Phyton (Austria)	Vol. 16	Fasc. 1—4	301—312	16. 12. 1974
------------------	---------	-----------	---------	--------------

Parallele Evolution von Merkmalen in der Gattung *Centaurea*

Von

Gerhard WAGENITZ *)

Eine voneinander unabhängige (parallele) Entwicklung derselben Merkmale bei verschiedenen Gruppen innerhalb eines umfassenden Verwandtschaftskreises ist eine bekannte Erscheinung, die man in vielen großen Gattungen ebenso beobachten kann, wie innerhalb von Familien. Wie DAVIS u. HEYWOOD (1963: 42) hervorgehoben haben, ist eine scharfe Unterscheidung zwischen paralleler Evolution und Konvergenz theoretisch zwar leicht, aber praktisch nur schwer durchführbar. Es darf aber angenommen werden, daß wir es bei den hier vorgelegten Beispielen mit paralleler Evolution in dem Sinne zu tun haben, daß die Entwicklung gleicher oder ähnlicher Merkmale bei verschiedenen Arten oder Artengruppen ermöglicht ist durch die innerhalb des umfassenderen Verwandtschaftskreises vorhandene gemeinsame genetische Grundlage. Ob dieser Entwicklung freilich gleichartige parallele Mutationen zugrundeliegen, ist fraglich und kaum nachprüfbar. Für den Systematiker sind solche Parallelentwicklungen problematisch, weil sie natürliche (phylogenetische) Zusammenhänge verschleiern und leicht zur Bildung künstlicher Gruppen führen können, für die allgemeinen Fragen der Evolution jedoch von großem Interesse.

Am Beispiel der Gattung *Centaurea*, besonders ihrer vorderasiatischen Arten, sollen einige auffällige Beispiele paralleler Evolution dargestellt und besprochen werden.

1. Wuchsformen

Die Wuchsformen der Gattung *Centaurea* sind eine ausführliche Untersuchung wert, die bereits im Rahmen einer Dissertation in Angriff genommen wurde. Auf einige Beobachtungen, die sich aus der Praxis der taxonomischen Arbeit ergaben, sei jedoch bereits hingewiesen. Mehrfach parallel entwickelt hat sich in der Gattung *Centaurea* mit Sicherheit die Lebensform der Therophyten (Annuellen), die in verschiedenen Sektionen auftritt. In folgenden Fällen steht einer größeren Gruppe ausdauernder bzw. zweijähriger Arten eine kleine Artengruppe von Einjährigen gegenüber:

*) Prof. Dr. Gerhard WAGENITZ, Lehrstuhl für Pflanzensystematik, D-3400 Göttingen, Untere Karspüle 2.

Ausdauernd (bzw. zweijährig)
sect. *Acrocentron* (CASS.) DC.

sect. *Phalolepis* (CASS.) DC.
sect. *Acrolophus* (CASS.) DC.
sect. *Cyanus* DC.

Einjährig

C. dinsmoreana BORNEM.
C. crocodylium L. („sect. *Crocodylium*“)
C. hierapolitana BOISS.
sect. *Ammocyanus* BOISS.
C. depressa M. BIEB., *C. pinardii* BOISS.
C. cyanus L., *C. cyanoides* WAHLENB.
C. tchihatcheffii FISCH. et MEY.

Nur einjährige Arten haben die beiden kleinen Sektionen *Stizolophus* (CASS.) DC. und *Hyalaea* DC., bei denen nahe verwandte ausdauernde Arten nicht bekannt sind, vorwiegend einjährige Arten umfassen die Sektionen *Mesocentron* (CASS.) DC., *Hymenocentron* (CASS.) DC. und *Calcitrapa* DC. (an *Calcitrapa* ist wohl anzuschließen die kleine sect. *Tetramorphaea* [DC.] BOISS). Schließlich treten noch in der recht heterogenen Sektion *Seridia* (JUSS.) DC. einige einjährige Arten neben zahlreichen ausdauernden auf. Gemeinsamkeiten zwischen den Einjährigen aus verschiedenen Verwandtschaftskreisen bestehen in der stärkeren Verzweigung mit zahlreichen, meist relativ kleinen Köpfchen. Dabei findet sich vielfach ein Typ der Verzweigung, bei der der Hauptstengel relativ kurz bleibt und die Seitenäste ihn übergipfeln, wobei sich dies Prinzip bei den Seitenästen wiederholt (vgl. HOLTZ 1972). Die auch bei Compositen vielfach bei Einjährigen zu beobachtende starke Reduktion der Auffälligkeit der Köpfchen (kleinere oder fehlende Randblüten) verbunden mit Übergang zur Autogamie ist bei *Centaurea* selten. Viele der einjährigen Arten haben durchaus auffällige Blütenköpfchen und werden zweifellos von Insekten besucht, sehr unscheinbar sind die Köpfchen vor allem bei *C. melitensis*.

Von den seltenen Wuchsformen der Gattung *Centaurea* hat sich der Typ des „Kandelaberstrauches“ (MEUSEL 1952), wie er von kanarischen Arten verschiedener Gattungen (z. B. bei *Echium*, *Carlina*, *Digitalis*) gut bekannt ist, in der Gattung *Centaurea* nicht nur auf den Kanaren ausgebildet (sect. *Cheirolophus* [CASS.] DC.), sondern findet sich eigenartigerweise auch bei einer Art, die endemisch im Amanus- und Cassius-Gebirge (Amanos Da. und Akra Da.) an der türkisch-syrischen Grenze ist: *Centaurea ptosimopappa* HAYEK (= *Ptosimopappus bracteatus* BOISS.). Die habituelle Übereinstimmung ist so auffällig, daß man versteht, wenn BOISSIER diese Art mit den kanarischen zusammen in eine Gattung gestellt hat. Vor allem die Untersuchung des Pollens (WAGENITZ 1955) zeigte dann allerdings klar, daß hier nur eine Parallelentwicklung vorliegt.

Schließlich sei noch auf eine wichtige Erscheinung bei perennierenden *Centaurea*-Arten hingewiesen, die bisher noch nicht genauer analysiert wurde, obwohl der Gegensatz in der taxonomischen Literatur schon lange bekannt und mit dem Begriffspaar „caulis florifer e rosulae centro“ —

„caulis florifer infrarosularis (extrarosularis)“ beschrieben worden ist (vgl. z. B. BOISSIER, Flora orientalis, sect. *Cyanus*). Es handelt sich um zwei verschiedene Typen der Verzweigung. Bei *C. montana* L., *C. triumfetti* All. u. a. entwickeln sich die blühenden Stengel als Fortsetzung vorjähriger Blattrosetten, d. h. die Blätter am Grunde der Stengel sind zur Blütezeit vertrocknet. Anders bei *C. pichleri* BOISS., *C. reuterana* BOISS., *C. lanigera* DC. u. a.: hier stehen die blühenden Sprosse seitenständig am Grunde der Rosetten, sie entspringen der Achsel älterer, bereits vergangener Blätter. Das Rhizom wächst also vegetativ monopodial weiter, die Stengel sind hier meist niederliegend-aufsteigend. Ein ähnliches Verhalten findet sich bei Arten der Sektionen *Psephellus* (CASS.) DC. und *Amblyopogon* (DC.) SOBN., aber auch in der Sekt. *Acrolophus* (CASS.) DC. Hier ist es besonders deutlich bei *C. austroanatolica* HUB.-MOR. Freilich sind hier die blühenden Sprosse nicht gebogen aufsteigend, sondern schräg absteigend aufrecht. Man sieht aber auch hier im Innern von einigen diesjährigen Sprossen eine zentrale Blattrosette und kann am unteren Teil des holzigen Rhizoms Reste von mehreren Generationen von Blühsprossen früherer Jahre erkennen.

2. Blätter

Daß bei der Ausbildung von Blattformen zahlreiche Parallelentwicklungen stattgefunden haben, ist so bekannt, daß es müßig wäre, hierfür Beispiele aus der Gattung *Centaurea* anzuführen. Zwei besondere Fälle seien jedoch aus dem Kreis der Blattmerkmale hervorgehoben. Einmal ist auffällig, daß relativ häufig eine ausgesprochene Heterophyllie auftritt, zumeist in Form eines Wechsels zwischen ungeteilten und fiederschnittigen oder fiederteiligen Blättern. Dabei finden sich die ungeteilten Blätter meist in den sterilen Blattbüscheln (d. h. später ganz am Grunde der Blüten sprosse), wobei jedoch starke Schwankungen von Individuum zu Individuum vorliegen können. Beispiele für ein solches Nebeneinander von ungeteilten und stärker gegliederten Blättern lassen sich aus ganz verschiedenen Sektionen anführen, z. B.

sect. <i>Centaurea</i>	<i>C. africana</i> LAM. (hier als Varietäten)
sect. <i>Acrocentron</i> (CASS.) DC.	<i>C. pseudoscabiosa</i> BOISS. et BUHSE
sect. <i>Acrolophus</i> (CASS.) DC.	<i>C. pinetorum</i> HUB.-MOR.
sect. <i>Hyalinella</i> TZVELEV.	<i>C. simplicicaulis</i> BOISS. et HUET
sect. <i>Aetheopappus</i> (CASS.) O. HOFFM.	<i>C. pulcherrima</i> WILLD.

Durch die Überlagerung einer starken Variabilität der Blattform an einer Pflanze mit einer Variabilität innerhalb von Populationen oder auch von Population zu Population (besonders ausgeprägt bei *C. simplicicaulis*) ergeben sich große Schwierigkeiten bei der Beschreibung der Blattformen einer Art und bei dem Versuch, sie als diagnostisches Merkmal zu ver-

wenden. Trotzdem ist häufig das „Spektrum“ der auftretenden Blattformen von Art zu Art in charakteristischer Weise verschieden.

Auffällig ist ferner ein ungewöhnlicher Typ der Behaarung, der bei einigen *Centaurea*-Arten beobachtet werden kann. Es handelt sich um eine Abweichung von der üblichen Regel, daß bei Unterschieden in der Stärke der Behaarung zwischen Oberseite und Unterseite gewöhnlich die Unterseite stärker behaart ist. Dieser „typische“ Fall mit einer auffälligen weißfilzigen Behaarung der Blattunterseite und schwach behaarter Oberseite ist bei den Compositen verbreitet. Aus der heimischen Flora sei z. B. auf *Xanthium spinosum*, *Petasites spec.*, *Homogyne discolor*, *Echinops*- und *Jurinea*-Arten, *Saussurea discolor* und *Cirsium heterophyllum* hingewiesen, in der Gattung *Centaurea* zeigen viele Arten der Sektion *Psephellus* dieses Verhalten, aber auch *C. pecho* ALBOFF, *C. cheirolopha* (FENZL) WAGENTITZ und andere Arten. Viel seltener kommt es vor, daß die Blattoberseite stärker filzig behaart ist, Beispiele hierfür aus der Gattung *Centaurea* sind: *C. cyanus* L. (sect. *Cyanus* DC.), *C. aucheriana* DC. (sect. *Odontolophoideae* TZVELEV) und *C. polyclada* DC. (sect. *Acrolophus* (CASS.) DC., schwächer ausgeprägt auch bei anderen Arten der Sektion). Meist sind es Arten mit schmalen Blättern bzw. Blattabschnitten, bei denen der Rand etwas nach oben eingebogen ist. Ökologische Gemeinsamkeiten lassen sich weder unter den Arten des einen noch des anderen Typs aufzeigen.

3. Hüllblattanhängsel

Die Anhängsel an den Hüllblättern sind ein kennzeichnendes Merkmal der Gattung und in ihrer Vielfalt von großer Bedeutung für die Gliederung in Sektionen und für die Artunterscheidung. Aber auch bestimmte Anhängseltypen haben sich offenbar mehrfach parallel entwickelt, so daß sie nicht allein als Leitlinie des Systems dienen können.

Das beste Beispiel hierfür sind Arten mit großen, rundlichen ganzrandigen oder höchstens fein gezähnelten (daneben aber oft unregelmäßig eingerissen) Anhängseln, die ganz strohig oder noch häufiger zum Rande hin hyalin ausgebildet sind. Viele Arten mit solchen Anhängseln sind (von BOISSIER 1875 u. a.) in der Sektion *Phalolepis* (CASS.) DC. vereinigt worden. Die ursprüngliche Fassung dieser Sektion bzw. Gattung bei CASSINI war viel enger. Die äußere Übereinstimmung des Baues der Hüllblattanhängsel führte dann zu einer starken Erweiterung. Die Untersuchung der Pollenmorphologie (WAGENTITZ 1955) machte zuerst darauf aufmerksam, daß wir es hier mit einer sehr heterogenen Gruppe zu tun haben. Unabhängig davon verteilte TZVELEV 1959 einen Teil der *Phalolepis*-Arten auf verschiedene Sektionen aufgrund von Unterschieden in anderen Merkmalen.

Charakteristisch ist es, daß in vielen Fällen Arten oder Artengruppen mit dem oben beschriebenen Anhängseltyp nahe Verwandte mit tief

fransig geteilten oder lang gewimperten Anhängseln besitzen. Die folgende Übersicht gibt hierfür einige Beispiele:

Anhängsel ganzrandig oder
gezähnelte

C. jacea L.
C. mucronifera DC.
C. pergamacea DC.
C. tossiensis FREYN et SINT.
(sect. *Phalolepis* (CASS.) DC.)
C. macrocephala WILLD.
C. lactucifolia BOISS.
C. jankae BRANDZA
sect. *Chartolepis* (CASS.) DC.

Anhängsel lang gewimpert

C. nigra L.
C. pyrrhoblephara BOISS. u. a.
C. bornmuelleri HSSKN. ex BORNM. u. a.
C. cariensis BOISS.
(sect. *Acrolophus* (CASS.) DC.)
C. polyphylla LEDEB.
C. lydia BOISS.
sect. *Acrocentron* (CASS.) DC.
sect. *Plumosipappus* (CZEREPE.) WAGENITZ

Die Verwandtschaft zwischen den oben nebeneinander aufgeführten Arten wird dabei neben der Übereinstimmung im Pollentyp im einzelnen belegt durch vegetative Gemeinsamkeiten, Feinheiten des Pappusbaues (z. B. langer schuppiger innerer Pappus bei *C. pergamacea* und *C. bornmuelleri*) und teilweise auch durch das Auftreten von Bastarden (so zwischen *C. jacea* und *C. nigra* sowie zwischen *C. jankae* und verschiedenen Arten der Sektion *Acrocentron*).

Offensichtlich parallel in zwei Sektionen haben sich Anhängsel herausgebildet, die auf einen winzigen Saum reduziert sind, der Zähnchen von kaum einem halben Millimeter Länge besitzt oder fast ganzrandig sein kann. Wir finden solche Anhängsel in der Sektion *Acrolophus* (CASS.) DC. z. B. bei *C. aplolepa* MORETTI und *C. polyclada* DC. (innerhalb der Art bereits etwas variabel), nicht ganz so extrem bei manchen Formen der polymorphen *C. cariensis* BOISS., sowie in der Sektion *Acrocentron* (CASS.) DC. bei *C. kosanii* HAYEK. In all diesen Fällen sind freilich andere charakteristische Merkmale der Sektionen vorhanden, so daß an der richtigen Einordnung kein Zweifel bestand. Anders steht es mit *C. vermiculigera* HUB.-MOR. Diese erst seit kurzem bekannte Art (HUBER-MORATH 1967) wurde von ihrem Entdecker in die Sektion *Pelliceae* NÁBĚLEK eingeordnet und auch uns schien diese Zuordnung zunächst sehr plausibel. Die Beobachtung daß bei *C. vermiculigera* charakteristische pappuslose sterile randliche Achänen von zylindrischer Form auftreten, wie sie bisher nur von der Sektion *Acrocentron* bekannt sind, führte dann dazu, die ebenfalls von HUBER-MORATH erwogene Zugehörigkeit zur sect. *Acrocentron* noch einmal zu überprüfen. Die pollenmorphologische Untersuchung konnte hier eine klare Entscheidung herbeiführen; während nämlich *C. nemecii* (die bisher einzige Art der Sektion *Pelliceae*) Pollen vom *Centaurea jacea*-Typ besitzt, hat *C. vermiculigera* den für die ganze Sektion *Acrocentron* typischen Pollen

vom *C. scabiosa*-Typ (vgl. zur Definition und Verbreitung der Pollentypen WAGENITZ 1955).

Anhängsel, die in einen kräftigen Enddorn auslaufen, sind in der Gattung *Centaurea* vor allem in folgenden Sektionen verbreitet: sect. *Mesocentron* (CASS.) DC., sect. *Calcitrapa* DC., sect. *Corethrospis* DC., sect. *Cheirolepis* (BOISS.) O. HOFFM., sect. *Cynaroides* BOISS. ex WALP. und sect. *Acrocentron* (CASS.) DC. Wenn auch einige dieser Gruppen untereinander enger verwandt sein mögen, so ist eine parallele Entwicklung an mehreren Stellen doch sehr wahrscheinlich. Auffällig ist auch das völlige Fehlen jeglicher — auch wesentlich schwächerer — Dornbildungen in der Sektion *Cyanus* DC., sowie in der Sektion *Psephellus* (CASS.) DC. und der Vielzahl kleinerer Sektionen, die mit der Sekt. *Psephellus* u. a. durch das gemeinsame Merkmal des Pollens vom „*Centaurea dealbata*-Typ“ verbunden sind. Eine Parallelität zwischen ganz verschiedenen Sektionen besteht nun nicht nur im Auftreten von Dornen, sondern auch in der besonders starken Variabilität ihrer Ausbildung. Zunächst einmal gilt allgemein, daß die Dornen an Anhängseln des mittleren Bereichs der Hülle am kräftigsten sind, an den äußeren Hüllblättern sind sie gewöhnlich sehr kurz, an den inneren fehlen sie meist ganz. Außerdem variiert die Länge an einer Pflanze von Köpfchen zu Köpfchen, wobei gewöhnlich das den Hauptstengel abschließende Köpfchen besonders kräftige Dornen aufweist, während sie an den Seitenästen höherer Ordnung deutlich schwächer sind. Und schließlich ist die Variationsbreite innerhalb einer Art in vielen Fällen groß, ohne daß eine deutliche geographische Verteilung der verschiedenen Typen zu beobachten wäre. Hierfür drei Beispiele aus verschiedenen Sektionen aus der Flora der Türkei, dabei beziehen sich alle Maße auf die Dornen mittlerer Hüllblätter gut ausgebildeter Köpfchen.

Centaurea solstitialis L. (s. str.) [sect. *Mesocentron*]

meist 15—22 mm lang

Minimum: 7—8 mm (DAVIS 44 779, Zap gorge)

an Kümmerpflanzen zuweilen noch kürzer

Maximum: 28—32 mm

C. iberica TREV. ex SPR. [sect. *Calcitrapa*]

Minimum: 3—5 mm (DAVIS 47487, North of Erzurum)

Maximum: 25—30 mm (SORGER 68—21—3, 40 km West of Tefenni)

C. saloniata VIS. [sect. *Acrocentron*]

Minimum: 1—2 mm (BAYTOP 13517, Gaziköy, Vil. Tekirdağ)

Maximum: 15—20 mm (DAVIS 39238 & COODE, bei Istanbul)

Es ist leicht vorstellbar, daß solche enorme Unterschiede in der Ausbildung der Hüllblattdornen den ganzen Habitus der Pflanzen verändern und leicht Anlaß zur Aufstellung eigener Arten sein können; in allen genannten Fällen, denen man leicht weitere hinzufügen könnte (z. B. *C.*

rupestris L.) sind aber die Extreme durch alle Übergänge miteinander verbunden, und es besteht keine Korrelation zur Variabilität anderer Merkmale.

4. Pappus

Neben den Hüllblattanhängseln spielt die Ausbildung des Pappus besonders seit den genauen Untersuchungen von CASSINI eine wichtige Rolle für das System der Gattung *Centaurea*. Dies gilt z. B. für die Abgrenzung der Gattung bei BOISSIER (1875), bei der in einzelnen Pappusmerkmalen abweichende Artengruppen vielfach als eigene Gattungen angesehen wurden, so *Chartolepis* CASS., *Aetheopappus* CASS. und vor allem *Phaeopappus* BOISS. An der letztgenannten Gattung wurde bereits früher (WAGENITZ 1963) ausführlicher dargestellt, daß dies oft zu einem unnatürlichen Zerreißen von Zusammenhängen geführt hat. Inzwischen sind hierzu neue Tatsachen bekannt geworden, die eine neue Zusammenstellung nützlich erscheinen lassen.

Der für die meisten Sektionen von *Centaurea* typische Pappus besteht aus mehreren Reihen rauher (niemals ganz glatter) Borsten, dabei folgt auf einige von außen nach innen länger werdende Borstenreihen eine innere Reihe kürzerer und mehr schuppiger Borsten, die eine charakteristische mehr oder weniger keulige Verdickung am Grunde aufweisen. Man spricht in der beschreibenden Literatur kurz von einem „doppelten Pappus“. Nach den anatomischen Untersuchungen von DITTRICH (1968a) ist wahrscheinlich ein primär „einfacher“ Pappus (alle Borsten gleichartig, nur von außen nach innen an Länge zunehmend), wie ihn die verwandte Gattung *Serratula* auszeichnet, bei *Centaurea* nicht zu finden. Die Differenzierung innerhalb von *Centaurea* s. l. kann nun im wesentlichen in folgenden Richtungen verlaufen:

1. Übergang vom rauhen zum federigen Pappus,
2. Fehlen einer äußerlich erkennbaren Differenzierung der inneren Pappusreihe („einfacher Pappus“ im morphologisch-beschreibenden Sinn),
3. Reduktion des Pappus.

Die folgende Übersicht führt die wichtigsten auf Pappusmerkmale begründeten Gruppen an, die alle von einzelnen Autoren als Gattung auf-

Pappus	doppelt	einfach
Borsten rauh	„typische“ Sekt. von <i>Centaurea</i>	<i>Phaeopappus</i> (<i>Tomanthea</i>)
bärtig bis		
gefiedert	<i>Chartolepis</i> p. p. <i>Plumosipappus</i> <i>Aegialophila</i> <i>Aetheopappus</i> p. p.	<i>Cheirolepis</i> <i>Aetheopappus</i> p. p.

gefaßt worden sind, bzw. noch aufgefaßt werden. Nicht aufgenommen sind Sippen (z. B. die Sektion *Psephellus* (CASS.) DC.), bei denen der Pappus so kurz ist, daß hierdurch seine Merkmale undeutlich werden.

a. Gefiederter Pappus

Fiederige Pappusborsten sind ein recht auffälliges Merkmal, das meist hoch bewertet worden ist. Dazu mag beigetragen haben, daß wir innerhalb der weiteren Verwandtschaft von *Centaurea* ganze Gattungen kennen, die sich vor allem durch dieses Merkmal gegen andere abgrenzen lassen (z. B. *Cirsium*). Innerhalb von *Centaurea* s. l. ist jedoch der gefiederte Pappus zumindest dreimal entstanden und es lassen sich meist nahe Verwandte angeben, die dies Merkmal nicht besitzen. Auch kommen neben den allgemein verbreiteten rauhen Pappusborsten („pappus scaber“) und ausgeprägt fiedrigen („pappus plumosus“) Übergangsformen vor, bei denen die Zähne der Borsten nur 3–4mal so lang wie die Rhachis sind (bärtiger Pappus, „pappus barbellatus“).

Einen fiedrigen Pappus findet man zunächst in den beiden sich nahestehenden Sektionen *Chartolepis* (CASS.) DC. und *Plumosipappus* (CZEREP.) WAGENITZ und bei der Sektion *Cheirolepis* (BOISS.) O. HOFFM. Alle drei Artengruppen gehören in einen größeren Verwandtschaftskreis vorderasiatischer Arten mit Pollen vom *Centaurea jacea*-Typ und mit fast durchwegs gelben Blüten mit unscheinbaren Randblüten. Während die Sektionen *Chartolepis* und *Plumosipappus* einen deutlich doppelten Pappus (mit einer inneren Reihe kürzerer Borsten) aufweisen, ist er bei der Sektion *Cheirolepis* einfach. Besonders innerhalb der Sektion *Chartolepis* besteht nun trotz großer Übereinstimmung in vegetativen Merkmalen und solchen der Hüllblattanhängsel eine große Variabilität in der Ausbildung der Pappusborsten. Bereits JAUBERT et SPACH beschrieben eine von den typischen abweichende Art mit rauhem Pappus (*Chartolepis cassiniana*), später kamen noch hinzu *C. demirizii* WAGENITZ (1960) und *C. codringtonii* RECH. f., beide mit rauhem, nicht fiedrigem Pappus. In der Sektion *Cheirolepis* treten sogar innerhalb einer Art (*C. drabifolia* SM.) Pflanzen mit höchstens bärtigem Pappus auf. Noch überraschender war aber die Entdeckung, daß es Arten gibt, die solchen der Sektion *Cheirolepis* täuschend ähnlich sehen, die aber statt des einfachen gefiederten, einen doppelten rauhen Pappus besitzen. Dies gilt für *C. drabifolioides* HUB.-MOR. (1967), die bis auf die Pappusmerkmale verblüffend an *C. drabifolia* subsp. *detonsa* erinnert und für eine noch unbeschriebene Art (DAVIS 14359), die nach allen Merkmalen des vegetativen Bereiches und der Hülle zu *C. kotschyi* (BOISS. et HELDR.) HAYEK zu gehören schien. Auch hier liegt aber ein typischer doppelter Pappus vor, so daß die Art nach der üblichen Einteilung in die Sektion *Seridia* (JUSS.) DC. gestellt werden muß. An der nahen Verwandtschaft zur Sektion *Cheirolepis* kann aber nicht gezweifelt werden und deren Aufrechterhaltung

als eigene Gattung (so z. B. CZEREPANOV in der Flora URSS) erscheint damit vollends unmöglich.

Eine weitere „Gattung“, bei deren Aufstellung der Pappus sehr wichtig war, ist *Aetheopappus* CASS. Die bekannteste Art dieser Gruppe, die wir als Sektion auffassen, *C. pulcherrima* WILLD., hat meist einen einfachen Pappus aus bärtigen Borsten (anatomisch ist freilich eine gewisse Differenzierung der inneren Borsten festzustellen, DITTRICH 1968a). Es besteht aber eine recht beachtliche Variabilität in der Ausbildung der Borsten, bei einer Pflanze einer neueren Aufsammlung (DAVIS 32515 & HEDGE) war der Pappus nur rau. SOMMIER & LEVIER (1900: 274) beobachteten außerdem gelegentlich einige kurze Schüppchen einer inneren Pappusreihe. Die zweite Art der Sektion (einige weitere sind kaum mehr als Unterarten von *C. pulcherrima*), *C. appendicigera* C. KOCH (*Aetheopappus balansae* BOISS.) hat einen gefiederten, aber deutlich doppelten Pappus. Insgesamt besteht eine enge Verwandtschaft zur Sektion *Psephelloideae* (BOISS.) SOSN. (mit typischem *Centaurea*-Pappus), die ebenfalls schon von SOMMIER & LEVIER betont wurde und für die auch kennzeichnend ist, daß *Centaurea freynii* SINT. ex FREYN durch ihren Autor bei den *Psephelloideae* eingeordnet wurde, obwohl diese „Art“ sich kaum spezifisch von *C. pulcherrima* trennen läßt.

Schließlich ist noch die „Gattung“ *Aegialophila* BOISS. et HELDR. zu besprechen, bei deren Aufstellung der fiedrige (außerdem leicht abfallende) Pappus auch eine wichtige Rolle gespielt hat. Aufgrund der Pollenmorphologie und von Merkmalen der Hülle wurde eine Verwandtschaft dieser kleinen, aus zwei nahe verwandten Arten bestehenden Gruppe mit der sect. *Acrocentron* postuliert (WAGENITZ 1955). Die cytologische Untersuchung einer Art durch H. RUNEMARK (1967) hat diese Vermutung inzwischen bestätigt: Es stimmt nicht nur die Chromosomenzahl sondern auch die Chromosomenmorphologie weitgehend mit einzelnen Arten der Sektion *Acrocentron* überein. Der fiedrige Pappus hat sich hier offensichtlich ein weiteres Mal ganz unabhängig herausgebildet.

b. Einfacher Pappus

Ein scheinbar „einfacher“ Pappus ohne morphologisch auffällige Ausgestaltung der inneren Borsten kann offenbar sekundär auf verschiedene Weise aus dem doppelten entstehen. Eine der Möglichkeiten ist die Verlängerung der inneren Pappusborsten, die dann nicht mehr deutlich unterscheidbar sind. Es wurde früher bereits darauf hingewiesen (WAGENITZ 1963: 163), daß auf diese Weise vermutlich der einfache Pappus von *Centaurea amadanensis* SCHULTZ-BIP. entstanden ist, bei dem die inneren Borsten immerhin etwas mehr schuppig ausgebildet sind. Daß ein solcher Übergang von einem typisch doppeltem Pappus zu einem scheinbar einfachen relativ leicht vonstatten gehen kann, zeigen Fälle, in denen bei Arten

mit normalerweise doppeltem Pappus bei einzelnen Pflanzen die inneren Borsten verlängert sind. Beispiele hierfür lassen sich allein aus der Flora der Türkei von drei *Centaurea*-Arten aus ganz verschiedenen Sektionen anführen:

Centaurea lactucifolia BOISS. (sect. *Acrocentron* (CASS.) DC.)

Bei RECHINGER 7178 innerer Pappus 2—2,5 mm lang, bei RECHINGER 7433 innere Pappusreihe fast so lang (ca. 9 mm) wie die vorhergehende.

C. kilaea BOISS. (sect. *Acrolophus* (CASS.) DC.).

Bei dem in vielen Herbarien vorliegenden von AZNAVOUR bei Domuzdere gesammelten Material dieser Art ist die Länge des inneren Pappus von Pflanze zu Pflanze stark verschieden, er kann kaum 1 mm—2 mm lang sein und damit viel kürzer als die übrigen 3—6 mm langen Borsten oder aber 7 mm, d. h. deutlich länger.

C. straminicephala HUB.-MOR. (spec. inc. sedis, aff. sect. *Odontolophoideae* TZVELEV und sect. *Xanthopsis* (DC.) TZVELEV). Erst drei Aufsammlungen sind von dieser Art bekannt, alle aus dem Vilayet Erzurum. Bei zweien von ihnen (HUBER-MORATH 15873 und KARAMANOGLU 66—57, Typus bzw. Paratypus) sind die innersten Pappusborsten so lang oder etwas länger als die vorhergehenden Reihen, bei einer dritten (STANTON & HENDERSON 6106), die in allen anderen Merkmalen sehr gut übereinstimmt, ist die innere Reihe 4 mm lang und damit nur etwa halb so lang als die 7—8 mm langen Borsten der äußeren Reihen.

c. Fehlender Pappus

Eine völlige Reduktion des Pappus kann man bei einzelnen Arten in vielen verschiedenen Sektionen beobachten, sie scheint in der Gattung *Centaurea* häufiger zu sein, als in vielen anderen Compositen-Gattungen. Die folgende Übersicht erhebt nicht den Anspruch auf Vollständigkeit, gibt aber ein ungefähres Bild der Verteilung pappusloser Arten in der Gattung.

sect. *Acrolophus* (CASS.) DC. *C. diffusa* L., *C. virgata* L. (p. p.), *C. calolepis* BOISS., *C. olympica* C. KOCH, *C. polyclada* DC., *C. spinosa* L., *C. spinoso-ciliata* SEENUS, *C. cristata* BARTL., *C. tommasinii* A. KERNER, *C. jurineifolia* BOISS., *C. pseudobovina* HAYEK, *C. stoebe* L. subsp. *calvescens* (PANČ.) HAYEK, *C. bovina* L.

sect. *Phalolepis* (CASS.) DC. *C. epapposa* VELEN., *C. tossiensis* FREYN et SINT.

sect. *Jacea* DC. *C. jacea* L. (s. l.), *C. nigrescens* WILLD., *C. dracunculi-folia* DUF., *C. indurata* JANKA u. a.

sect. *Calcitrapa* DC., *C. calcitrapa* L. (incl. *C. cilicica*), *C. alexandrina* DEL., *C. pungens* POMEL, *C. perrottetii* DC., *C. monodii* J. ARENES, *C. ducellieri* BATT.

sect. *Hymenocentron* (CASS.) DC. (?)

- C. rivaiana* RCHB. fil.
sect. *Acrocentron* (CASS.) DC.
C. chrysantha WAGENITZ (vgl. WAGENITZ 1973)
sect. *Amybylopogon* (DC.) SOSN.
C. poluninii WAGENITZ (inedit.).
sect. *Cyanus* DC.
C. pinardii BOISS., *C. cyanoides* WAHLENB.
spec. incertae sedis
C. sieheana WAGENITZ, *C. leptophylla* (C. KOCH) TCHIH.

Man erkennt deutlich eine Häufung pappusloser Arten in den Sektionen *Acrolophus*, *Jacea* und *Calcitrapa*. Es ist aber — wie in den meisten anderen angeführten Fällen paralleler Evolution — kaum möglich, eindeutige ökologische Bedingungen für den Verlust des Pappus anzugeben. In einzelnen Fällen (besonders deutlich bei *C. virgata*) haben allerdings die Köpfchen, die leicht abfallen und sich mit ihren hakigen kleinen Hüllblattdörnchen anhaften können, die Funktion der Diasporen übernommen, so daß der Pappus als Windverbreitungsorgan überflüssig geworden ist. In vielen Sektionen und zwar in solchen mit und ohne Pappus ist die Abbruchstelle der Achänen als Elaiosom ausgebildet (vgl. DITTRICH 1968 a, b, BRESINSKY 1963) und eine myrmekochore Verbreitung ist in einigen Fällen auch experimentell nachgewiesen (SERNANDER 1906); schon SERNANDER hat hier einen Zusammenhang zwischen Verlust des Pappus und Myrmekochorie vermutet.

Zusammenfassung

Beispiele für Parallelevolution in der Gattung *Centaurea* wurden aufgezeigt an Merkmalen der Wuchsform, der Blätter, der Hüllblattanhängsel und des Pappus. Die parallele Entwicklung einzelner Merkmale in ganz verschiedenen Sippen hat mehrfach zur Schaffung unnatürlicher Gruppen oder zur Zerreißen natürlicher Zusammenhänge verleitet. Nur die Berücksichtigung möglichst zahlreicher und verschiedenartiger Merkmale bei der Systembildung kann dies wenigstens zum Teil ausschließen.

Schrifttum

- BOISSIER E. 1875. *Flora orientalis*. Vol. 3. Basel u. Genf.
BRESINSKY A. 1963. Bau, Entwicklungsgeschichte und Inhaltsstoffe der Elaiosomen. Studien zur myrmekochoren Verbreitung von Samen und Früchten. — *Bibl. Bot.* 126: 1—54.
DAVIS P. H. & HEYWOOD V. H. 1963. *Principles of Angiosperm Taxonomy*. Edinburgh and London.
DITTRICH M. 1968a. Karpologische Untersuchungen zur Systematik von *Centaurea* und verwandten Gattungen. — *Bot. Jb.* 88: 70—162.
— 1968b. Morphologische Untersuchungen an den Früchten der Subtribus *Cardueae-Centaureinae* (Compositae). — *Willdenowia* 5: 67—107.

- HOLTZ F. 1972. Wuchsformstudien an mitteleuropäischen *Centaurea*-Arten. Unveröff. Diplomarbeit. Göttingen.
- HUBER-MORATH A. 1967. Novitiae Florae Anatolicae. VIII. — Bauhinia 3: 311—390.
- MEUSEL H. 1952. Über Wuchsformen, Verbreitung und Phylogenie einiger mediterran-mitteleuropäischer Angiospermen-Gattungen. — Flora 139: 333—393.
- RUNEMARK H. 1967. Studies in the Aegean Flora XII. Cytologic and morphologic investigations in *Centaurea*. — Bot. Notis. 120: 161—176.
- SERNANDER R. 1906. Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. — K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. 41: Nr. 7.
- SOMMIER S. & LEVIER E. 1900. Enumeratio plantarum anno 1890 in Caucasi lectarum. — Acta Hort. Petrop. 16: 1—586.
- TZVELEV N. 1959. Notulae criticae de sectionibus nonnullis generis *Centaureae* L. — Notul. Syst. Herb. Inst. Bot. Acad. Sci. URSS 19: 409—441.
- WAGENITZ G. 1955. Pollenmorphologie und Systematik in der Gattung *Centaurea* L. s. 1. — Flora 142: 213—279.
- 1960. Über einige Arten der Gattung *Centaurea* aus der Türkei. — Willdenowia 2: 456—468.
- 1963. Die Eingliederung der „*Phaeopappus*“-Arten in das System von *Centaurea*. — Bot. Jb. 82: 137—215.
- 1973. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Centaurea* L. 1. Zur Taxonomie türkischer Arten der Sektionen *Acrolophus* und *Acrocentron*. — Willdenowia 6: 479—507.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1974

Band/Volume: [16_1_4](#)

Autor(en)/Author(s): Wagenitz Gerhard Werner Friedrich

Artikel/Article: [Parallele Evolution von Merkmalen in der Gattung Centaurea. 301-312](#)