zum Gipfel der Roten Wand (1500 m) reichen, nur drüsige *E. rostkoviana* mit ganz vereinzelt drüsenlosen Pflanzen zu wachsen. Wohl aber fand ich auf den beiderseitigen Hängen des benachbarten Tyrnauer Grabens bei kurzen Fahrtunterbrechungen kleinere solche gemischte Populationen; wahrscheinlich könnte man bei eingehendem Absuchen des Gebietes mehr davon finden.

Solch eingehende Nachsuche war mir in den Sommern 1962 und 1963 in der Umgebung von Hohentauern (Rottenmanner Tauern) möglich und ich hatte dabei reichen Erfolg. Außer zahlreichen Populationen von *E. rostkoviana*, die hie und da auch vereinzelt drüsenlose Abweicher enthalten, gibt es hier an vielen Stellen oft einen $\pm 50\%$ erreichenden Anteil an formgleichen drüsenlosen Pflanzen, im einzelnen von überraschender morphologischer Vielfalt. U. a. fand ich hier in ansteigender Höhe Bestände, deren drüsenlose Glieder annähernd als *E. versicolor* gelten konnten; niedrige, stark verzweigte Pflanzen, anscheinend schon erblich geformte Ökotypen, stark beweideter Flächen (überwiegend drüsig); in nicht allzu dichter, sehr hoher Begleitvegetation luxurierende Pflanzen, wie sie, wenn drüsig, als *E. rostkoviana* var. (f.) *pinguis* bezeichnet zu werden pflegen. Sehr mannigfaltig auch die Wuchsformen an Quellstellen, in Sumpfwiesen und moorigen Bereichen, wo die drüsenlosen Pflanzen wohl am ehesten als *E. kernerii* zu bezeichnen wären. Diese und eine Reihe weiterer im folgenden angeführter Funde müßten bei Festhalten an der bisherigen Ansicht als weitere Vorkommen dieser laut HAYEK 1912: 187 für die Flora der Steiermark als sehr selten geltenden Art verzeichnet werden. Außer mittelhohen, stark verzweigten Pflanzen gab es hohe, wenig oder nicht verzweigte, drüsig und drüsenlos ungefähr gleich an Zahl. Zum Teil waren es wohl reine Standortsformen, durch den Aufwuchs in dichtem Rasen geprägt. In einem Mooregebiet trugen die Pflanzen jedoch alle Merkmale, die als charakteristisch für echte, erbliche Aestivalsippen angeführt werden; insbesondere trugen sie auch die ersten Blüten am 4. oder 5. Knoten über den Keimblättern. Sie glichen einigermaßen der *E. montana* und *praecox* von VOLLMANN 1905 (s. S. 66).

Ganz allgemein waren solche Mischpopulationen vor allem in höheren Lagen und an feuchten Standorten vorhanden; das stand in Einklang mit den meisten Verbreitungsangaben für *E. picta* und *versicolor* einerseits, *E. kernerii* andererseits in Schrifttum und Herbarien. Die

Frage drängte sich auf, ob vielleicht eine der Zunahme der Höhe oder Feuchtigkeit proportionale Zunahme des Anteils drüsenloser Pflanzen festgestellt werden könnte.

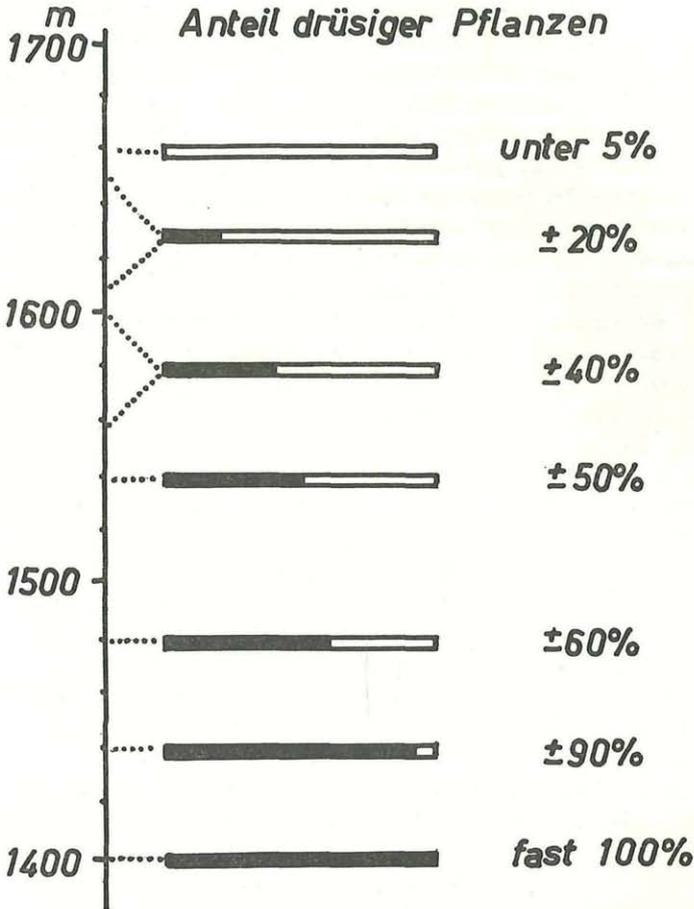


Abb. 3. *Euphrasia rostkoviana* agg. Anteil drüsiger ■ und drüsenloser □ Pflanzen in Populationen verschiedener Höhenlage im südlichen Dachsteingebiet (Untere Schlitzentalnalm, ca. 1400 m, bis Strubeben, ca. 1660 m). Näheres im Text.

Für den Höhenanstieg ist mir das mehrmals gelungen. Ein solcher allmählicher Übergang war vor allem in höher montanen Lagen zu erwarten, die in der Regel bewaldet sind. Aussicht auf Erfolg solcher Beobachtungen versprochen daher nur Gebiete, wo es entweder eine größere Zahl von Waldblößen gab oder der Wald durch Wiesen und Weiden

verdrängt war, wodurch eine von unten nach oben fortlaufende Reihe von geeigneten Standorten für die Augentrostee geschaffen war. Einen solchen allmählichen Übergang fand ich zunächst 1959 in dem ausgedehnten, auf Werfener Schieferen liegenden Almgebiet um die Walcheralm am Fuße der Dachsteinwände ober der steirischen Ramsau, wo ich die zahlreichen Euphrasien von der Vorderen Schlitzental, ca. 1400 m, bis auf die Verflachung der Strubeben, ca. 1660 m, gründlich beobachten konnte. Schon unten findet man, aus ausgedehnten Waldbeständen austretend, einzelne drüsenlose Pflanzen (Zwischenformen zwischen *E. picta* und *versicolor*) unter den hier noch weit überwiegenderen drüsigen. Im Laufe des Anstieges war — durch eine Reihe von Proben belegt und in Abb. 3 schematisch dargestellt — eine ständige Zunahme des perzentuellen Anteiles drüsenloser Pflanzen zu beobachten. Eine "mass collection" in mittlerer Höhe ergab 36 drüsige und 39 drüsenlose Pflanzen. Auf der Höhe der Strubeben und nach einer kurzen Unterbrechung durch Wald weiter hinauf waren nur mehr ganz vereinzelt, leicht zu übersehende drüsige Pflanzen zu finden. Unweit von hier ließ sich ein ähnlicher allmählicher Übergang von nur drüsigen Pflanzen am oberen Rand der Hochfläche der Ramsau bei 1300 m bis zu nur drüsenlosen auf der Höhe des Brandriedels, 1700 m, längs des Ostanstieges auf diesen Gipfel verfolgen, allerdings wegen zahlreicher Unterbrechungen durch Wald nur in Bruchstücken. — Auch jenseits des Ennstales im Schladminger Obertal zeigte sich im Anstieg vom Eschachboden, 1200 m, in das Duisitzkar, 1700 m, ein durch zahlreiche Proben belegter allmählicher Übergang von fast nur drüsigen Populationen bis zu fast nur drüsenlosen (*E. versicolor*).

Gründlich untersuchen konnte ich ferner ein ähnliches Höhenprofil im Gebiete der weststeirischen Stubalpe auf Weideflächen (Silikatgesteine) vom Ofnerkogel, 1652 m, über den von dort nach Südosten abfallenden Rücken bis zum Beginn des Waldes bei Punkt 1339 (Provisorische österr. Karte 1 : 50000, Blatt Köflach). Unten gibt es nur drüsige Augentrostee, auf der Höhe des Ofnerkogels hat man Mühe, vereinzelt drüsige Pflanzen zwischen den zahlreichen drüsenlosen (*E. versicolor*) zu finden. Der Übergang ist auch hier ein allmählicher; bei ungefähr 1480 m, von wo die Samen für einen meiner Versuche stammten (S. 77), sind beide Formen in annähernd gleicher Zahl vertreten. — Ein Rudiment eines solchen allmählichen Überganges sah ich im südlich anschließenden Korallengebiet auf dem durchwegs in Wald verlaufenden Wege von Glashütten, ca. 1200 m, auf den Sattel der Weineben, 1660 m. Während es bei Glashütten nur *E. rostkoviana*, auf der Weineben nur *E. versicolor* gibt, trägt eine Waldblöße in ungefähr halber Höhe eine aus beiden Formen in ungefähr gleicher Zahl bestehende Population. — Siehe auch Donnersbach-Planneralpe, S. 67.

Diese mehrmals beobachtete Abnahme der Drüsigkeit mit zunehmender Meereshöhe ist aber keineswegs allgemein verwirklicht. *E. rostkoviana* geht nach eigenen älteren Beobachtungen und nach Angaben im Schrifttum (ob ohne beigemischte drüsenlose Pflanzen ?) bis in große Höhen (WETTSTEIN 1896 a: 287 ca. 2200 m, BRAUN-BLANQUET & RÜBEL 1936: 1244 ca. 2600 m). Auch konnte ich wiederholt einen raschen, sehr starken Wechsel in der Zusammensetzung der Populationen innerhalb von etwa 50 Höhenmetern beobachten, so etwas weiter östlich in der Dachsteingruppe im Gebiete Thorbachklamm — unteres Silberkar und am Talschluß des Bodentals in den Karawanken, wo in kurzem Aufstieg von der „Märchenwiese“ knapp nach einander mehrfache Populationen mit sehr geringem bis zu sehr großem Anteil an drüsenlosen Pflanzen zu finden waren.

Ein so gleichmäßiges Gefälle, wie es den Standortfaktor Höhenlage auszeichnet, wird man bei der Bodenfeuchtigkeit in der Natur kaum finden, zumal die meisten größeren nassen Bereiche durch menschliche Eingriffe schon stark verändert sind. Immerhin konnte ich in augentrostreichen nassen Wiesenkomplexen — meist wohl Gesellschaften des Molinion-Verbandes — wiederholt sehen, daß der Anteil an drüsenlosen Pflanzen („*E. kernerii*“) in den Populationen in bezeichnender Weise mit zunehmender Nässe bis zur Alleinherrschaft stieg, während in trockenen Randbereichen (fast) nur drüsige Pflanzen zu finden waren. Zuerst sah ich das so deutlich anfangs Juli 1960 in ausgedehnten nassen Wiesen halbwegs zwischen Bahnhof und Ort Schwanberg in der Südweststeiermark. Der Fund von ein paar übersehenen drüsigen Pflanzen in einer großen Aufsammlung von *E. kernerii* (Wi, Beleg zu FRITSCH 1930: 76) hatte mich dorthin geführt. Die Abhängigkeit des Anteils drüsenloser Euphrasien in den reichen Populationen von der stark wechselnden Nässe des Bodens war augenscheinlich. Die starke morphologische Verschiedenheit, die drüsige und drüsenlose Pflanzen in gleicher Weise zeigten, war offensichtlich durch die Standortverhältnisse unmittelbar hervorgerufen. In noch nicht gemähten, ziemlich dichten Rasen waren die Pflanzen hochwüchsig und nicht oder nur oben verzweigt; waren sie erst nach der schon früh erfolgten Mahd hochgekommen, so waren sie relativ niedrig und reichlich verzweigt.

Ein großer Teil der aus Österreich bekannten Vorkommen von *E. kernerii* liegt nach Literatur und Belegen in der „feuchten Zone“ des Wiener Beckens ungefähr zwischen Wiener-Neustadt und der Donau östlich von Wien; sie verdankt ihren Charakter einem emporgedrückten Grundwasserstrom. Ich konnte im August 1964 auf einer Rundfahrt eine größere Zahl von *Euphrasia*-Vorkommen in dieser Zone bei Sollenau, Soos bei Baden, Moosbrunn, Grammatneusiedl und ein kleines bei Untermittlerndorf sehen. Wenn auch der natürliche Charakter

des Gebietes weithin durch Entwässern und andere menschliche Eingriffe schon stark verändert ist, so gibt es doch noch, vor allem in Molinieten, genügend unseren Augentrostern zusagende Standorte. Auch hier wachsen an vielen Stellen sonst ganz gleiche drüsige Pflanzen unter den zahlreichen drüsenlosen, oft nur wenige, an trockeneren Stellen wesentlich mehr, in einem sehr nassen Bereiche bei Moosbrunn nur drüsenlose. Auf der radikal entwässerten „Hölleser Wiese“ westlich von Sollenau, von der HALACSY 1896: 374 ein Vorkommen von *E. kernerii* angibt¹⁾, gibt es nach zahlreichen Stichproben heute nur drüsige Pflanzen, allerdings der *E. kernerii* der Umgebung völlig gleichend. Auch in diesem ganzen Bereich sind die Formen, bedingt durch den Zustand des Rasens, mannigfaltig (gemäht oder nicht, niedrig oder hoch, locker oder dicht). Die Bindung der drüsenlosen Form an die nasseren Standorte kommt auch in der soziologischen Aufnahme der Molinieten dieser Zone durch WAGNER 1950: Tab. 1 deutlich zum Ausdruck. In der nässesten Subassoziation von *Schoenus nigricans* erscheint *E. kernerii* als Differentialart in 14 von 17 Aufnahmen, *E. rostkoviana* mit nur wenigen Stücken in einer einzigen; die trockenere Subassoziation von *Arrhenatherum elatius* enthält dagegen *E. rostkoviana* in 9 von 16 Aufnahmen, *E. kernerii* nur in wenigen Stücken in einer.

Ähnlich sind die Verhältnisse auf den „Neusiedler Wiesen“ am Ostufer des Neusiedler Sees südlich von Weiden, wo *E. kernerii* reichlich vorkommt. In dem sehr nassen, großen Wiesenkomplex findet man nur ganz vereinzelt drüsige Pflanzen zwischen den drüsenlosen, in einem trockeneren Randbereich wesentlich mehr.

E. kernerii blüht hier (und auch sonst ebenso wie *E. rostkoviana* da und dort) wesentlich früher als in der Regel angenommen wird (WETTSTEIN 1896 a: 202, Juli bis September); denn RONNIGER und NEUMAYER sammelten sie am 29. 5. 1930 (W), MELZER am 11. 6. 1957 (Me). Die frühe Blütezeit veranlaßte RONNIGER zu der Annahme, daß es sich um eine Aestivalsippe handle, obwohl nur ein Teil der Pflanzen einer solchen einigermaßen ähnelte (NEUMAYER 1930: 383: „*E. picta* subsp. *praecox* (VOLLM.) HAYEK“; Revisionszettel von RONNIGER 1936: „*E. picta* var. *praecox* (VOLLM.)“; JANCHEN & NEUMAYER 1942: 280, JANCHEN 1959: 501: *E. kernerii* subsp. *praecox* (VOLLM.) RONN.). Bei meiner Begehung des Gebietes am 22. 6. 1960 gab es unter den zahlreichen Augentrostern alle Entwicklungsstadien von noch niát erblühten bis zu fast reife Kapseln tragenden Pflanzen. Es war deutlich zu sehen, daß die Augentrostere, soweit das Wachstum nicht durch Mahd gewaltsam unterbrochen wird, sich hier ohne zeitlichen oder morphologischen Einschnitt, wenn auch über einen langen Zeitraum hinweg entwickeln. Pflanzen in geschlossenem Rasen wachsen schlank und langgliedrig und ähneln so

1) Die Identität des Fundortes wurde mir durch Herrn R. FISCHER, Sollenau bestätigt, dem ich für freundliche Führung in der Nähe seines Wohnortes dankbar bin.

echten Aestivalsippen; später verzweigen auch sie sich, soweit sie dafür irgend Raum finden. Ähnliches habe ich in Populationen früh blühender *E. rostkoviana* wiederholt gesehen. Es handelt sich also nicht um eine erblich fixierte Form. — RONNIGER und NEUMAYER fanden auch einige mäßig drüsige Pflanzen (W), die von jenem als Hybride zwischen *E. kernerii* var. *praecox* und *E. rostkoviana* gedeutet wurden.

Aber auch hier betone ich, daß Nässe des Standortes durchaus nicht immer in Drüsenlosigkeit der Euphrasien zum Ausdruck kommt. Man findet häufig auch an sehr nassen Standorten überwiegend oder nur drüsige *E. rostkoviana*.

Weitere, kurz zu erwähnende, eigene Beobachtungen solcher Mischpopulationen nehme ich der Übersichtlichkeit halber in das geographisch geordnete Verzeichnis des nächsten Abschnittes auf.

2.3.2. Ergebnisse der Herbardurchsicht

Wider Erwarten konnte ich auch aus Herbarbelegen zahlreiche sichere Anhaltspunkte für in der Drüsigkeit nicht einheitliche Populationen finden.

Man muß allerdings gerade bei *Euphrasia* an die Belege mit Vorsicht herantreten; auch reiche Proben geben oft kein genügendes Bild von der ausschlaggebenden Variationsbreite, weil sie nicht unbefangen gemacht wurden. Ein Bonmot von CHABERT 1902: 124 dürfte nur leicht übertreiben: "Les collections faites par les botanistes, qui n'ont pas encore étudié le genre, sont fort instructives a cet égard, car ils recueillent tous ce qu'ils trouvent sans idées préconçues; tandis ceux, qu'ils s'en sont occupés choisissent avec soin et ne raportent le plus souvent ... que les échantillons conformes a l'idée qu'ils se sont faites du type ...". So haben gewiß gerade Kenner der Gattung aus solchen gemischten Beständen wiederholt nur die drüsenlosen Pflanzen gesammelt und die allzu gewöhnliche *E. rostkoviana* ausgeschlossen; immerhin wurden dabei gelegentlich aus Versehen auch drüsige Pflanzen mitgesammelt oder umgekehrt, wie schon durch RECHINGER und WETTSTEIN (s. S. 58). In anderen Fällen wurden beide „Arten“ getrennt gesammelt, wiederholt mit gegenseitigen Hinweisen, oft aber auch ohne solche, so daß nur aus der Gleichheit von genau angegebenem Fundpunkt und Sammeldatum auf die Zusammengehörigkeit der sonst übereinstimmenden drüsigen und drüsenlosen Pflanzen geschlossen werden kann. Bei gegenseitigen Hinweisen wird von den Sammlern gelegentlich auch die überraschende Ähnlichkeit der beiden Arten hervorgehoben; in einzelnen Fällen knüpfen sie daran auch Zweifel an dem taxonomischen Wert der Drüsigkeit. Im folgenden werden die von mir in Herbarien gesehenen Belege aufgezählt, die sich auf bezüglich der Drüsigkeit uneinheitliche Populationen beziehen. Eigene Funde sind einge-

schlossen mit Ausnahme der im vorigen Abschnitt eingehend geschilderten. Die Fundstellen wurden von Ost nach West in drei geographischen Hauptzonen der Ostalpen zusammengefaßt und zwar:

Nördliche Kalkalpen (und Schieferalpen)

Zentralalpen

Südliche Kalkalpen

Im Osten und Norden ist auch das Alpenvorland einbezogen.

Nördliche Kalkalpen (und Schieferalpen)

Schneeberg-Gruppe: Wiener Schneeberg, BEHUSCH (WRSL); Raxalpe, M. F. MÜLLNER (W); Rax, mehrere Fundstellen auf dem Plateau, WIDDER et al. (Wi), überwiegend kleine Pflanzen, Zahl der Drüsen meist gering, der Bemerkung von BECK-MANAGETTA 1893: 1059 über *E. rostkoviana* var. *minuta* entsprechend; mehrfach am Südwestgehänge der Raxalpe in montaner Lage, SCHIEFERMAIR (Schi); auf der Hohen Veitsch, MAURER (GZU). — **Hochschwabgruppe:** Schönleiten, WIDDER (Wi); Fölzklamm, MELZER (Me). — **Niederösterreichische Voralpen:** Lunz, NEVOLE (GZU); Hechtenseemoor bei Mariazell, SCHIEFERMAIR und SCHWEIGER (Schi). — **Eisenerzer Alpen:** Vordernberger Reichenstein, HEIDER (GZU); Berger Mauer ober Vordernberg, zwischen 1650 und 2000 m mehrfache gemischte Populationen, aber auch solche mit nur drüsiger *E. rostkoviana*, ohne Höhenzonierung, BRUNNER (GZU). — **Dachsteingruppe:** Am Aufstieg durch den Gradenbachgraben zum Ahornsee, 1300 m; vom selben Datum eine nur drüsenlose „*E. picta*“ enthaltende Aufsammlung von der oberhalb bei ca. 1860 m gelegenen Grafenberger Alm, PALLA (GZU).

(Salzburger) und Bayerische Alpen: Alpental am Göll, MERXMÜLLER (Mer); Paß Hallthurm bei Reichenhall, C. J. MAYER (M); Winkelmoor bei Reit im Winkel, Chiemgau, VOLLMANN (M), zarte, höchstens mittelhohe Pflanzen von guter Aestivalform, „*E. montana*“ und „*E. picta* subsp. *praecox* var. *turfosa*“, im Hochmoorteil des Moores gewachsen und vielleicht deshalb morphologisch abweichend von den in der Regel als *E. picta* (*kernerii*) var. *turfosa* bezeichneten Pflanzen aus Flachmoorwiesen. Die Pflanzen waren einander so ähnlich, daß der Finder erst daheim bemerkte, daß er „*E. montana*“ mitgesammelt hatte (VOLLMANN 1905: 459). — Im Gebiet der nahe gelegenen Winkelmoosalm sammelte W. FREIBERG an verschiedenen Stellen zusammen wachsende, sonst ganz gleiche drüsige und drüsenlose Pflanzen, je nach Standort formverschieden bis zu schlanken, hochwüchsigen Moorpflanzen; in einer sehr großen Moorpopulation fand er reichlich „*E. picta*“, auf den trockenen Randgebieten etwas weniger hervortretend, *E. Rostkoviana*-Moorformen und sehr viele hybridogene Zwischen-

formen“ mit sehr schwankendem Grad der Drüsigkeit; er weist auf den offenbar geringen taxonomischen Wert dieses Merkmals hin (M, GUZ). — Gindelalmschneid bei Tegernsee, PAUL, VOLLMANN (M); Rotwandweg über Geitau, FREIBERG (M); Spitzingalm, Schlierseegebiet, R. HARZ (M); in der Nähe des Spitzingsattels, FREIBERG (M); an verschiedenen Stellen um die Schwarze Tenn bei Tegernsee, je nach Standort von verschiedener Gestalt, VOLLMANN, FREIBERG (M); Hirschsattel und Gipfel des Ochsenkampen bei Lenggries, FREIBERG (M); oberes Lainbachtal ob Bichl, FREIBERG (M, GZU); Buckelwiesen am Brendten bei Mittenwald, FREIBERG (M).

Bayerisches Alpenvorland (Obere und Untere Hochebene). Vielfach hochwüchsige, schlanke Moorpflanzen: Wolfsschlucht bei Bernau am Chiemsee, PAUL (M); Georgenrieder Filz, FREIBERG (M); Deiniger Moor, ARNOLD (M); Kiefernwälder südlich Wolfratshausen, FREIBERG (M); Pupplinger Au bei Wolfratshausen, SCHUSTER und VOLLMANN (M); Dachauer Moor bei Schleißheim, PAUL (M); mehrfach am Starnberger See bei Bernried, Allmannshausen, Oberpöcking, Possenhofen, Binsfeld, ARNOLD, FREIBERG, GERSTLAUER (M); Wessling, FREIBERG (M); mehrfach bei Erling, Hersching und Fischen am Ammersee, GERSTLAUER (M); Staltach, Kreis Weilheim, GERSTLAUER, (M); Eichenau östlich Fürstenfeldbruck, FREIBERG (M); Derching, Bez. Friedberg, GERSTLAUER (M).

Lechtaler Alpen: Lünersee, SCHNEIDER (W); bei St. Anton und St. Christoph am Arlberg, FREIBERG (M); Oberes Streubachtal gegen den Bösen Tritt, FREIBERG (M). — Allgäuer Alpen: Seifenmoos bei Immenstadt, ARNOLD (M); Straussberger Moor bei Sonthofen, ARNOLD (M); Schattenberg bei Oberstdorf, SENDTNER (M); Hölltobel bei Gerstruben, VOLLMANN (M); Riedberghorn, VOLLMANN (M).

Zentralalpen

Östliches Vorland: In Sumpfwiesen in und bei Graz: Am östlichen Stadtrand unter Schloß Lustbühel, MAURER, SCHAEFTLEIN (Ma, Sch); in der südwestlichen Umgebung im Lonkesgraben bei Tobelbad, bei Dobl und am Laabach nördlich von Wundschuh, SCHAEFTLEIN (Sch). — Cretische Alpen: Stuhleck, SCHWEIGER (Schw); Rennfeld, HEIDER (GZU). — Grazer Bergland: Hochlantschgruppe, Plankogel, DOLENZ (GZU); die Etiketten der getrennt gesammelten Arten weisen auf ihr gemeinsames Wachsen und ganz gleiches Aussehen hin. — Lavanttaler Alpen: Saualpe, G. GOTTSBERGER (GZU); Klippitztörl, MELZER (Me). — Niedere Tauern: Rottenmanner Tauern, im Edlacher Moor im Paltental, SCHAEFTLEIN (Sch, GZU). — Wölzer und Sölker Tauern: Aufstieg Donnersbach, 700 m — Planner Alpe, 1500 m, BRUNNER (GZU), allmählicher, aber z. T. unterbrochener

Übergang von fast nur drüsigen Pflanzen zu nur drüsenlosen; mehrfach um die Mörsbachhütte ober Donnersbachwald, BRUNNER (GZU); nächst dem Sölkpaß, MELZER (Me); am Greim, KRAŠAN (GZU); bei St. Peter am Kammerberg, FEST (GJO). — Schladminger Tauern: Katschgraben bei Schöder, FEST (GJO); am Bodensee im Seewigtal, A. u. F. HAYEK in HAYEK, Flora stiriaca exsicc. 476, 477, 478 als *E. rostkoviana*, *versicolor* und \times *intercedens* (GZU); mehrfach in verschiedenen Formen in der Umgebung des Riesachsees, SCHAEFTLEIN (Sch). — Hohe Tauern: Ankogelgruppe, Rotgüldensee, BRUNNER (GZU). Glocknergruppe: Kaser-eckkapelle bei Heiligenblut, DOLENZ (GZU); Teischnitztal, HESKE (GZU). — Villgrattener Gebirge, bei Kalkstein, SCHAEFTLEIN (Sch). — Bren-ner Alpen: Vennatal, ARNOLD (M), *E. picta* s. str.; Blaser bei Trins, OBRIST (M).

Südliche Kalkalpen

Karniolisch-illyrisches Übergangsgebiet: Bei Kocevje = Gotschee in Unterkrain, M. WRABER (Wr); an zwei Stellen im Trnovski gozd = Ternowaner Wald, M. WRABER (Wr). — Karawanken: In Sumpfwiesen zwischen Ledenitzen und Schlatten nächst dem Faaker See, „*E. rostkoviana* und *kernerii*“, WIDDER, der selbst auf die große Ähnlichkeit beider Sippen hinweist (Wi). — Karnische Alpen: Plöckenpaß, L. KELLER (W); Kartitschsattel, ca. 1500 m, ausgedehnte Bestände, SCHAEFTLEIN (Sch, GZU). — Aufstieg zur Prand-leideralpe (vermutlich bei Brixen, HEIMERL (W). — Dolomiten: Riedjoch bei St. Vigil, MERXMÜLLER (Mer), *E. montana* und *picta*; Wiesen der Furkel bei St. Vigil, HANDEL-MAZETTI (WU), *E. montana* und *picta*; Bergwiesen am Karerpaß, „*E. montana* und *picta* unter-mischt“, PREISSMANN (W); bei Paneveggio, EICHENFELD, *E. montana* und *picta* (GJO, GZU, W); Col de la Poina bei St. Vito del Cadore, PAMPANINI (FI); Caiada, Belluno, MINIO (FI).

In dem wenigen Schweizer Material, das ich sah, fand ich folgende Hinweise auf ähnliche Populationen: Bodenseegebiet, Mettneu bei Radolfzell, E. BAUMANN (ZT), charakteristische Moorformen. — Graubünden, Fidaz bei Flims, C. COAZ, BRAUN-BLANQUET, Flora raetica exsicc 384 (GZU, ZT). — Berner Alpen, Grimsel, Weg zum Gelmersee, MERXMÜLLER (Mer).

Aus alpenfernen Gebieten sah ich folgende hierher gehörige Belege: *E. officinalis (alpestris)*, Steben, SENDTNER 1853 (M); nach freundlicher Auskunft von Herrn Prof. MERXMÜLLER handelt es sich um Bad Steben, Landkreis Naila in Oberfranken. Der Bogen trägt 4 drüsige und 6 drüsenlose Pflanzen, wovon letztere man als *E. kernerii* bezeichnen müßte. Das Vorkommen ist bemerkenswert, weil sonst drüsenlose *Grandiflorae* aus Bayern nördlich der Donau bisher nicht bekannt wurden. — Erzgebirge, Zechgrund bei Oberwiesental, mehrere drüsenlose Pflanzen

unter *E. montana*, O. WEDER (GZU). — Mähren, Grugau bei Olmütz, LAUS (GZU). — *E. montana* var. *Klukii*, Galicia orientalis, K. PIETROWSKI ("Planta omnino eglandulosa, caeterum a typo non diversa"), Dr. E. WOLOSZCZAK, Flora polonica exciss. 557; kein Hinweis auf mitwachsende drüsige Pflanzen, aber auf dem Bogen im Herbar WU auch zwei schwach drüsige Exemplare (W, WU).

2.3.3. Angaben im Schrifttum

Auch in diesem finden sich, wenn auch spärliche, Hinweise auf das gemeinsame Vorkommen von nur durch die vorhandenen oder fehlenden Drüsenhaare verschiedenen großblütigen Augentrostern, gelegentlich auch Gedanken über ihre systematische Zusammengehörigkeit. Schon TOWNSEND 1890: 164 hat beobachtet, daß von *E. rostkoviana* (ebenso *hirtella* und seiner *capitulata*) gelegentlich auch „eglandular forms“ auftreten, das Merkmal der Drüsigkeit also nicht konstant sei. — BECKMANAGETTA 1893: 1059 f. vermutet, daß *E. rostkoviana* var. *minuta* und die Zwergform der *E. picta* von der Raxalpe (s. oben S. 66) „möglicherweise zusammengehören“. Die armdrüsige *E. × calvescens* (*E. picta* × *rostkoviana*) sei möglicherweise nur eine fast drüsenlose Form der *E. rostkoviana*. Und auch *E. versicolor* stelle möglicherweise nur eine drüsenlose Form der *E. rostkoviana* vor; denn er habe am Wechsel in höheren Lagen eine Abnahme der Drüsenbekleidung bis zu völligem Mangel an Drüsen beobachtet; doch seien drüsenlose Exemplare dort selten, was allerdings mit meinen Beobachtungen am Kampstein nicht übereinstimmt, vgl. S. 59.

WETTSTEIN 1894: 408 weist darauf hin, daß *E. versicolor* sich oft mit der habituell außerordentlich ähnlichen *E. rostkoviana* finde, von der sie aber durch den Mangel der Stieldrüsen sehr leicht zu unterscheiden sei. Hinweise auf das gemeinsame Vorkommen aller drei drüsenlosen „Arten“ mit *E. rostkoviana* ergibt auch seine Darstellung ihrer Bastarde mit *E. rostkoviana*, für die er ja mehrere Fundorte angibt, an denen die vermuteten Elternarten mit einander vorkommen; die Unterschiede der Hybriden von den Elternarten und offenbar auch dieser unter einander beschränken sich auf den Grad der Drüsigkeit (WETTSTEIN 1894: 454 f., 1896 a: 289, 292).

BLOCKI 1896 a berichtet über mehrere Vorkommen gemeinsam wachsender, sonst nicht unterscheidbarer drüsiger und drüsenloser Euphrasien in Galizien; er faßt die drüsenlosen Pflanzen bloß als "forma eglandulosa mihi" von *E. rostkoviana* und *montana* auf. Daran, daß WETTSTEIN eine dieser drüsenlosen Pflanzen vorher als *E. kernerii* bestimmt hatte, entzündete sich eine etwas zu heftig geführte literarische Fehde zwischen beiden (BLOCKI 1896 a, b, c, 1897, WETTSTEIN 1896 c, d). — Nach PREISSMANN 1897: 177 ist *E. kernerii* („neu für die Steiermark) auf nassen Wiesen im Kainachtal mit *E. rostkoviana* nicht selten.

— CHABERT 1902: 129, 147, 268 bestreitet den Wert der drüsigen Behaarung als arttrennendes Merkmal und kritisiert, daß man Sippen als Arten getrennt habe, die einander sonst vollkommen gleichen. Folgerichtig hält er *E. versicolor* und *picta* für "variations" ("micromorphes") von *E. rostkoviana*. — Über VOLLMANN 1905 s. S. 66. — Nach REITER 1953: 8 ff., der die Augentrostee in großen Teilen des Landes Salzburg genau beobachtete, sind *E. picta* und *versicolor*, die ihm mehr „Standortsformen“ als scharf zu trennende Arten zu sein scheinen, alpin (über 1500 m). Wenn man zwischen 1500 und 1800 m eine größere Anzahl von *E. picta* oder *versicolor* auf Drüsen untersuche, werde man unschwer einzelne Exemplare mit vereinzelt Drüsen finden, „die als hybride Formen gelten“.

KUNZ (1960: 166 ff.) schließlich berichtet von einem schon lange bekannten Vorkommen von *E. versicolor* auf dem Montoz im Berner Jura, erinnert an BINZ 1911: 250, wonach „drüsenarme bis drüsenlose und kleinblütige Formen von *E. rostkoviana* im August und September auf den oberen Juraweiden auftreten“, und knüpft daran eine eingehende Kritik der WETTSTEINSchen Systematik der großblütigen Euphrasien, die so weit geht, auch die Richtigkeit der spezifischen Trennung auf Grund der Drüsenhaare zu bezweifeln. Er dürfte allerdings irren, wenn er einen solchen Gedanken schon HAYEK (1913: 96) zuschreibt. Dessen Bemerkung, „es wäre vielleicht richtiger, *E. picta* und *versicolor* [und wohl auch *kernerii*] nur als Unterarten einer Gesamtart zu betrachten“, zielt doch nur auf eine Zusammenfassung der drüsenlosen Sippen, wie sie schon WETTSTEIN 1896 b vorgeschlagen hatte. An eine Bemerkung WETTSTEINS 1894: 408 anknüpfend teilt KUNZ mit, daß *E. versicolor* auch auf dem Montoz „mit der habituell außerordentlich ähnlichen“ *E. rostkoviana* zusammen vorkomme, was er auch in den Alpen wiederholt gesehen habe; „außer des völligen Fehlens der Drüsenhaare habe er keinen Unterschied feststellen können“. Auch hochwüchsige drüsenlose Pflanzen, nach WETTSTEIN als *E. kernerii* zu bezeichnen, kämen im Jura mit *E. rostkoviana* zusammen vor. Ebenso habe er das gemeinsame Vorkommen von *E. picta* und *montana* mehrfach beobachtet.

3. *E. vernalis-stricta*-Populationen

Der Name *E. brevipila* BURNAT & GREMLI 1884 soll nach SCHWARZ 1949: 116 durch den älteren, aus einer verschollenen Quelle stammenden *E. vernalis* LIST 1837 ersetzt werden. SCHWARZ sagt ganz kurz, LISTS Beschreibung beziehe sich eindeutig auf die Aestivalform von *E. brevipila*. Das wäre trotz LISTS ausführlicher Beschreibung, die die Drüsenhaare nicht erwähnt, nicht überzeugend; es könnte auch die Aestivalsippe einer anderen Art gemeint sein. Aber aus ABROMEIT 1903: 636 — den SCHWARZ nicht erwähnt — ist zu entnehmen, daß LISTS

damals (ob noch?) im Herbar Regiment. (Königsberg) vorhandene Belege eine sehr früh blühende Rasse der *E. brevipila* von aestivalem Habitus darstellen, die WETTSTEINS *E. tenuis* sehr nahe stehe. Der Name *E. vernalis* LIST muß also wohl angenommen werden. Behandelt man die Saisonvikaristen als eigene Arten, was z. B. in England und in der Flora USSR noch geschieht, so bezieht er sich nur auf die aestivale Art, die bisherige *E. tenuis* (BRENN.) WETTST.; die autumnale bisherige *E. brevipila* BURN. & GREMLI behält ihren Namen. Erkennt man ihnen jedoch nur den Rang von Unterarten zu, was sich immer mehr einbürgert und auch mir angemessener erscheint, dann ist unsere autumnale Sippe *E. vernalis* LIST subsp. *brevipila* (BURN. & GREMLI) O. SCHWARZ, während die aestivale die subsp. *vernalis* bildet.

Unter *E. stricta* WOLFF ex LEHMANN 1809 ist *E. stricta* HOST 1831 zu verstehen (s. JANCHEN 1960: 956).

Das gemeinsame Vorkommen dieser beiden Arten beobachtete ich 1957 und 1958; Herbarstudien beschränkten sich hier auf GJO und GZU. Auch hier stellte sich immer wieder heraus, daß drüsige und drüsenlose Pflanzen bei übereinstimmender Variationsbreite sonst nicht von einander zu unterscheiden waren.

Nach SMEJKAL 1963 b: 22 soll sich *E. vernalis* — auch fast oder ganz drüsenlose Exemplare — dadurch von *E. stricta* unterscheiden, daß diese fast immer an die Blüten oder Kapseln auffällig angedrückte Deckblätter besitze, während sie bei jener in der Regel etwas schief abstehen sollen. Er fügt allerdings bei, daß dies besonders an Aestivalpflanzen sichtbar sei, die es in meinem Bereiche nicht gab. Da ich einen solchen Unterschied an Herbarpflanzen nicht fand, habe ich das reiche Vorkommen bei Frojach im Spätsommer 1964 nochmals besucht, um die lebenden Pflanzen zu vergleichen. Dabei zeigten sich die Deckblätter bei drüsigen und drüsenlosen Pflanzen in gleicher Weise an die Blüten und Kapseln angedrückt.

Solche gemischte Bestände verschiedenen Umfangs beobachtete ich im Lungau an 6 Stellen zwischen Tamsweg und Mariapfarr, im steirischen Anteil des oberen Murgebietes bei St. Lorenzen ob Murau und St. Lambrecht, sowie ein großes Vorkommen „in der Au“ bei Frojach, dessen Kenntnis ich Herrn Oberschulrat E. HABLE, Frojach, einem vorzüglichen Kenner der Flora dieses Gebietes, verdanke. Belege beider Arten von DOLENZ (GZU), auf denen ihr gemeinsames Vorkommen mit einem Hinweis auf ihre völlige morphologische Übereinstimmung vermerkt war, veranlaßten mich zu einem Besuch der sehr reichen Vorkommen bei Obervellach im Mölltal (Hohe Tauern) am Kalvarienberg und in dessen Umgebung. — Wahrscheinlich wachsen auch bei Murau, von wo HAYEK 1912: 184 *E. brevipila* angibt, beiderlei Pflanzen zusammen; 2 Bogen von HAYEKS Flora stiriaca exsicc. Nr. 1049 (GZU)

mit von B. FEST dort gesammelter *E. brevipila* enthalten je eine drüsenlose Pflanze.

Der verhältnismäßige Anteil an drüsigen und drüsenlosen Pflanzen war verschieden, häufig ungefähr gleich; da und dort gab es auch armdrüsige Pflanzen. Mehrfach war in einer Richtung eine Zunahme des Anteils drüsiger Pflanzen bis zu ihrer Alleinherrschaft an einem Ende des Vorkommens festzustellen. In zwei Fällen fand ich in der weiteren Umgebung einheitliche Vorkommen von morphologisch sonst übereinstimmender *E. stricta*.

Alle von mir gesehenen Populationen liegen in einem stark kontinental getönten Klimagebiet. Die Pflanzen wuchsen in einigermaßen natürlichen, mitunter etwas beweideten, eher trockenen Rasen, auf sogenannten Triften, in lichtem Wald, niemals so wie *E. rostkoviana* in Mähwiesen; auf an einander grenzenden solchen Standorten war dies deutlich erkennbar. Beide Sippen entwickelten sich und blühten ausgesprochen spät; etwa Mitte Juli waren bei Frojach (750 m) noch keine Jungpflanzen zu sehen.

Herrn Dr. A. BECHERER, Lugano, verdanke ich jedoch besonders früh blühende *E. brevipila* aus einem artenreichen Kastanienwäldchen bei Castagnola am Luganer See, einem schon von WETTSTEIN 1896 a (Nachtrag) angegebenen Fundpunkt; die Pflanzen standen am 23. 4. 1961 (einem allerdings phänologisch sehr frühen Jahr) in schon weit vorgeschrittener Blüte und trugen sogar schon einige entleerte Kapseln (GZU). Die Belegstücke der reichen Aufsammlung und besonders solche, die dort im Juni 1961 gesammelt wurden, sind zu großem Teile unverzweigt, die Internodien sind mindestens etwas länger als die Blätter und die untersten Blüten entstehen durchschnittlich am 4.—5. Knoten. Diese Merkmale nähern sie einer sogenannten Aestivalsippe, wenn sie auch skandinavischer *E. brevipila* subsp. *tenuis* (*E. vernalis* subsp. *vernalis*) (mit viel längeren Internodien) nicht gleichen. Jedenfalls handelt es sich um einen sowohl in der frühen Entwicklung als in der Gestalt von den mir bekannten inneralpinen Vorkommen stark abweichenden Ökotyp. — Über sehr früh blühende *E. brevipila* in der Umgebung von Lemberg (Galizien) berichtet auch BLOCKI 1896 a.

Aus dem Schrifttum kann ich für das südliche Teilareal von *E. vernalis* meine Befunde nur wenig ergänzen. Für die Umgebung von Brixen in Südtirol deuten die Fundortsangaben von HEIMERL 1911 für beide Arten auf die Wahrscheinlichkeit gemeinsamen Vorkommens hin. Aus Graubünden, wo *E. brevipila* nach BRAUN-BLANQUET 1924: 204 in den mittleren und südlichen Teilen häufig ist, berichtet THELLUNG in BRAUN-BLANQUET 1922: 247 über ein gemeinsames Vorkommen beider Sippen, „die sich habituell zum Verwechseln ähnlich sehen“, nächst Vallé bei Vals.

Dieses west- und südalpine, kleinere Teilareal von *E. vernalis* ist

eingeschlossen in das der viel weiter verbreiteten und häufigeren *E. stricta*. Das andere, sehr große, mit offenbar anderen klimatischen Verhältnissen, reicht von den Nordkarpaten und Polen bis weit nach Rußland hinein und an die Ostsee, umfaßt ferner Skandinavien und Großbritannien. Natürlich drängt sich die Frage auf, ob es sich in beiden Gebieten um die gleiche Sippe handelt. WETTSTEIN 1896 a: 59, 113 bejaht sie, räumt aber ein, daß dies nicht unbedingt einen gemeinsamen Ursprung bedeuten müsse. Auch JØRGENSEN 1919: 193 und PUGSLEY 1930: 521 konnten keinen grundsätzlichen Unterschied zwischen den Pflanzen in beiden Teilarealen finden.

Über das Verhalten der drüsigen und drüsenlosen Parallelsippen zueinander im Norden sind wir besonders aus Norwegen durch JØRGENSEN eingehend unterrichtet. Dort — und wohl auch in Schweden — ist *E. vernalis* der verbreitetste und häufigste Augentrost ähnlich wie in Mitteleuropa *E. rostkoviana*. *E. stricta* bewohnt dort nur kleinere Teile des Areals von *E. vernalis*; nach JØRGENSEN 1919: 216 kommt diese „wahrscheinlich in allen Gebieten vor, wo *E. stricta* gefunden ist.“ Das gemeinsame Vorkommen beider Sippen wird durch zahlreiche Angaben in seinen Fundortlisten belegt. An verschiedenen Stellen betont er die überaus große Ähnlichkeit beider Sippen („zum Verwechseln ähnlich“, „nur durch die Stieldrüsen zu unterscheiden“). In einzelnen Fällen glaubt er allerdings, auch kleine sonstige Unterschiede gefunden zu haben. Er würde es „eigentlich für richtiger halten, die beiden „Arten“ nicht spezifisch zu trennen“ (JØRGENSEN 1919: 184, 190 ff., 197 ff., 208, 213, 222, 315). — In Schweden bestreitet HYLANDER 1945: 284 das Vorkommen der „echten“ *E. stricta* in Skandinavien. Was bisher in der schwedischen Floristik als *E. stricta* gegangen sei, sei eine nordische Sippe, die sich von *E. brevipila* (incl. *tenuis*) nur durch die fehlenden Drüsen unterscheide und daher als var. *glabra* LINDM. in eine erweiterte *E. brevipila* einzubegreifen sei. Umgekehrt behandelt STEFFEN 1950: 259 *E. brevipila* als Subspezies von *E. stricta*.

JØRGENSEN 1919: 259 betont auch, daß *E. brevipila* im sehr feuchten Küstenklima in der Regel viel weniger drüsig sei und daß die Art im Hochgebirge, wo die Stieldrüsen in der Regel oder wenigstens in vielen Fällen „(bei gewissen Außenbedingungen?)“ spärlich werden, nach seiner „ziemlich sicheren Meinung auch ohne Drüsen auftreten könne“. In beiden Richtungen haben wir Ähnliches bei *E. rostkoviana* gesehen. — Aus dem Süden diese nördlichen Teilareals berichtet BLOCKI 1896 a und 1896 c: 145 über eine in der Umgebung von Lemberg vorkommende kurzdrüsige Form („f. *glandulifera* mihi“) der *E. stricta*, die im übrigen mit der Normalform, mit der sie ziemlich zahlreich wuchs, vollkommen übereinstimmt, und die er von *E. brevipila* unterscheidet.

Auch das gemeinsame Vorkommen dieser beiden „Arten“ wird durch ein verbreitetes Exsiccatenwerk belegt. Nach WETTSTEIN 1896 a: 113 hat E. FRIES *E. brevipila* und *stricta* unter dem Namen *E. officinalis* var. *montana* zusammengefaßt und hat unter diesem Namen im IX. Faszikel des Herbarium normale beide Sippen vermischt verteilt. Ein Bogen dieses Exsiccates mit nur durch die vorhandenen oder fehlenden Drüsen verschiedenen Pflanzen im Herbar W ist von WETTSTEIN als *E. brevipila* und *E. stricta* revidiert. Für ihn war die Drüsigkeit auch hier ein eindeutig arttrennendes Merkmal; immerhin behandelte er diese beiden Arten als nahe verwandt (u. a. WETTSTEIN 1896 a: 59). PUGSLEY 1936: 284 ff. stellt auch sie in verschiedene Series.

4. *E. drosocalyx-minima*-Populationen

Unter dem Namen *E. drosocalyx* FREYN faßt WETTSTEIN 1896: 167 ff. in höheren Lagen zerstreut vorkommende drüsige Euphasien vom Aussehen der *E. minima* JACQ. zusammen, die ihm nur aus Herbarien bekannt waren. Es handelt sich für ihn dabei um eine „provisorische“, nur bis zu näherer Klärung der einzelnen Formen geltende Gruppe, aus der er bereits Fälle ausschied, in denen es sich offenbar um Hybriden anderer Arten handelt: *E. × freynii* WETTSTEIN 1896 a: 284 (*E. hirtella* × *minima*), u. a. im Gebiete des Stilfserjochs (Ortlergruppe) mit den Eltern massenhaft vorkommend, und *E. × ruebeliana* WETTST. ex BRAUN-BLANQUET & RÜBEL 1936: 1253 (*E. minima* × *rostkoviana*) die auf der Flazebene bei Pontresina im Engadin mit den Eltern sehr reichlich wächst (BRAUN-BLANQUET & FLÜTSCH 1938: 373). In beiden Fällen stehen die Eltern auf verschiedenen Ploidiestufen (*E. hirtella* und *rostkoviana* diploid, *E. minima* tetraploid). Bei den sehr zahlreich vorkommenden intermediären Pflanzen kann es sich daher kaum um stets neu entstehende triploide und als solche wohl unfruchtbare Bastarde handeln. Hier müßte die Cytologie eingreifen. In England hat YEO 1956 durch Populationsbeobachtungen und cytologische Untersuchungen mehrfach neue, fertile, diploide Sippen durch Introgression von Merkmalen aus Tetraploiden nachgewiesen.

Obwohl ich von *E. drosocalyx* nur wenige Herbarpflanzen sah, konnte ich doch in mehreren Fällen feststellen, daß sie mit formgleicher *E. minima* zusammen wuchs. Ich selbst fand solche Euphasien in der Glocknergruppe der Hohen Tauern auf dem steilen Südhang zwischen dem Parkplatz knapp unter der Franz Josefs-Höhe und der Altmoräne der Pasterze bei ca. 2300 m. Leider hatten diese Pflanzen — im Herbst — schon einen Großteil der Blätter verloren. Wohl aber erliegen im Herbar GZU ältere Belege vollkommen übereinstimmender Pflanzen beider Sippen von der Moräne der Pasterze, ca. 2400 m, wozu der Finder (DOLENZ) auf das gemeinsame Vorkommen hinweist, und 1964 stellte

H. MELZER im Rasen ober dem Glocknerhaus in ca. 2200 m Höhe eine größere, aus beiden morphologisch sonst übereinstimmenden Sippen bestehende Population fest (Me). — Auf dem Gipfel des Schlern in den Dolomiten sammelte FENZL 1861 6 drüsige und 7 drüsenlose, sonst übereinstimmende Euphrasien, die WETTSTEIN als *E. drosocalyx* und *minima* revidierte (W, nach der Revision auf 2 Bogen verteilt).

5. Andere drüsig und drüsenlos auftretende Euphrasien

WETTSTEIN 1896 a kennt noch einige andere Fälle drüsig und drüsenlos vorkommender Euphrasien, in denen er diesem Merkmal aber keinen taxonomischen Wert zuerkennt. Es sind dies: *E. tatrae* WETTST., *E. willkommii* FREYN und *E. frigida* PUGSL. (*E. latifolia* PURSH.). Bei *E. tatrae* begründet WETTSTEIN die Zusammenfassung beider Sippen damit, daß solche drüsige Exemplare mit nicht drüsigen zusammen vorkommen und von ihnen sonst nicht abweichen.

Ähnlich wie bei *E. rostkoviana* finden sich auch in Populationen der normal stark drüsigen *E. hirtella* JORD. gelegentlich drüsenlose Pflanzen (var. *eglandulosa* TOWNS.) sowie auch sehr drüsenarme (WETTSTEIN 1896 a: 180). Dafür, daß dies nicht eine außerordentlich seltene Erscheinung ist, spricht, daß sie mir unter den ganz wenigen Belegen, die ich von *E. hirtella* sah, zweimal begegnete: Tal des Boréon in den Seealpen (Mer) und Furggenjoch im Simplongebiet (Me). Nach CHABERT 1902: 507 wachsen in einem Bereich der Seealpen „la forme glanduleuse typique et la forme non glanduleuse mélangées“. Er berichtet weiters, daß auch die normal drüsenlose *E. alpina* gelegentlich drüsig vorkomme, für ihn ein weiterer Anhaltspunkt dafür, daß der Drüsigkeit entgegen verbreiteten Anschauungen „aucune valeur spécifique“ zukomme. — In mehreren Populationen von *E. vigursii* DAVEY, einer diploiden, vermutlich hybridogenen britischen Art mit langen Drüsenhaaren fand YEO 1956: 260 f. sonst gleiche, ebenfalls diploide, drüsenlose Pflanzen, die er als Form der Art ansieht.

6. Kulturversuche

Meine Beobachtungen an Populationen aus drüsigen und drüsenlosen Euphrasien ließen mich bald vermuten, daß es sich um Fortpflanzungsgemeinschaften handle, in denen beiderlei Pflanzen in Genaustausch stehen. Dies sollte sich durch einfache Versuche klären lassen, die im Prüfen der Nachkommen drüsiger und drüsenloser Pflanzen bestanden. Ich sammelte im Herbst an Stellen, an denen drüsige und drüsenlose Pflanzen in ungefähr gleicher Zahl mit einander wuchsen, sorgfältig getrennt fruchtende Pflanzen in Papier- oder Plastiksäcken, in denen

die Samen teils spontan, teils mit leichter Nachhilfe durch Schütteln ausfielen.

Bei der Kultur, die den Halbparasitismus der Euphrasien zu berücksichtigen hatte, führten die Hinweise von WETTSTEIN 1896 a: 25 ff. zu guten Ergebnissen. Im Spätherbst wurde Grassamen, meist die im Handel erhältliche „Tiergartenmischung“ in große Tonschalen oder -Töpfe gesät; im Jänner wurden in den aufgegangenen Rasen die Augentrostsamens eingestreut. Der Rasen soll nach meinen Erfahrungen nicht allzu dicht stehen und auch ein- oder zweimal vorsichtig zurückgeschnitten werden, um die Versuchspflanzen gut hochkommen zu lassen. Die Gefäße blieben im Freien. Die Euphrasien, die im März oder anfangs April keimten, gediehen recht gut, waren allerdings nicht so wüchsig, wie ihre Elternpflanzen. Das kann sowohl auf den beschränkten Raum in den Kulturgefäßen zurückgehen als auch auf die wenig entwickelten Wurzeln der noch ganz jungen Nährpflanzen. Für das Betreuen der Kulturen danke ich Herrn Obergartenmeister GALATIK des Botanischen Gartens der Universität Graz.

Die Zugehörigkeit der aufgewachsenen Pflanzen zu den beiden Behaarungstypen wurde unter der Stereolupe festgestellt und zwar nur einmal in einem Zeitpunkt, in dem der größte Teil schon gut entwickelt und dem Aufblühen zumindest nahe war, bei *E. rostkoviana* agg. noch im Juni, bei *E. vernalis-stricta* im Juli. Später war wegen der minder günstigen Lebensbedingungen in den Kulturgefäßen mit zunehmenden Pflanzenverlusten zu rechnen. Dabei blieben einzelne Spätlinge unberücksichtigt. Da die Drüsenhaare in der Regel erst in höheren Teilen des Sprosses (knapp unter dem Blütenstande) auftreten, kann diese Zählmethode die Versuchsergebnisse insofern in geringem Grade zu Gunsten der Zahl drüsiger Pflanzen beeinflusst haben, als von noch wenig entwickelten Pflanzen solche, die schon einige Drüsen trugen, gezählt wurden, ungefähr gleich entwickelte drüsenlose jedoch unberücksichtigt blieben, da immerhin die entfernte Möglichkeit bestand, daß bei einzelnen von ihnen die Anlage zur Drüsigkeit vorhanden war und erst etwas später sich auswirkte. — Weitere Versuche mußten leider unterbleiben.

Die Tabelle 1 zeigt, daß drüsenlose Pflanzen in verhältnismäßig großer Zahl auch drüsige Nachkommen hatten, drüsige in geringer Zahl auch drüsenlose. Diese Verschiedenheit der Nachkommen gegenüber den Eltern erlaubt wegen der bei den behandelten Sippen vorherrschenden Fremdbefruchtung natürlich keine Schlüsse auf die genetische Konstitution der Einzelpflanzen. Nach WETTSTEIN 1896 a: 31 ff.) ist bei den *Grandiflorae* Fremdbestäubung die Regel und auch bei der Gruppe *E. vernalis* und *stricta* spielt sie eine große Rolle. Der etwas höhere Prozentsatz an abweichenden Nachkommen in den Versuchen 3 und 4

1) Siehe jetzt auch noch YEO 1966: 233 ff.

Tabelle 1

| Samen liefernde Pflanzen | | Nachkommen | | | |
|--------------------------|---|------------|-----------|--------|-----------|
| | Herkunft | | | | |
| | | drüsig | drüsenlos | drüsig | drüsenlos |
| 1 | Lungau, Miesdorf bei Mariapfarr, 28. 9. 1957, <i>E. vernalis</i> und <i>stricta</i> , <i>vernalis</i> etwas überwiegend („Mass collection“ s. S. 51). | / | | 49 | 6 |
| | | | / | 6 | 24 |
| 2 | Lungau, Mörtelsdorf westlich Tamsweg, 29. 9. 1957. <i>E. vernalis</i> und <i>stricta</i> . Die drüsigen Pflanzen wurden — ganz am Anfang meiner Studien — überwiegend am Westende des Vorkommens gesammelt, wo drüsenlose Pflanzen fehlen (s. S. 72). | / | | 119 | 1 |
| | | | / | 15 | 43 |
| 3 | Cetische Alpen, Stubalpe, 29. 9. 1959, s. S. 62, <i>E. rostkoviana</i> und <i>versicolor</i> in ungefähr gleicher Zahl, <i>rostkoviana</i> leicht überwiegend. | / | | 97 | 6 |
| | | | / | 41 | 65 |
| 4 | Grazer Bergland, Hochlantschgruppe, ehemaliges Steindlwirtshaus, s. S. 59, <i>E. rostkoviana</i> und cf. <i>kernerii</i> in ungefähr gleicher Zahl. | / | | 64 | 8 |
| | | | / | 30 | 43 |

gegenüber 1 und 2 könnte auf diesen Unterschied in der relativen Häufigkeit von Fremdbefruchtung zurückgehen. — Das fast vollständige Fehlen drüsenloser Nachkommen drüsiger Pflanzen in Versuch 2 steht mit der in der Tabelle festgehaltenen Art der Samengewinnung in Einklang.

7. Behaarte und kahle Parallelförmige von Arten anderer Gattungen

Zum Verständnis unserer drüsigen und drüsenlosen Euphrasien mag ein kurzer Seitenblick auf Arten anderer Gattungen beitragen, deren Populationen sich aus behaarten und kahlen Pflanzen zusammensetzen. Behaarte Arten haben häufig kahle Varietäten; UPHOF 1962: 201, 120 hält dies für so bekannt, daß es kaum erwähnenswert wäre; auch kommen beide Formen oft zusammen vor. Taxonomen schwanken in solchen Fällen zwischen der Annahme von Artkennzeichen bis zu unwesentlichen infraspezifischen Unterschieden, die nomenklatorisch ohne Belang sind.

Einige mir aus eigener Beobachtung bekannte Fälle von solchen Populationen aus behaarten und kahlen Formen seien angeführt:

Galium pumilum (und verwandte Arten), von EHRENDORFER 1949, 1953 im Sinne eines unbedeutenden infraspezifischen Unterschiedes geklärt, nachdem vorher die Behaarung überwiegend als arttrennendes Merkmal gegolten hatte.

Leontodon hispidus subsp. *hispidus* und subsp. *hastilis* (*L. danubialis*), die — wenigstens in der Steiermark — oft, wenn auch keineswegs immer, zusammen wachsen, unterscheiden sich nur durch das Vorhandensein oder Fehlen der Behaarung. Nach CSONGORS 1947: 59, 63 gleichartigen, aber viel ausgedehnteren Untersuchungen bevorzugt im Karpaten- und Alpenraum die kahle Sippe — ähnlich wie bei *E. rostkoviana* aggr. — feuchte Standorte, welchen Eindruck auch ich da und dort gewonnen habe.

Arenaria serpyllifolia in ihrer drüsenlosen var. *serpyllifolia* und der drüsigen var. *viscida* habe ich ebenso häufig zusammen wachsend wie auch für sich allein gefunden. Vgl. auch MAURER 1966: 60.

Auf einen Hinweis von Prof. EHRENDORFER habe ich 1965 viele Populationen von *Knautia arvensis* und *drymeia* in der Umgebung von Graz und in der Südweststeiermark, erstere gelegentlich auch im niederösterreichischen Wechselgebiet, auf die drüsige Behaarung von Köpfchenstielen und Hüllblättern untersucht; in der weit größeren Zahl der Fälle fand ich, daß die Populationen in verschiedenem Mischungsverhältnis aus drüsigen und drüsenlosen Pflanzen bestanden.

Von diesen Sippen ist nur *Galium pumilum* (8 x) näher untersucht (EHRENDORFER 1953: 617 ff.). Kahle und behaarte Pflanzen wachsen oft miteinander und die Nachkommenschaften von einzelnen behaarten Pflanzen spalten in diesem Merkmal; die kahlen Formen erwiesen sich in diesem Merkmal als homozygot, behaarte z. T. als heterozygot. Die genetischen Verhältnissen sind so weit geklärt, daß die Anlagen für „behaart“ dominant, die für „kahl“ rezessiv sind; bei verwandten diploiden Kleinarten, bei denen der Unterschied zwischen kahlen und behaarten Formen offenbar durch die gleichen Gene und Allelpaare bedingt ist, konnte auch durch Kreuzungsversuche sehr wahrscheinlich gemacht werden, daß ein einfacher monogener Erbgang vorliegt.

Nach UPHOF: 201, 203 f. sind leider die genetischen Beziehungen zwischen kahlen und behaarten Sippen einer Art noch sehr wenig erforscht, obwohl gerade sie ein dankbares Feld für genetische Studien wären. Von hierher gehörigen Fällen kennt er nur eine eingehende Untersuchung der Vererbung der Behaarung bei *Pharbitis nil* durch IMAI 1926, die Dominanz von behaart über kahl ergab, aber auf die Beteiligung von mehr als einem Gen schließen ließ. Er hält es für wahrscheinlich, daß die so oft vorkommenden kahlen Varietäten behaarter Arten

ihren Ursprung Mutationen verdanken und bringt als gut untersuchte Beispiele das wiederholte Auftreten von Mutanten mit kahlen Samen in verschiedenen Arten von *Gossypium* (Originalarbeiten habe ich nicht gesehen).

Aber sowohl aus der Frühzeit der Genetik als aus ihren neuesten Ergebnissen ließen sich gute Beispiele für eine wahrscheinlich häufige genetische Beziehung zwischen behaarten Pflanzen und ihren kahlen Varietäten finden: Entstehung der kahlen Form durch Mutation aus der behaarten und Dominanz von behaart über kahl in einem monogenen Erbgang.

Schon DE VRIES 1900: 85 ff., 1901: 470, 478, 1903: 147, 179, 184 f., 190 f. führt eine Reihe von Beispielen für die damals wieder entdeckten Mendelgesetze an, in denen sich behaarte und kahle Formen, auch bestachelte und stachellose Formen einer Art so verhalten. Zum Teil mag es sich dabei um mehr oder weniger gesicherte Schlüsse aus älteren Versuchsberichten handeln. Mit *Lychnis vespertina* (*Melandrium album*, *Silene alba*) und ihrer gelegentlich auftretenden var. *glabra* und mit *Lychnis diurna* (*Melandrium silvestre*, *Silene dioica*) und ihrer var. *glaberrima* (*Lychnis preslii*) hat er selbst eingehende Kreuzungsversuche durchgeführt und dabei in F_1 durchwegs behaarte Pflanzen, in F_2 bzw. einer Rückkreuzung eines Bastardes mit dem kahlen Elternteil Spaltungszahlen gefunden, die den theoretisch zu erwartenden sehr nahe kamen.

Nun wurde aber in *Arabidopsis thaliana* ein Versuchsobjekt gefunden, an dem viele genetische Fragen, darunter auch die des Verhältnisses von kahlen Varietäten zur behaarten Normalform, eingehend untersucht werden konnten. Von dieser weltweit verbreiteten, kleinen, in der Natur sehr formenreichen Crucifere lassen sich künstlich leicht Mutanten gewinnen. In der Regel ist die Pflanze im unteren Bereiche des Sprosses und an den Blättern behaart, doch gibt es da und dort kahle Rassen. Daß kahle und behaarte Pflanzen zusammen vorkommen, wurde anscheinend noch nicht beobachtet; ein solches Vorkommen ist auch wenig wahrscheinlich, da *Arabidopsis* obligater Selbstbefruchter ist, eines der Merkmale, das sie als Studienobjekt der Genetik besonders geeignet erscheinen läßt. Durch Röntgenbestrahlung wurden nebst vielen anderen Mutanten auch kahle Pflanzen erhalten („Mut. *glabra*“), die wenigstens äußerlich den natürlichen kahlen Rassen vollkommen glichen und sich reinerbig fortpflanzten (REINHOLZ 1947, 1947 a). In großer Zahl wurden sowohl Pflanzen kahler natürlicher Rassen (LAIBACH, HÄRER, FUJI) als ebensolche Mutanten (REINHOLZ 1947: 40, 60) mit behaarten gekreuzt; die F_1 -Pflanzen waren durchaus behaart; in F_2 ergab sich in allen Fällen eindeutig einfache Mendelspaltung von 3 behaart: 1 kahl. Die kahlen Varietäten und Mutanten erwiesen sich wie die meisten sonstigen Mu-

tanten als homozygot rezessiv, während von den behaarten F_2 -Pflanzen $\frac{2}{3}$ als heterozygot anzusehen waren ¹⁾).

MARSDEN-JONES & TURRILL 1957 haben in jahrzehntelanger Arbeit eingehend auch die Behaarung von *Silene vulgaris* agg. untersucht. Während *S. maritima* WITH. stets kahl ist, hat *S. vulgaris* (MOENCH) GARCKE in Teilen ihres großen Areals, z. B. in Großbritannien, häufig mehr oder minder behaarte Sprosse und Blätter; behaarte und kahle Pflanzen bilden häufig gemeinsam Populationen. Der Unterschied wird durch ein Allelpaar bewirkt. Kahle Pflanzen sind reinerbig, homozygot rezessiv, stark behaarte homozygot dominant; heterozygote zeigen schwächere (intermediäre) Behaarung. Obwohl es in großen Teilen des Areals (fast) nur kahle Pflanzen gibt, sei es doch wahrscheinlich, daß die Ahnenform beider Arten behaart war und die kahlen Formen erst im Laufe der Zeiten durch Mutationen entstanden (MARSDEN-JONES & TURRILL 1957: 353).

8. Folgerungen

Sie beziehen sich in erster Linie auf *E. rostkoviana* und ihre drüsenlosen Parallelsippen.

Meine Versuche sprechen doch schon dafür, daß die von mir geschilderten Populationen Fortpflanzungsgemeinschaften („Gamodeme“) sind, die in den Faktoren für drüsig und drüsenlos (D, d) aufspalten. Sehr wahrscheinlich handelt es sich um eine mendelnde Vererbung mit Dominanz der Drüsigkeit. Die in Abschnitt 7 gebrachten Beispiele sprechen auch mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit für einen monogenen Erbgang.

Zur Prüfung dieser Hypothese habe ich auch einfache theoretische Überlegungen darüber angestellt, in welchem Verhältnis die Allele D und d in Populationen, wie ich sie oft beobachtete, bei Annahme eines solchen Erbganges vertreten sein müßten. Nach WETTSTEIN 1896 a: 32 sind unsere großblütigen Euphrasien reine Fremdbestäuber u. zw. wegen ihrer Proterogynie, die so weit geht, daß beim Öffnen der Antheren die Narbenpapillen bereits geschrumpft sind. Geht man von reiner Fremdbefruchtung aus, so ergibt die HARDY-WEINBERG-Formel, daß bei gleich starker Vertretung beider Allele in einer Population $\frac{3}{4}$ der Pflanzen phänotypisch drüsig sind (25% DD und 50% Dd) und nur $\frac{1}{4}$ drüsenlos (dd). Zur ungefähr gleich starken Vertretung beider Phänotypen in der Population müßte das Allel d mit ca. 70% vertreten sein (drüsig 9 DD und 42 Dd = 51%; drüsenlos 49 dd = 49%). Mit Verminderung des Anteils von d in der Population sinkt die Zahl der dd-Pflanzen rasch ab. Bei 90% D und 10% d ist nur mehr 1% der Pflanzen drüsenlos (dd).

¹⁾ Zusammenfassende Übersicht über die genetischen *Arabidopsis*-Studien: KRIBBEN 1964.

Das Auftreten einer drüsenlosen (dd) Pflanze unter 1000 drüsigen würde ungefähr einem Genbestand von 97% D und 3% d entsprechen. Bei 99% D und 1% d bestünde nur mehr 0.01% Wahrscheinlichkeit des Auftretens einer dd-Pflanze; das Allel d wäre aber immer noch in 1.98% Dd-Pflanzen vertreten. Aus dem vereinzelt Auftreten drüsenloser Pflanzen in sonst rein drüsigen Populationen müßte man also auf das Vorhandensein verhältnismäßig zahlreicher in diesem Merkmal heterozygoter schließen.

Diese theoretischen Überlegungen bedürfen aber einer Korrektur wegen der offenbar möglichen gegenseitigen Bestäubung von Blüten einer Pflanze (Geitonogamie); denn es bestehen keine Anhaltspunkte zur Annahme von Selbststerilität. Sehr häufig sind an den Pflanzen mehrere der nacheinander sich öffnenden Blüten etwa gleichzeitig offen, die nach WETTSTEINS oben angeführten Beobachtungen teils im weiblichen, teils im männlichen Stadium stehen müssen. In welchem Maße solche Selbstbefruchtungen an der Fortpflanzung in der Population beteiligt sind, läßt sich noch nicht sagen; aber gewiß sind sie nicht ganz selten. Dies würde in der Population zu einem Ansteigen des Anteils der Homozygoten, also auch der drüsenlosen Pflanzen, führen. Ist er im Falle gleich starker Vertretung beider Allele in der Population bei reiner Fremdbefruchtung 25%, bei lange dauernder reiner Selbstbefruchtung 50%, so wird er bei Kombination beider Befruchtungsarten an einer Stelle zwischen diesen beiden Werten liegen. Insbesondere aber läßt sich das Auftreten vereinzelter drüsenloser Pflanzen in sonst rein drüsigen Populationen bei Annahme von gelegentlicher Selbstbefruchtung zwanglos erklären, ohne daß das Allel d stärker in der Population vertreten sein müßte. Eine in einer DD-Population durch Mutation in einem Samen oder einer Zygote entstandene Dd-Pflanze kann bei gegenseitiger Befruchtung ihrer Blüten auch dd-Nachkommen, also drüsenlose Pflanzen hervorbringen, ohne daß vorher das Allel d in der Population vorhanden war. Diese Überlegungen über Vererbungsgang und Populationsgenetik lassen sich mit meinen Beobachtungen und Versuchsergebnissen durchaus vereinen.

Mit UPHOF 1962: 204 halte ich es ferner für sehr wahrscheinlich, daß auch die drüsenlosen Parallelsippen von *E. rostkoviana* ihren Ursprung Mutationen verdanken. Theoretisch läßt sich natürlich die Möglichkeit nicht ganz ausschließen, daß die Mutation von D in d vor langer Zeit ein mal in einer Population erfolgte, in der sich dann das Allel d durch günstige Umstände anreichern konnte und von der aus es sich in einem Teil des Areals von *E. rostkoviana* agg. verbreitete. Dann wäre WETTSTEINS Annahme eines einheitlichen Ursprungs der drei drüsenlosen „Arten“ — nicht aber von *E. alpina* — auch weiterhin zutreffend. Den starken Unterschieden der drüsenlosen, oft in unmittelbarer Nach-

barschaft mit gleich gestalteten drüsigen stehenden Pflanzen entspricht aber doch nur die Annahme, daß solche Mutationen öfter erfolgten und auch heute noch gelegentlich auftreten; die drüsenlosen Individuen und Populationen sind also sehr wahrscheinlich polytop entstanden.

Weiteren Versuchen und Studien sollte es auch gelingen, das häufig zu beobachtende Ansteigen des Anteiles drüsenloser Pflanzen in den Populationen von *E. rostkoviana* agg. mit zunehmender Höhe oder Nässe des Standortes zu erklären. Es könnte z. B. sein, daß die drüsenlose Form an solche Standorte besser angepaßt ist, etwa besser keimt, also durch Auslese begünstigt wird.

Auch dem öfter zu beobachtenden Sinken der Zahl der Drüsenhaare, mitunter auch ihrer Länge, besonders an hoch gelegenen oder nassen Standorten, sollte nachgegangen werden¹⁾. Hier könnte vielleicht eine modifikative Abschwächung der Wirkung des Allels D an solchen Standorten die Ursache sein. Von WETTSTEIN 1896 a: 289, 292 und seither fast allgemein wurden solche schwach drüsige Pflanzen als intermediäre Hybriden zwischen den drüsigen und drüsenlosen „Arten“ aufgefaßt. Diese Erklärung läßt sich wohl nicht aufrecht erhalten, wenn man auf Grund meiner Versuchsergebnisse drüsig und drüsenlos als ein mendelndes Merkmalspaar mit Dominanz der Drüsigkeit ansieht. Gegen sie spricht auch, daß an den Standorten die Zahl der sehr schwach drüsigen Pflanzen gelegentlich die der normal ausgebildeten stark übertrifft.

Taxonomisch kann ich aus den Bruchstücken, die ich mitteilen konnte, vorerst nur einen mehr negativen Schluß ziehen: *E. rostkoviana* und die drei behandelten drüsenlosen Parallelsippen können nicht als Arten getrennt werden — nach den heute gangbaren Fassungen des Artbegriffes (z. B. ROTHMALER 1955: 92, DAVIS & HEYWOOD 1963: 94) schon deshalb nicht, weil danach Arten von einander in mehreren, mindestens zwei diskontinuierlichen Merkmalen verschieden sein müssen. *E. rostkoviana* einerseits und zumindest *E. kernerii* und *versicolor* unterscheiden sich auch nach WETTSTEIN nur durch das Vorhandensein oder Fehlen der Stieldrüsen. Er gibt weder in Schlüsseln noch in Beschreibungen irgendeinen anderen Unterschied an und betont wiederholt die große Ähnlichkeit der beiden letzteren mit *E. rostkoviana*, von der sie „leicht durch den vollständigen Mangel der drüsigen Behaarung zu unterscheiden seien“ (WETTSTEIN 1896 a: 192, 203); ähnlich für *E. picta* und *montana*.

Das Merkmal der drüsigen Behaarung war bis in die ersten Jahrzehnte des 19. Jahrhunderts kaum beachtet worden. Soviel ich sehe, wurde es zuerst von HAYNE 1823 zur Charakterisierung einer Art —

1) Nach NEIDHARDT 1947: 183 zeigen der Sonne ausgesetzte Euphasien stärkere Behaarung, besonders durch Drüsenhaare.

E. rostkoviana — herangezogen, ohne daß dies rasch Schule gemacht hätte. Im weiteren Verlauf wurde allmählich „durch eine Reihe von Botanikern . . ., die in gründlicher Weise Arten der Gattung untersuchten, die Aufmerksamkeit auf Eigentümlichkeiten des Blüten- und Fruchtbaus, der Behaarung gelenkt, die eine scharfe Unterscheidung der Arten zulassen“ (WETTSTEIN 1893: 79). Gewiß hat gerade dies unserem Merkmal in einer Gattung, deren Systematik vielfach nur auf quantitativen Unterschieden beruht, besonderen Wert verschafft. So hoch konnte es nur eingeschätzt werden, weil man es als erbfest ansah, was in den weiten Gebieten nahelag, in denen keine drüsenlosen Parallelförmigkeiten vorkommen. Daß auch WETTSTEIN von dieser Ansicht ausging, ergibt sich schon aus seinem damaligen Artbegriff (WETTSTEIN 1901: 13), der besagte, daß unter einer Art zu verstehen wäre „die Gesamtheit der Individuen, welche in allen, dem Beobachter wesentlich erscheinenden Merkmalen untereinander und mit ihren Nachkommen übereinstimmen“ (Gespart vom Verf.). Er betont das gelegentlich auch ausdrücklich, wenn er von der „Konstanz der drüsigen Behaarung“ spricht (so WETTSTEIN 1896 a: 168). Diese seine Voraussetzung scheint nun wohl durch meine Versuche widerlegt.

Das notwendige Einbeziehen der drüsenlosen Sippen in eine erweiterte *E. rostkoviana* gilt zunächst für *E. kerneri*, *versicolor* und die im Alpenraum als *E. picta* angesehenen Pflanzen, zu welchen ich hinreichend viele sonst gleiche drüsige Gegenstücke gesehen habe. Über die *E. picta* der Sudeten und Karpaten möchte ich mangels eigener Kenntnis der Verhältnisse nicht urteilen. Ich bezweifle allerdings, daß sich durchgreifende Unterschiede gegenüber mindestens einem Teil der so benannten Pflanzen aus dem Alpenraum und gegenüber *E. rostkoviana* (einschl. subsp. *montana*) finden lassen werden.

Weit schwieriger werden die Rangstufen für die drüsenlosen Formen innerhalb der so zu erweiternden *E. rostkoviana* zu ermitteln sein. Der künftige Bearbeiter sollte jedenfalls zahlreiche Populationen in weiten Gebieten an den Standorten beobachtet haben und auch die Verhältnisse in den außeralpinen Gebieten aus eigener Anschauung kennen. Meine Versuche sollten an Objekten verschiedener Herkunft wiederholt und erweitert und cytologische Befunde sollten erhoben werden. Neben den Behaarungstyp tritt als Einteilungsgrund der davon ganz unabhängige sogenannte Saisondimorphismus, der wohl ebenfalls auf erweiterter Grundlage gründlich zu überprüfen wäre.

Jedenfalls aber muß der nachgewiesene geringere taxonomische Wert der Drüsigkeit auf Etiketten und bei Revisionen irgendwie zum Ausdruck kommen. Ich sehe bewußt davon ab, schon jetzt neue, nach dem Code gebildete Namen vorzuschlagen. Sie wären wahrscheinlich nur von vorübergehendem Bestand und würden unnötig zu dem im Be-

reich unserer Grandiflorae schon reichlich bestehenden nomenklatorischen Wust beitragen. Es empfiehlt sich aber, die enge Zusammengehörigkeit von *E. rostkoviana* und der drei drüsenlosen „Arten“ vorerst durch ihre Zusammenfassung zu einer Artengruppe, *E. rostkoviana* agg. zum Ausdruck zu bringen, wie dies ungefähr so schon CHABERT 1902: 146 ff. vorgeschlagen hat. Im übrigen wird man einstweilen zweckmäßig bei den von WETTSTEIN festgelegten Namen bleiben, mit denen man sich einigermaßen sicher verständigen kann, und Zwischenformen zwischen den 3 drüsenlosen „Arten“ in irgendeiner Form als solche kennzeichnen. Die im 20. Jahrhundert entstandenen infraspezifischen Taxa von *E. picta* und *keneri* (VOLLMANN, GERSTLAUER), die schon oft verwirrend wirkten, sollten nicht mehr verwendet werden.

Der Anteil von drüsigen und drüsenlosen Pflanzen an Aufsammlungen kann und muß vorläufig außerhalb des nach dem Code zu bildenden Namens zum Ausdruck gebracht werden. Ich habe im späteren Verlauf meiner Studien bei Revisionen und beim Beschriften eigener Belege in Fällen, in denen einer dieser Befunde wesentlich überwog, den bisher üblichen Artnamen angeführt, in anderen Fällen die zusammengehörigen Pflanzen als *E. rostkoviana* agg. bezeichnet, in allen Fällen mit einem ergänzenden Hinweis, z. B.: *E. rostkoviana* subsp. *montana*; die mit × bezeichnete(n) Pflanze(n) ist (sind) drüsenlos, gehörte(n) aber zu der Population. — *E. rostkoviana* agg.; Population aus sonst gleichen drüsigen und drüsenlosen Pflanzen („*E. rostkoviana*“ und „*E. cf. keneri*“).

Weit weniger geklärt ist wohl das Verhältnis von *E. vernalis* und *stricta* zueinander. Damit hat man sich in Skandinavien schon näher befaßt (s. oben S. 73). Das Bild, das JØRGENSEN vom häufigen gemeinsamen Vorkommen zweier nur durch die vorhandenen oder fehlenden Drüsenhaare zu unterscheidender Sippen dieses Aggregates gibt, ähnelt meinen Befunden an *E. rostkoviana* agg. In Schweden wurde folgerichtig die drüsenlose, aber nicht für echte *E. stricta* gehaltene Sippe als var. *glabra* zu *E. brevipila*, d. h. *vernal*is gezogen. Leider beziehen sich aber sowohl meine wie auch die aus Skandinavien vorliegenden Angaben nur auf kleine Teile der sehr verschiedenen Areale der beiden Arten. Zunächst sollten also Populationen von *E. vernalis* in möglichst vielen Teilen ihres Areals auf den Anteil von drüsenlosen Pflanzen untersucht werden. Solche kommen auch in den Karpaten vor; denn SMEJKAL 1963 b: 22 spricht von „mehr minder verkahlenden (drüsenlosen oder fast drüsenlosen) Pflanzen“ von *E. vernalis*. Er glaubt, sie durch die Stellung der Deckblätter (s. oben S. 71) von *E. stricta* unterscheiden zu können, beschränkt diese Aussage aber besonders auf Aestivalpflanzen.

Es gilt also vor allem, zu untersuchen, ob sich aus dem bisher als

E. stricta angesehenen, sehr variablen Formenkreis durch gute Unterscheidungsmerkmale eine Sippe ausscheiden läßt, die morphologisch, von den Drüsen abgesehen, mit *E. vernalis* übereinstimmt und daher nach dem skandinavischen Vorgang als deren var. (subsp., f. ?) *glabra* zu bezeichnen wäre, während der gewiß viel größere Rest als die „echte“ *E. stricta* gelten müßte. Wäre das nicht möglich, was ich für wahrscheinlicher halte, so müßten alle diese Sippen in einer Art vereinigt werden, die den älteren Namen *E. stricta* WOLFF ex LEHMANN zu führen hätte; die bisherige *E. brevipila* = *vernalis* wäre dann nach dem Vorbild von STEFFEN 1940: 259 ihre subsp. (var.) *brevipila*. — Auch die von WETTSTEIN, JØRGENSEN und PUGSLEY bejahte Frage, ob die *E. vernalis* in beiden Teilarealen identisch sei (s. S. 73), sollte dabei nochmals geprüft werden.

Zur Beurteilung von *E. drosocalyx* und ihres Verhältnisses zu *E. minima* bedarf es offenbar noch eingehender, auf diese Frage gerichteter Studien. Seit WETTSTEIN hat sich an dem „provisorischen“ Charakter dieses Taxons noch nichts geändert. Es ist aber wohl wahrscheinlich, daß sich bei diesem „Artenpaar“ ähnliche Beziehungen ergeben werden wie bei *E. rostkoviana* agg.

9. Zusammenfassung

Das Verhältnis von drüsenhaarigen zu drüsenlosen Parallelarten der Gattung *Euphrasia* wurde zu klären versucht.

E. rostkoviana HAYNE (einschl. subsp. *montana*) besitzt nach der bisherigen Systematik (WETTSTEIN 1896 a) drei schlecht gegen einander abgegrenzte Parallelarten, die sich von ihr nur durch den Mangel der charakteristischen Drüsenhaare unterscheiden: *E. picta* WIMM., *E. versicolor* KERN. und *E. kernerii* WETTST.

An vielen Stellen, überwiegend in der Steiermark, wurden bei eingehendem Suchen in Populationen von *E. rostkoviana* einzelne, sonst in nichts abweichende, drüsenlose Pflanzen gefunden, die als Verlustmutanten angesehen werden. Sorgfältiges Prüfen zahlreicher Herbarbelege ergab, daß sich solche von den Sammlern offenbar übersehene Abweicher in vielen weiteren Gebieten nachweisen lassen.

Es konnten aber auch zahlreiche Populationen teils in der Natur beobachtet, teils ebenfalls aus Herbarbelegen erkannt werden, die aus „zum Verwechseln ähnlichen“ drüsigen und drüsenlosen Pflanzen in verschiedenem Mischungsverhältnis bestanden. Dabei stimmen auch morphologisch sehr verschiedene Formen, von bloßen modifikativen Standortsformen bis zu gut ausgeprägten Ökotypen und sogenannten Saisonsippen stets überein, ob es sich nun um drüsige oder drüsenlose Pflanzen handelt; die drei drüsenlosen „Arten“ haben immer entsprechende drüsige Parallelsippen. Häufig wurde ein Ansteigen des Anteils drüsen-

loser Pflanzen mit zunehmender Höhe oder Feuchtigkeit gefunden. Die geographisch geordnete Liste aller festgestellten derartigen Mischbestände zeigt, daß sie über das ganze Gebiet der Ostalpen und ihres Vorlandes verbreitet sind. Auch aus der Schweiz konnten mehrere, aus Nordbayern, dem Erzgebirge, Mähren und Galizien je ein solcher Fall ermittelt werden. Auch im Schrifttum werden mehrfach gemeinsame Vorkommen drüsiger und sonst gleicher drüsenloser Augentrostee angegeben.

Kulturversuche, die sich auch auf das „Artenpaar“ *E. vernalis (brevipila)-stricta* erstreckten, zeigten, daß drüsige Pflanzen aus solchen Mischbeständen in verhältnismäßig geringer Zahl auch drüsenlose Nachkommen hatten, während die Nachkommen drüsenloser Pflanzen zu erheblichem Anteil (bis $\pm 30\%$) drüsig waren. Daraus wird geschlossen, daß solche Populationen Fortpflanzungsgemeinschaften mit Genaustausch („Gamodeme“) sind. Ähnlich wie bei behaart und kahl vorkommenden Arten anderer Gattungen dürfte es sich auch hier um eine monogen mendelnde Vererbung mit Dominanz der Drüsigkeit handeln. Die drüsenlosen Sippen sind wohl mehrfach und polytop aus der drüsigen Stammsippe entstanden.

Daher werden die drei drüsenlosen Sippen bei grundlegender Neubearbeitung der Gruppe kaum als eigene Arten zu behandeln, sondern mit *E. rostkoviana* zu vereinigen sein. Einstweilen sollte man zu sicherer Verständigung ihre herkömmlichen Namen verwenden, sie aber mit *E. rostkoviana* zu einem Aggregat zusammenfassen und den Anteil von mehr als einer bisherigen „Art“ durch besondere Hinweise hervorheben.

Auch *E. vernalis (brevipila)* und mit ihr morphologisch übereinstimmende *E. stricta* wachsen zusammen in Populationen. Das ist für Skandinavien schon länger bekannt. Aus einem Teil der Zentralalpen werden solche Populationen hier beschrieben. Die taxonomischen und nomenklatorischen Folgerungen müssen noch mehr als bei *E. rostkoviana* agg. zukünftiger Forschung überlassen werden, da bisher erst verhältnismäßig kleine Teile der sehr großen und verschiedenen Areale der beiden Sippen in dieser Richtung beobachtet werden konnten.

Populationen aus übereinstimmenden drüsigen und drüsenlosen Pflanzen bilden gelegentlich auch *E. minima* und die drüsenhaarige, noch ganz ungenügend erforschte *E. drosocalyx*.

10. Schrifttum

- ABROMEIT J. & al. 1903. Flora von Ost- u. Westpreußen 2/1. — Berlin.
 BECK-MANAGETTA G. 1893. Flora von Nieder-Österreich 2. — Wien.
 BINZ A. 1911. Flora von Basel und Umgebung, ed. 3. — Basel. (zitiert nach KUNZ 1960).

- BLOCKI B. 1896 a. Floristisches aus Galizien. — Allg. bot. Z. 2: 3—6.
 — 1896 b. Aufklärung über einige galizische Euphrasien. — Allg. bot. Z. 2: 96—98.
 — 1896 c. Ein neuer Beitrag zur Flora Galiziens. — Allg. bot. Z. 2: 143—145, 163—165.
 — 1897. Noch eine Aufklärung über galizische Euphrasien. — Allg. bot. Z. 3: 6.
- BRAUN-BLANQUET J. 1918, 1922, 1924. Schedae ad floram raeticam exsiccata 1, 5, 7. — (SA. aus Jber. naturf. Ges. Graubündens 58, 61, 63).
 — & FLÜTSCH P. 1938. Schedae ad floram raeticam exsicc. 13.
 — & RÜBEL E. 1936. Flora von Graubünden 4. — Veröff. geobot. Inst. Rübel 7.
- CHABERT A. 1902. Les Euphrasia de la France. — Bull. herb. Boissier, ser. 2: 121—152, 265—280, 497—520.
- CLAPHAM A. R., TUTIN T. G. & WARBURG E. F. 1962. Flora of the british isles ed. 2. — Cambridge.
- CSONGOR G. 1947. Monographie critique des espèces du genre *Leontodon* dans les Bassins Carpathiques. Publication préliminaire. — Acta geobot. hung. 1: 51—69.
- DANDY J. E. 1958. List of british vascular plants. — London.
- DAVIS P. H. & HEYWOOD V. H. 1963. Principles of angiosperm taxonomy. — Edinburgh u. London.
- EHRENDORFER F. 1949. Zur Phylogenie der Gattung *Galium*. I. — Österr. bot. Z. 96: 109—138.
 — 1953. Ökologisch-geographische Mikro-Differenzierung einer Population von *Galium pumilum* MURR. s. str. — Österr. bot. Z. 100: 616—638.
- FRITSCH K. 1926. Beiträge zur Flora von Steiermark 6. — Österr. bot. Z. 75: 214—229.
 — 1930: Achter Beitrag . . . — Mitt. naturw. Ver. Steiermark 66: 72—95.
- FUJII T. 1965. RBE in *Arabidopsis* treated with 1,5 MeV fission and 14,1 MeV fast neutrons to gamma rays. — Arabidopsis Information Service (ed. RÖBBELEN) 2: 17—19.
- GERSTLAUER L. 1941. *Euphrasia Algoviana* K. MÜLLER und GERSTLAUER. — Ber. bayer. bot. Ges. 25: 109.
- HÄRER L. 1951. Die Vererbung des Blühalters früher und später sommer-einjähriger Rassen von *Arabidopsis Thaliana* (L.) HEYNH. — Beitr. Biol. Pfl. 28/1.
- HALÁCSY E. 1896. Flora von Niederösterreich. — Wien.
- HAYEK A. 1912. Flora von Steiermark 2/1 (3). — Berlin.
 — 1913. *Euphrasia*. — In: HEGI G. III. Flora von Mittel-Europa 6/1: 83—100.
- HAYNE F. G. 1823. Getreue Darstellung und Beschreibung der in der Arzneykunde gebräuchlichen Gewächse . . . 9. — Berlin.
- HEIMERL A. 1911. Flora von Brixen a. E. — Wien und Leipzig.
- HEYWOOD V. H. 1963. The "species aggregate" in theory and practice. — Regnum veg. 27: 26—37.
- HYLANDER N. 1945. Nomenklatorische und systematische Studien über nordische Gefäßpflanzen. — Uppsala Univ. Arsskrift 1945: 7.

- IMAI Y. 1926. Inheritance of pubescence in *Pharbitis nil*. — Bot. Gaz. 81: 103—107.
- JANCHEN E. 1959, 1960. Catalogus florae Austriae 1/3, 4. — Wien.
- & NEUMAYER H. 1942. Beiträge zur Benennung, Bewertung und Verbreitung der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. — Österr. bot. Z. 91: 209—298.
- JØRGENSEN E. 1919. Die *Euphrasia*-Arten Norwegens. — Bergens Mus. Aarbok 1916—1917. Naturw. R. 5.
- KRIBBEN F. J. 1964. *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., eine bot. *Drosophila*. — Naturw. Rdsch. 17: 139—145.
- KUNZ H. 1960. Kleine kritische Beiträge zur Flora von Basel und Umgebung 1. — Bauhinia 1 (3): 163—172.
- LAIBACH F. 1943. *Arabidopsis Thaliana* (L.) Heynh. als Objekt für genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen. — Bot. Arch. 44: 439—455.
- LIST F. L. 1837. Plantae Lithuaniae ... — Jber. Gymn. Tilsit für 1835/6.
- LÖVE A. & D. 1961. Chromosome numbers of central and northwest european plant species. — Op. bot. 5.
- MARSDEN-JONES E. M. & TURRILL W. B. 1957. The bladder champions (*Silene maritima* and *S. vulgaris*). — Ray Society, Ser. no. 139. London.
- MAURER W. 1966. Flora und Vegetation des Serpentinegebietes bei Kirchdorf in Steiermark. — Mitt. Abt. Zool. Bot. Landesmus. Joanneum 25.
- MAYER E. 1955. Vorarbeiten zur Flora Sloveniens II. *Odontites* Hall. III. *Euphrasia* L. — Razprave (Dissertationes) 3. Ac. sci. et art. slovenica, Cl. 4, Hist. nat. Ljubljana. [Slovenisch].
- NEIDHARDT G. 1947. *Euphrasia Rostkoviana* HAYNE, Der Augentrost. — Die Pharmazie, 3. Beiheft (1. Erg.bd.). Berlin.
- NEUMAYER H. 1930. Floristisches aus Österreich ... — Verh. zool.-bot. Ges. Wien 79: 336—411.
- PREISSMANN E. 1897. Beiträge zur Flora von Steiermark. — Mitt. naturw. Ver. Stmk. 33: 166—181.
- PUGSLEY H. W. 1930. A revision of the british Euphrasiae. — J. Linn. Soc. 48: 467—544.
- 1936. Enumeration of the species of *Euphrasia* L., sect. *semicalcaratae* Benth. — J. bot. 74: 273—288.
- REINHOLZ E. 1947. Auslösung von Röntgen-Mutationen bei *Arabidopsis Thaliana* (L.) Heynh. und ihre Bedeutung für die Pflanzenzüchtung und Evolutionstheorie. — Fiat Report 1006.
- 1947 a. Röntgenmutationen bei *Arabidopsis Thaliana* (L.) Heynh. — Naturw. 34: 26—28.
- REITER M. 1953. Über einige Blütenpflanzen von Salzburg. — Mitt. naturw. Arbeitsgemeinschaft Haus der Natur Salzburg, bot. Arbeitsgruppe 3/4: 1—15.
- ROTHMALER W. 1955. Allgemeine Taxonomie und Chorologie der Pflanzen ed. 2. — Jena.
- 1963. Exkursionsflora von Deutschland. Kritischer Ergänzungsband. — Berlin.

- SCHWARZ O. 1949. Beiträge zur Nomenklatur und Systematik der mitteleuropäischen Flora. — Mitt. thüring. bot. Ges. 1/1: 82—119.
- SMEJKAL M. 1958. Zur Taxonomie einiger tschechoslowakischer *Euphrasia*-Arten (tschechisch). — Acta Mus. Silesiae, Ser. A. — Hist. natur. 7 (2): 69—79.
- 1963 a. Zum Problem der Art, Entstehung und taxonomischer Bewertung der Saisonvikaristen in der Gattung *Euphrasia*. — Publ. Fac. Sci. Univ., J. E. Purkyně, Brno 462: 169—193.
 - 1963 b. Taxonomische Studie über die tschechoslowakischen Arten der Gattung *Euphrasia* L. (tschechisch). — Edit. wiss. Kollegium Biol. Slowak. Akad. Wiss. 9/9. Bratislava.
 - 1964. Verbreitung und ökologisch-phytozoologische Charakteristik der tschechoslowakischen *Euphrasia*-Arten (tschechisch). — Publ. Fac. Sci. J. E. Purkyně, Brno, 452: 173—217.
- STEFFEN, H. 1940. Flora von Ostpreußen. — Königsberg.
- TOWNSEND F. 1890. Notes on a new subspecies of *Euphrasia officinalis* L. — J. Bot. 28: 162—165.
- UPHOF J. C. T. 1962. Plant hairs. — Handb. Pflanzenanatomie, ed. 2, 4/5. — Berlin.
- VIERHAPPER F. 1935. Vegetation und Flora des Lungau (Salzburg). — Abh. zool.-bot. Ges. Wien 14.
- VRIES H. de. 1900. Das Spaltungsgesetz der Bastarde. Vorläufige Mitt. — Ber. dtsh. bot. Ges. 18: 83—90.
- 1901, 1903. Die Mutationstheorie 1, 2. — Leipzig.
- VOLLMANN F. 1905. Über *Euphrasia picta* WIMMER. — Österr. bot. Z. 55: 456—460.
- 1914. Flora von Bayern. — Stuttgart.
- WAGNER H. 1950. Das Molinietum (Pfeifengraswiese) im Wiener Becken. — Vegetatio 2: 128—165.
- WETTSTEIN R. 1893, 1894. Untersuchungen über Pflanzen der österr.-ungar. Monarchie. II. Die Arten der Gattung *Euphrasia*. — Österr. bot. Z. 43: 77—83, ...; 44: 5—11,
- 1896 a. Monographie der Gattung *Euphrasia*. — Leipzig.
 - 1896 b. Zur Systematik der europäischen *Euphrasia*-Arten. — Österr. bot. Z. 46: 381—386.
 - 1896 c. Referat über BLOCKI ... — Österr. bot. Z. 46: 106, 107.
 - 1896 d. Aufklärung über einige galizische Euprasien. Erwiderung auf den gleichnamigen Artikel des Hrn. Prof. Blocki. — Allg. bot. Z. 2: 178—180, 194—196.
 - 1897. Zur Kenntnis der Ernährungsverhältnisse von *Euphrasia*-Arten. — Österr. bot. Z. 47: 319—324.
 - 1898. Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. — Jena.
 - 1901. Handbuch der systematischen Botanik 1. — Leipzig u. Wien.
- WIDDER F. J. 1964. Der Wandel des Arealbildes von *Dianthus alpinus*. — Ber. bayer. bot. Ges. 37: 81—97.
- WIMMER F. 1857. Flora von Schlesien ... ed. 3. — Breslau.

- WITSCH H. 1932. Chromosomenstudien an mitteleuropäischen Rhinantheen. — Österr. bot. Z. 81: 108—141.
- YEO P. F. 1954. The cytology of british species of *Euphrasia*. — *Watsonia* 3 (2): 101—108.
- 1955. The species concept in *Euphrasia*. — In: LOUSLEY J. E. (ed.). Species studies in the british flora: 128—133. London.
 - 1956. Hybridisation between diploid and tetraploid species of *Euphrasia*. — *Watsonia* 3 (5): 253—269.
 - 1961. Germination, seedlings and the formation of haustoria in *Euphrasia*. — *Watsonia* 5 (1): 11—22.
 - 1962. A study of variation in *Euphrasia* by means of outdoor cultivation. — *Watsonia* 5 (4): 224—235.
 - 1964. The growth of *Euphrasia* in cultivation. — *Watsonia* 6 (1): 1—24.
 - 1966. The breeding relationships of some european *Euphrasiae*. — *Watsonia* 6 (4): 216—245.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1967

Band/Volume: [12_1_4](#)

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

Artikel/Article: [Zur Kenntnis einiger mitteleuropäischer Euphrasien. 48-90](#)