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

Phyton (Austria)	Vol. 24	Fasc. 1	35—77	15. 2. 1984

Systematik, Karyologie und Verbreitung der *Festuca valesiaca*-Gruppe *(Poaceae)* in Österreich und Südtirol

Von

Gerhard Pils *)

Mit 7 Abbildungen

Eingelangt am 4. Februar 1983

Key words: *Gramineae, Poaceae; Festuca valesiaca, F. stricta, F. stricta* subsp. *carnuntina* comb. et stat. nov., *F. stricta* subsp. *bauzanina* subsp. nov. — Chromosome numbers, distribution, phylogeny, systematics. — Flora of the Eastern Alps

Summary

Pils G. 1984. Systematics, karyology and distribution of the *Festuca valesiaca* group (*Poaceae*) in Austria and the South Tyrol. — Phyton (Austria) 24 (1): 35—77, 7 figures. — German with English summary.

The biosystematics of the *Festuca valesiaca* group is studied in Austria and the South Tyrol. The group belongs to the taxonomically difficult *F. ovina* agg.

F. valesiaca subsp. *valesiaca* and subsp. *parviflora* are confirmed as diploid (2n = 14). *F. stricta* subsp. *sulcata*, subsp. *stricta*, subsp. *carnuntina* (Tracey) Pils comb. et stat. nov., and subsp. *trachyphylla* are hexaploid (2n = 42) whereas *F. stricta* Host subsp. *bauzanina* Pils subsp. nov. from the South Tyrol is octoploid (2n = 56). Karyological, anatomical, morphological, ecological and chorological data form the basis for a discussion of the phylogeny of the *F. valesiaca* group. Different polyploidy levels have been achieved probably by means of intervarietal autopolyploidy. Relatively young (postdiluvial) differentiations within the different ploidy levels, induced by different habitat conditions, have resulted in the generation of incompletely separated taxa, treated as subspecies (in Austria mostly on the hexaploid level). On the other hand on different polyploid levels similar trends towards adaption to special habitat conditions can be recognised. For instance the formation of sklerenchyma rings in the leafs is obviously a response to extreme aridity. Therefore it seems to have evolved

*) Mag. Dr. Gerhard Pils, Karl Renner-Straße 4/47, A-4040 Linz, Austria.

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

more than once (polyphyletic) from different types with 3 separate sclerenchyma strands.

Zusammenfassung

Pils G. 1984. Systematik, Karyologie und Verbreitung der *Festuca valesiaca*-Gruppe (*Poaceae*) in Österreich und Südtirol. — Phyton (Austria) 24 (1): 35—77, 7 figures. — Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

Die *Festuca valesiaca*-Gruppe, Teil des systematisch äußerst schwierigen *F. ovina* agg., wurde in Österreich und Südtirol eingehend untersucht. *F. valesiaca* subsp. *valesiaca* und subsp. *parviflora* sind diploid (2n = 14). *F. stricta* subsp. *sulcata*, subsp. *stricta*, subsp. *carnuntina* (Tracey) Pils comb. et stat. nov. und subsp. *trachyphylla* sind hexaploid (2n = 42). Die hier neu beschriebene *F. stricta* subsp. *bauzanina* Pils aus Südtirol ist dagegen oktoploid (2n = 56). Neben den zahlreichen Chromosomenzählungen bilden anatomische, morphologische, ökologische und chorologische Befunde die Grundlage für eine Diskussion der Evolutionsvorgänge innerhalb der *F. valesiaca*-Gruppe. Die verschiedenen Polyploidiestufen dürften wohl auf dem Wege der „intervarietalen Autopolyploidie" erreicht worden sein. Anschließend lösten verschiedene Umweltbedingungen innerhalb der einzelnen Polyploidiestufen Differenzierungsvorgänge aus, die aber erst zu unvollständig geschiedenen Sippen geführt haben (in Österreich hauptsächlich auf der hexaploiden Stufe). Diese werden hier als Unterarten eingestuft. Nicht selten lassen sich auf den verschiedenen Polyploidiestufen konvergente Anpassungserscheinungen an besondere Umweltbedingungen beobachten. Beispielsweise ist die Ausbildung von Sklerenchymringen in den Blättern offensichtlich als Anpassung an besondere Trockenheit zu verstehen. Sie hat sich daher anscheinend auch mehrmals unabhängig voneinander (polyphyletisch) aus Typen mit 3-bündeligem Blattsklerenchym entwickelt.

Einleitung

Die vorliegende Arbeit wurde als Teil einer Dissertation unter Anleitung von Univ.-Prof. Dr. F. Ehrendorfer am Botanischen Institut der Universität Wien begonnen. Aus dieser Zeit stammt ein großer Teil der Chromosomenzählungen. Nach Abschluß der Dissertation und meiner Übersiedlung nach Linz konnten die Untersuchungen, bedingt durch anderwärtige berufliche Verpflichtungen, nur mehr in verlangsamtem Tempo weitergeführt werden. Belegmaterial der untersuchten Pflanzen befindet sich im Herbar des Verfassers.

Herrn Univ.-Prof. Dr. F. Ehrendorfer danke ich für die Überlassung von Kulturflächen im Botanischen Garten sowie eines Arbeitsplatzes am Botanischen Institut der Universität Wien. Die Fortführung der Untersuchungen wurde durch einen Förderungspreis des Theodor Körner Stiftungsfonds ermöglicht. Für die Durchsicht und Korrektur des Manuskriptes bin ich Herrn Univ.-Prof. Dr. H. Teppner zu Dank verpflichtet.

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

Die hier untersuchten Sippen sind Teil eines stark abgeleiteten, noch mitten im Stadium der Artbildung befindlichen Formenkreises aus dem sytematisch bekanntermaßen schwierigen *Festuca ovina* agg. (= *F. ovina* s. latiss.). Ihnen wird oft der Rang von „Kleinarten" zuerkannt (vgl. EHRENDORFER 1973). Ihre große Variabilität in Verbindung mit einer relativen Merkmalsarmut erschwert aber die gegenseitige Abgrenzung beträchtlich. Dementsprechend unterschiedlich sind auch heute noch die Ansichten verschiedener Bearbeiter über den taxonomischen Wert der einzelnen Sippen. Im pannonischen Teil Österreichs untersuchte kürzlich TRACEY 1980 diese Verwandtschaftsgruppe. Aus einigen Weltalpentälern liegt eine karyologische Studie von BIDAULT 1967 vor. Die dazwischen klaffende Lücke soll durch die vorliegende Untersuchung geschlossen werden.

Material und Methode

Das für die vorliegende Untersuchung verwendete Lebendmaterial wurde bei ausgedehnten Sammelfahrten in den Jahren 1978—1980 zum größten Teil selbst gesammelt. Dabei wurden von jeder Population 3—10 Pflanzenhorste entnommen und an Ort und Stelle geteilt. Die eine Hälfte wurde sogleich herbarisiert, die andere Hälfte in Plastiksäcke verpackt und im Botanischen Garten der Universität Wien kultiviert. Die Kultur erfolgte in Töpfen mit gewöhnlicher Gartenerde. Die Pflanzen wuchsen ausnahmslos gut an und kamen in der folgenden Vegetationsperiode zur Blüte. Zur Untersuchung der Standortsabhängigkeit der Bestimmungsmerkmale wurden von den kultivierten Pflanzen nochmals Belege angefertigt. Außer den an Gartenmaterial gewonnenen Ergebnissen wurden auch viele Feldbeobachtungen von zahlreichen Exkursionen verwertet.

Die Fundortsangaben für die karyologisch untersuchten Pflanzen sind durch die Quadranten-Nummern für die Rasterflächen der „Kartierung der Flora Mitteleuropas" (vgl. NIKLFELD 1978) ergänzt. Außerdem werden im Botanischen Garten unter dem Symbol F- vergebene Kulturnummern erwähnt.

Für karyologische Untersuchungen wurden Wurzelspitzen mit Colchicin (0,1%) vorbehandelt, nach der Methode von BATTAGLIA 1957 fixiert und nach der Feulgen-Methode gefärbt.

Die Epidermispräparation erfolgte nach der Methode von UJHELYI 1954. Detaillierte Analysen nach dieser Methode sind allerdings mit ziemlich zeitaufwendigen Präparationen verbunden. Außerdem ist auch die Variabilität der Blattepidermen beträchtlich, die Unterschiede zwischen den Sippen dagegen in der Regel nur gering. Es sind also zahlreiche Untersuchungen notwendig, um die Variabilität richtig abschätzen zu können und die für die einzelnen Sippen charakteristischen

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

Eigenheiten ihrer Blattepidermen zu erkennen. Diese Methode eignet sich daher schlecht für routinemäßige Bestimmungsarbeiten an größeren Mengen von Herbarmaterial sowie für ihre Anwendung in Bestimmungsschlüsseln. Ohne größeren Präparationsaufwand, normalerweise schon durch Aufbiegen oder Spalten des Blattes können dagegen die Spaltöffnungen sichtbar gemacht werden. Einlegen in Bleichungsmittel (z. B. Chloralhydrat) erleichtert die genaue Messung. In der vorliegenden Arbeit wurden jeweils 20 Spaltöffnungen pro Pflanze gemessen und daraus der Mittelwert gebildet.

Allgemeine Hinweise zur *F. valesiaca*-Gruppe

Auf Grund ihrer borstlich gefalteten Blätter mit fast bis zur Basis offener Blattscheide und intravaginaler Verzweigung werden die hier untersuchten Sippen dem *F. ovina* agg. zugerechnet. Darüberhinaus zeichnen sie sich durch normalerweise rauhe, 5-nervige Blätter und eine Verteilung des Blattsklerenchyms in 3 Bündeln (Abb. 1 a) aus. Abweichende Typen (bes. *F. stricta* subsp. *stricta* und subsp. *trachyphylla*) lassen sich aus derartigen Formen herleiten und sind durch Übergangsformen mit diesen verbunden (Abb. 2 a—c). Die Karyopsen aller untersuchten Sippen sind lang-oval und kahl. Sie sind mit den etwas verhärteten Deck- und Vorspelzen zum größten Teil verwachsen und bilden daher mit diesen zusammen eine Verbreitungseinheit.

Wie in Pils 1980 b bei der *F. violacea*-Gruppe wurden auch hier die verschiedensten morphologischen und anatomischen Merkmale auf ihre Brauchbarkeit für eine sichere Unterscheidung der einzelnen Sippen bzw. ein sicheres Diagnostizieren des Polyploidiegrades überprüft. Behaarungsmerkmale, die sich beispielsweise in der *F. violacea*-Gruppe als sehr nützlich erwiesen haben, stellten sich hier leider als viel zu variabel heraus. So kann die Behaarung der Spelzen und Blattscheiden schon zwischen den Individuen einer Population sehr stark schwanken. Als Extremfälle wurden in Abb. 4 ein dicht behaartes Ährchen von *F. stricta* subsp. *bauzanina* einem fast kahlen von *F. stricta* subsp. *sulcata* gegenübergestellt. Bei beiden Unterarten kommen auch Ährchen vom jeweils anderen Behaarungstyp vor. Nur die diploide *F. valesiaca* weist mit ihren regelmäßig kahlen Blattscheiden und den meist nur gegen die Spitze zu behaarten Deckspelzen eine gewisse Konstanz der Behaarungsmerkmale auf. Als sicherstes Unterscheidungskriterium zwischen den hexaploiden Pflanzen (*F. stricta* subsp. *stricta*, subsp. *sulcata*, subsp. *carnuntina* und subsp. *trachyphylla*) muß demnach immer noch die Form des Blattquerschnittes gelten.

Die verschiedenen Polyploidiestufen unterscheiden sich voneinander nur in einer Reihe quantitativer Merkmale. Mit steigendem Polyploidiegrad nehmen Blattdurchmesser, Ährchengröße (vgl. Abb. 4), Karyopsen-

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

länge und -gewicht, Wuchshöhe und Spaltöffnungslänge normalerweise zu (vgl. Tab. 1). Die Überschneidungen der Meßwerte sind allerdings meist beträchtlich und oft werden die Unterschiede durch Anpassungsvorgänge an lokale Umweltbedingungen (z. B. besonders dicke Blätter bei der stark xeromorph gebauter *F. stricta* subsp. *carnuntina*) zusätzlich verwischt.

Tabelle 1

Vergleich ploidieabhängiger Meßwerte bei diploiden, hexaploiden und oktoploiden Pflanzen

		Spaltöffnungslängen (µm) Mittelwerte	Extremwerte	Karyopsenlängen (mm)
F. valesiaca	(2x)	25—31	(22—)24—32(—34)	2,0—2,5
F. stricta subsp. *sulcata*	(6x)	38—43	(33—)36—45(—47)	2,4—3,3
F. stricta subsp. *bauzanina*	(8x)	38—43	(34—)37—46(—48)	2,8—3,6

Diploide Pflanzen lassen sich also im Untersuchungsgebiet an den Spaltöffnungslängen in der Regel eindeutig von hexa- und oktoploiden Pflanzen unterscheiden. Diese Befunde decken sich gut mit den Angaben von Patzke 1974 und Tracey 1980. Demgegenüber gibt Bidault 1967 an dem von ihm untersuchten Material aus den Westalpen nur minimale Schwankungen der Spaltöffnungslängen an (für diploide *F. valesiaca:* 30,76 ± 0,30µm). Dies steht in ausgesprochenem Gegensatz zu allen eigenen Ergebnissen [vgl. auch die in Pils 1980 b untersuchte polyploide Sippenreihe von *F. norica* (Hackel) K. Richter]. Die Unterscheidung von hexaploiden und oktoploiden Pflanzen ist nach morphologischen Merkmalen schwierig, an einzelnen Herbarexemplaren oft auch unmöglich.

Blatt-Epidermis

Auch vergleichende Untersuchungen der Blattepidermen erbrachten (abgesehen von den Spaltöffnungslängen) keine scharfen Unterschiede. Die im folgenden gebrauchten Symbole für die einzelnen Epidermiselemente wurden der grundlegenden Arbeit von Prat 1931 entnommen. Die Blattunterseite besteht bei allen Sippen aus stark verzahnten Grundgewebszellen (1_3), welche mit Kiesel-Korkzellengruppen (SZ) und verstreuten Haaren (P_2) alternieren. Der Blattrand ist mit hakenförmigen Haaren besetzt. Die daran anschließenden Partien der Blattoberseite zeigen oft den gleichen Aufbau wie die Blattunterseite. Dies ist am deutlichsten bei *F. valesiaca, F. stricta* subsp. *sulcata* und

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

F. stricta subsp. *bauzanina* und wird seit HORÁNSKY 1955 als Randstreifen bezeichnet. Spaltöffnungen (X) befinden sich immer nur auf der Blattoberseite. Sie sind hier in Längsreihen angeordnet, fehlen aber auf den Blattrippen. Die Grundgewebszellen der Blattoberseite sind (abgesehen von Randstreifen) langgestreckt und kaum verzahnt (1_2)

Im übrigen sind die Unterschiede der Blattoberseiten zwischen besonders stark xeromorph gebauten Formen (*F. stricta* subsp. *stricta* und subsp. *carnuntina)* und mehr mesophilen Typen *(F. stricta* subsp. *sulcata*) auffälliger als zwischen Sippen verschiedener Polyploidiestufe, aber ähnlicher Ökologie (z. B. *F. stricta* subsp. *sulcata* und subsp. *bauzanina*). Die Xero-Formen zeichnen sich regelmäßig durch mehr und längere Haare sowie das Vorkommen von Korkzellen (Z) auf der Blattoberseite aus, welche bei *F. stricta* subsp. *sulcata* und *F. valesiaca* normalerweise fehlen. Besonders zahlreiche Korkzellen, viele lange Haare und stark verzahnte Grundgewebszellen weisen auch die von TRACEY 1980 untersuchten, tetraploiden und als *F. pseudodalmatica* KRAJ. ap. DOMIN bezeichneten Pflanzen vom Visegráder Schloßberg (Ungarn) auf.

Die eigenen Ergebnisse stimmen im wesentlichen mit den bereits vorliegenden Beschreibungen von HORÁNSZKY 1955 und TRACEY 1980 überein. Es muß aber besonders auf die im Verlauf der sehr zahlreichen eigenen Untersuchungen festgestellte hohe Variabilität auch der epidermalen Merkmale hingewiesen werden. Zum Teil wurden morphologisch durch das eine oder andere Merkmal auffallende Pflanzen als eigene Art beschrieben (vgl. z. B. *F. brevipila* unter 5. *F. stricta* subsp. *trachyphylla*). *Bei* unserer Kenntnis der hohen Variabilität der subsp. *trachyphylla* läßt sich der Artrang für derartige Formen kaum vertreten, stellen sie doch nur einen von der Norm etwas abweichenden Typ dar, der durchaus noch im weiten Variationsspektrum dieser Sippe liegt.

Bestimmungsschlüssel für *F. valesiaca* s. lat. in Österreich und Südtirol

1 Blätter sehr dünn (0,3—0,55 mm), mit 3 Sklerenchymbündeln (Abb. 1 a—c, seltener auch mit Zwischenbündeln: Abb. 1 d und e) und 5 Nerven, Blattscheiden kahl, Spaltöffnungen (22—)25—31 (—34) µm lang 2

1* Blätter normalerweise dicker als 0,5 mm, Blattscheiden behaart oder kahl, Spaltöffnungen (33—)36—45(—48) µm lang 4

2 Ährchen höchstens 6,5(—6,7) mm lang (Abb. 4 a), Chromosomenzahl: 2n = 14 *(F. valesiaca)* 3

2* Ährchen größer, 6—8 mm lang, Spaltöffnungen im oberen Schwankungsbereich von *F. valesiaca,* 30—32 µm lang, Blätter häufig mit Zwischenbündeln, Chromosomenzahl: 2n = 28; vielleicht im Südburgenland? ..... *F. pseudodalmatica,* vgl. 9*

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

3 Deckspelzen schmal-lanzettlich, 3,7—4,3 mm lang, kahl oder gegen die Spitze zu behaart, Granne fast halb so lang wie die Spelze, Blätter blaugrau und meist stark bereift; Pflanze kontinentaler Trockenrasen ..... *F. valesiaca* subsp. *valesiaca*

3* Deckspelzen breit-lanzettlich, 2,5—3,7 mm lang, Granne kürzer (höchstens 1/3 der Spelzenlänge), Blätter blaugrau, seltener fast grün, unbereift oder schwach bereift; in typischer Ausbildungsform in verdichteten Trittrasen und Salzrasen des pannonischen Gebietes ..... *F. valesiaca* subsp. *parviflora*

4 Blätter im Querschnitt mit dickem, als ziemlich gleichmäßiger Ring ausgebildetem Sklerenchym (Abb. 2j und k), 5-nervig, dunkel grün, sehr rauh und steif, ziemlich dick, (0,65—)0,7—0,9(—1) mm im Durchmesser, hexaploide Pflanzen (2n = 42); in Kalkfelssteppen und lichten Schwarzföhrenbeständen des niederösterreichischen Alpenostrandes, des Steinfeldes und selten im Leithagebirge .... *F. stricta* subsp. *stricta*

4* Blätter im Querschnitt mit 3-bündeligem oder höchstens zu einem unterbrochenem Ring zusammentretendem Sklerenchym (dann aber meist mit 7 Nerven wie in Abb. 2 c—g) 5

5 Blätter (6—)7-oder mehrnervig, Sklerenchym in der Regel ein stark unterbrochener, an den Rändern und in der Blattmitte verstärkter Ring (Abb. 2 c—g), selten auf 3 Bündel reduziert (Abb. 2 b), Blattdurchmesser (0,65—)0,7—1(—1,2) mm, Chromosomenzahl: 2n = 42; in Westösterreich und in bodensauren Gebieten häufig, mit Rasenmischungen weit verbreitet ..... *F. stricta* subsp. *trachyphylla*

5* Blätter 5(—6)-nervig, Sklerenchym normalerweise in 3 Bündeln (Abb. 1 f—l), seltener mit Zwischenbündeln (Abb. 1 m—n), die sich höchstens bei Einzelindividuen zu einem unterbrochenen, in der Blattmitte und am Rand stark verdickten Ring schließen können Abb. 1 o) 6

6 Blätter mit 3 sehr mächtigen Sklerenchymbündeln, Querschnitt daher mit U-förmigem Umriß (Abb. 2 n und i), sehr dick (0,7—1 mm) und steif, fahlgrün, Chromosomenzahl: 2n = 42; in typischer Form in den extremen Felssteppen der Hainburger Berge, in Übergangsformen zur subsp. *sulcata* z. B. auch in der Wachau .... *F. stricta* subsp. *carnuntina*

6* Sklerenchymbündel schwächer, Blätter daher weniger steif (Abb. 1 f—o), grün oder glauk 7

7 Chromosomenzahl: 2n = 56, Ährchen groß, (7—)7,5—8,5(—8,7) mm lang (Abb. 4 c), Karyopsen 2,8—3,6 mm lang, auffallend kräftige Pflanzen; bisher nur aus Südtirol nachgewiesen (Eisacktal und Etschtal ab dem Schnalstal, Abb. 6) ..... *F. stricta* subsp. *bauzanina*

7* Chromosomenzahl: 2n = 42, seltener auch 2n = 28, Ährchen mittel-

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

groß (6,0—)6,5—7,5(—8) mm lang (Abb. 4 b), Karyopsen 2,4—3 (—3,3) mm lang 8

8 Chromosomenzahl: 2n = 42, Blätter ohne oder nur mit schwachen Sklerenchymzwischenbündeln; häufig in Trocken- und Magerrasen des ganzen Gebietes, nur an stark bodensauren Standorten und westlich des Arlberges von der subsp. *trachyphylla* vertreten, in S-Tirol bisher nur im obersten Vintschgau (bis Laas) nachgewiesen .... *F. stricta* subsp. *sulcata*

8* Chromosomenzahl: 2n = 28, Blätter häufig mit Zwischenbündeln, die nicht selten zu einem dünnen, meist unterbrochenen Ring zusammentreten können; osteuropäische Pflanzen, die vielleicht den äußeren Osten Österreichs gerade noch erreichen 9

9 Pflanze lockerer Sandböden der osteuropäischen Tiefebenen, in Österreich aus dem Marchfeld angegeben; Deckspelzen lanceolat (wie bei *F. stricta* subsp. *sulcata*, von der sie mit Sicherheit anscheinend nur karyologisch unterschieden werden kann) .... *F. javorkae* [1]) (Text: siehe unter *F. stricta* subsp. *sulcata*)

9* Pflanze trockener Rasen und lichter Wälder der osteuropäischen Hügelländer, in Österreich aus dem S-Burgenland (Hügelland zwischen Rechnitz und Güssing) angegeben; Deckspelzen schmal lanceolat, Epidermis im Gegensatz zu der an ähnlichen Standorten ebenfalls vorkommenden *F. stricta* subsp. *sulcata* mit zahlreichen Korkzellen und stark verzahnten Grundgewebszellen auf der Blattoberseite ..... *pseudodalmatica* [2])
(Text: siehe unter *F. stricta* subsp. *sulcata*)

1. ***Festuca valesiaca*** Gaudin,
Agrost. Helv. 1: 242 (1811)

Typus: Die Art wurde aus dem Wallis beschrieben (Lau?).

F. valesiaca subsp. *valesiaca*

Karyologisch überprüfte Pflanzen (vgl. Abb. 3):

Österreich, Burgenland: Am Kalvarienberg bei Neusiedl/See, ca. 150 m s. m. (8067/3), Trockenrasen über Löß, 30. 4. 1978 (F-662) .. 2n = 14

---

[1]) Da *F. javorkae* vom Autor an den dafür in Frage kommenden Stellen nicht nachgewiesen werden konnte und auch aus Osteuropa kein eindeutiges, karyologisch untersuchtes Material zur Verfügung stand, mußten die Angaben für diese Sippe der Arbeit von Tracey 1980 entnommen werden.

[2]) Auch bei dieser Sippe verlief eine Nachsuche an einer angegebenen Lokalität negativ. Die Angaben für *F. pseudodalmatica* mußten daher den Arbeiten von Markgraf-Dannenberg 1980 sowie Tracey 1980 entnommen werden. Sie beziehen sich aber anscheinend auf tschechische und ungarische Pflanzen und nicht auf die fraglichen österreichischen Vorkommen.

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

Österreich, Niederösterreich, Hainburger Berge, Am Hundsheimer Berg, ca. 350 m s. m. (7867/4), flachgründige Wiesensteppe über Kalk, 30. 4. 1978 (F-661) ..... 2n = 14
—, —, Wachau: Dürnstein, ca. 250 m s. m. (7659/1), lückiger Trockenrasen über Gföhlergneis, 24. 6. 1978, (F-687) ..... 2n = 14
—, —, —: Spitz, Rasensteppe auf Kalk (7658/1), TRACEY 1980 .. 2n = 14
—, —, —: Loiben, Rasensteppe (7659/1), TRACEY 1980 ..... 2n = 14
—, —, —: Unterloiben, Rasensteppe (7659/1), TRACEY 1980 .. 2n = 14
—, —, Weinviertel: Langenlois, Rasensteppe über Löß (7559/2), TRACEY 1980 ..... 2n = 14
—, —, —: Bisamberg bei Wien, Steppenrasen (7664/3), TRACEY 1980 .. .. 2n = 14
—, —, —: Retz, Rasensteppe über Granit (7261/2), TRACEY 1980 .... 2n = 14
—, Wien, Lobau: Panozzalacke, Heißlände auf Donauschotter (7865/1), TRACEY 1980 ..... 2n = 14
—, Nordtirol, oberes Inntal: Oberhalb von Kauns, ca. 1150 m. s. m. (8930/1), Trockenrasen, 21. 6. 1979 (F-820) ..... 2n = 14
—, —, —: Unterhalb von Ladis, ca. 1200 m s. m. (8929/2), beweideter Trockenrasen, 20. 6. 1979 (F-818) ..... 2n = 14
Italien, Südtirol, Vintschgau: Am Tartscher Büchl, ca. 1060 m s. m. (9329/1), felsiger Silikattrockenrasen, 20. 6. 1979 (F-812) ..... 2n = 14
—, —, —: Auf der Laaser Leiten oberhalb von St. Sisinius, ca. 920 m s. m. (9330/3), stark degradierter Weiderasen, 19. 6. 1979 (F-810) 2n = 14
—, —, —: Im Schnalsertal ca. 1,5 km nördlich von Karthaus, ca. 1400 m s. m. (9231/3), SSE exponierter Gneisschutthang mit vereinzelten Lärchen, 19. 6. 1979 (F-807) ..... 2n = 14
—, —, Etschtal südlich von Bozen: Am Burgberg von Castel Feder bei Auer, ca. 400 m s. m. (9633/4), Trockenrasen über Quarzporphyr, 1. 6. 1979 (F-790) ..... 2n = 14

F. valesiaca subsp. *parviflora* (HACK.) TRACEY

TRACEY 1977 stellt die — zumindest in Österreich — ebenfalls diploide *F. pseudovina*, eine besonders für primäre Salzsteppen charakteristische Sippe, als Unterart ebenfalls zu *F. valesiaca:*

F. valesiaca subsp. parviflora (HACK), TRACEY, Plant Syst. Evol. 128: 291 ≡ *F. duriuscula* subsp. *parviflora* HACK, Természtrajzi Füz. 2: 288 (1878). — T y p u s: Ungarn, „*F. ovina.* Kalocz" in Herb. KITAIBEL (BP, cf. TRACEY 1980).

Syn.: *F. pseudovina* HACK. ex WIESBAUR, Österr. bot. Z. 30: 126 (1880)

Diese Auffassung erscheint uns durch die ebenfalls beobachtete Häufigkeit von Übergangspopulationen gerechtfertigt. In der Verbreitungskarte (Abb. 3) wurden demnach nur reine „*parviflora*"-Popula-

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

tionen mit eigenen Signaturen berücksichtigt. Solche Populationen hat TRACEY 1980 aus dem burgenländischen Seewinkel untersucht und folgende Zählungen für *F. valesiaca* subsp. *parviflora* durchgeführt:

Österreich, Burgenland, Seewinkel: Podersdorf (8166/4 und 8167/2), Salzsteppe (F-460 und F-463), TRACEY 1980 ..... 2n = 14
—, —, —: Lange Lacke (8267/1), TRACEY 1980 ..... 2n = 14

Merkmale, Variabilität, Hybridisierung

Nach den angeführten Zählungen sind beide Unterarten von *F. valesiaca* im Untersuchungsgebiet einheitlich diploid. Dies deckt sich mit den vorliegenden Angaben aus den französischen und schweizerischen Alpentälern (LEVICKIJ & KUZMINA 1927, BIDAULT 1967, TRACEY 1980) und aus der Tschechoslowakei (BAKSAY 1958). Interessanterweise liegen aus Ungarn diploide (PÓLYA 1948, BAKSAY 1958, TRACEY 1980) und tetraploide Zählungen vor (FELFÖLDY 1947 a, b). Es sollte aber untersucht werden, ob sich die Angabe von FELFÖLDY [publiziert unter dem Namen „*F. pseudovina* (HACK.) BECK."] nicht überhaupt auf eine andere Sippe bezieht. Nach HORÁNSZKY & al. 1971 kommt in Ungarn jedenfalls die subsp. *parviflora* (= *F. pseudovina*) nur auf der diploiden Stufe vor, dafür sollen von der subsp. *valesiaca* 2x- und 4x-Populationen existieren, wobei die 4x-Form häufiger sein soll. Auf welchen Untersuchungen diese Behauptung beruht, wird leider nicht angegeben. Auch aus der UdSSR liegen Chromosomenzählungen vor. Bereits LEVICKIJ & KUZMINA 1927 geben die diploide Chromosomenzahl aus S-Rußland (Saratov) an. Die gleiche Zahl berichtet in letzter Zeit ALEKSEEV 1980 aus Armenien und der Region Krasnodar (südlich von Rostov). Daneben stellten LEVICKIJ & KUZMINA 1927 in der Ukraine (Kiev) auch die hexaploide Chromosomenzahl (2n = 42) fest. Dabei haben sie aber möglicherweise dünnblättrige Exemplare von *F. stricta* subsp. *sulcata* mit *F. valesiaca* verwechselt.

Typische *F. valesiaca* s. str. ist eine glauke und meist stark bereifte Pflanze kontinentaler Trockenrasen. Durch die längeren und dabei ziemlich schmalen Deckspelzen unterscheidet sie sich von typischen „*parviflora*"-Pflanzen. Letztere sind außerdem oft unbereift und können sowohl grün als auch glauk sein. Nach TRACEY 1980, die dieses Problem näher untersucht hat, sind Übergangspopulationen recht häufig. Sie treten besonders an Sekundärstandorten auf und sind nach TRACEY 1977, 1980 offensichtlich hybridogener Entstehung.

Gegen die höherpolyploiden Sippen läßt sich *F. valesiaca* normalerweise schon im Gelände durch ihre sehr dünnen Blätter abgrenzen (Abb. 1 a—e). Die im benachbarten Ungarn und der Tschechoslowakei, vielleicht auch im Südburgenland vorkommende tetraploide *F. pseudodalmatica* hat nach SIMON 1964 zwar ebenfalls ziemlich dünne Blätter,

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

aber dafür deutlich größere Ährchen. Bei uns sind Verwechslungen nur mit sehr dünnblättrigen, glauken Exemplaren von *F. stricta* subsp. *sulcata* möglich. In solchen Zweifelsfällen stellen die wesentlich kürzeren Spaltöffnungen von *F. valesiaca* eine wichtige Bestimmungshilfe dar (vgl. Tab. 1). Die Feststellung von TOMANN 1976, daß in Böhmen die Blattfarbe das sicherste Unterscheidungsmerkmal zwischen *F. valesiaca* und *F. stricta* subsp. *sulcata* sei (grau und bereift bei *F. valesiaca*, grün und unbereift bei *F. stricta* subsp. *sulcata*), gilt nur im pannonischen Teil Österreichs. Weiter westlich, besonders im Übergangsbereich zu *F. stricta* subsp. *trachyphylla* kann auch die subsp. *sulcata* sowohl grün als auch glauk sein. Dies trifft auch für die dekaploide *F. stricta* subsp. *bauzanina* Südtirols zu.

Über Primärhybriden von *F. valesiaca* s. str. mit der zur *F. pallens*-Verwandtschaft gehörigen, ebenfalls diploiden *F. vaginata* W. & K. ex WILLD. wird seit HACKEL 1882 berichtet. Leider liegen über die Fertilität solcher Hybriden noch keine Untersuchungen vor.

Nach TRACEY 1980 lassen sich in manchen Populationen (genannt wird eine Population bei Mödling in Niederösterreich) auf Grund der dichter behaarten und mit relativ zahlreichen Korkzellen besetzten Blattoberflächen (hybridogene) Einflüsse von *F. pallens* HOST nachweisen. Da diese Pflanzen in ihren übrigen anatomischen Merkmalen (z. B. dem von TRACEY abgebildeten Blattquerschnitt) vollkommen typische *F. valesiaca* darstellen und außerdem Behaarung sowie Korkzellenverteilung auf der Blattoberseite schwanken können, bedarf unserer Ansicht nach die Annahme eines introgressiven Einflusses von *F. pallens* noch einer experimentellen Bestätigung.

Umgekehrt berichtet ebenfalls TRACEY 1980 über Populationen der tetraploiden *F. guestphalica* BOENNINGH. ex RCHB., die ihrerseits von *F. valesiaca* hybridogen beeinflußt sein sollen. Die betreffenden Pflanzen sind nach TRACEY wie *F. guestphalica* tetraploid und weisen eine praktisch gleiche Epidermisstruktur auf. Als Einflüsse von *F. valesiaca* werden die Tendenz zur Unterbrechung des Sklerenchymringes, das häufige Auftreten von 4 Furchen auf der Blattoberseite kombiniert mit 5-Nervigkeit der Blätter angeführt. Da einerseits bisher noch keine triploiden Primärhybriden zwischen den beiden Sippen karyologisch nachgewiesen wurden, andererseits es sich bei *F. guestphalica* um eine (oder mehrere?) morphologisch sehr variable und noch zu wenig bekannte Sippe handelt, muß es auch hier dahingestellt bleiben, ob es sich tatsächlich um Introgressionen von *F. valesiaca* oder vielleicht nur um blattanatomisch besonders variable Populationen handelt. Gegen die Annahme einer Introgression von *F. valesiaca* spricht unter anderem, daß ZIELONKOWSKI 1972 in seiner *Festuca*-Bearbeitung des Regensburger Raumes unter dem Namen *F. ovina* L. subsp. *ovina* var. *firmu-*

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

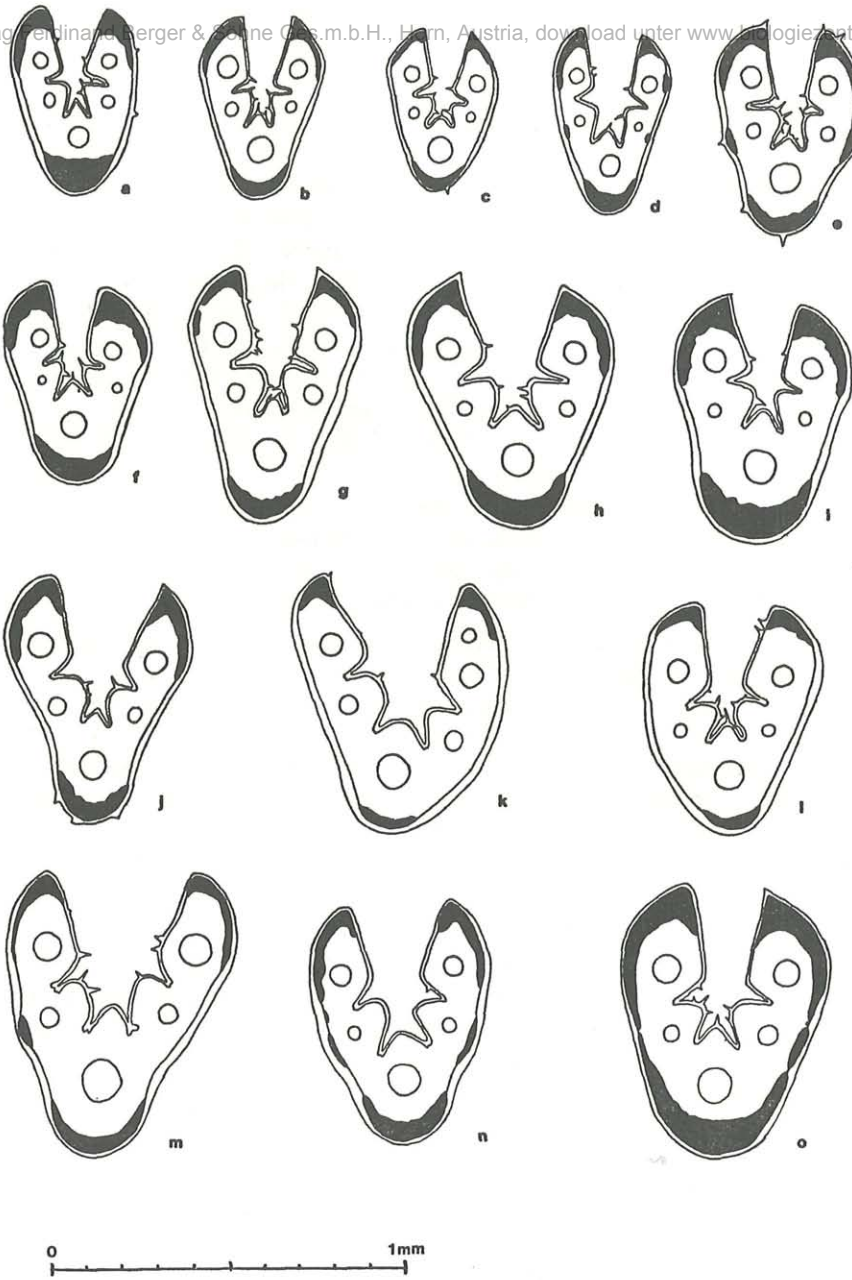

Abb. 1. Blattquerschnitte von *F. valesiaca* (a—e), *F. stricta* subsp. *sulcata* (f—j) und *F. stricta* subsp. *bauzanina* (k—o).

a Laaser Leiten (F-810/1), b Kauns (F-820/1), c Castell Feder (F-790/1), d Dürnstein, Wachau, Niederösterreich (karyologisch nicht untersucht!), e Schnalstal (F-807/1), f Weißenstein (F-698/1), g Mattehanshöhe (F-762/2), h Laaser Leiten (F-811/1), i Laaser Leiten (F-811/3), j Eisenberg (F-797/1), k Castell Feder (F-791/1), l Castell Feder (F-791/2), m Sterzing (F-805/2), n Schnalstalmündung (F-809/1, Holotypus!), o Vilpian (F-806/1). — n in Herb. WU, übrige in Herb. Pils

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

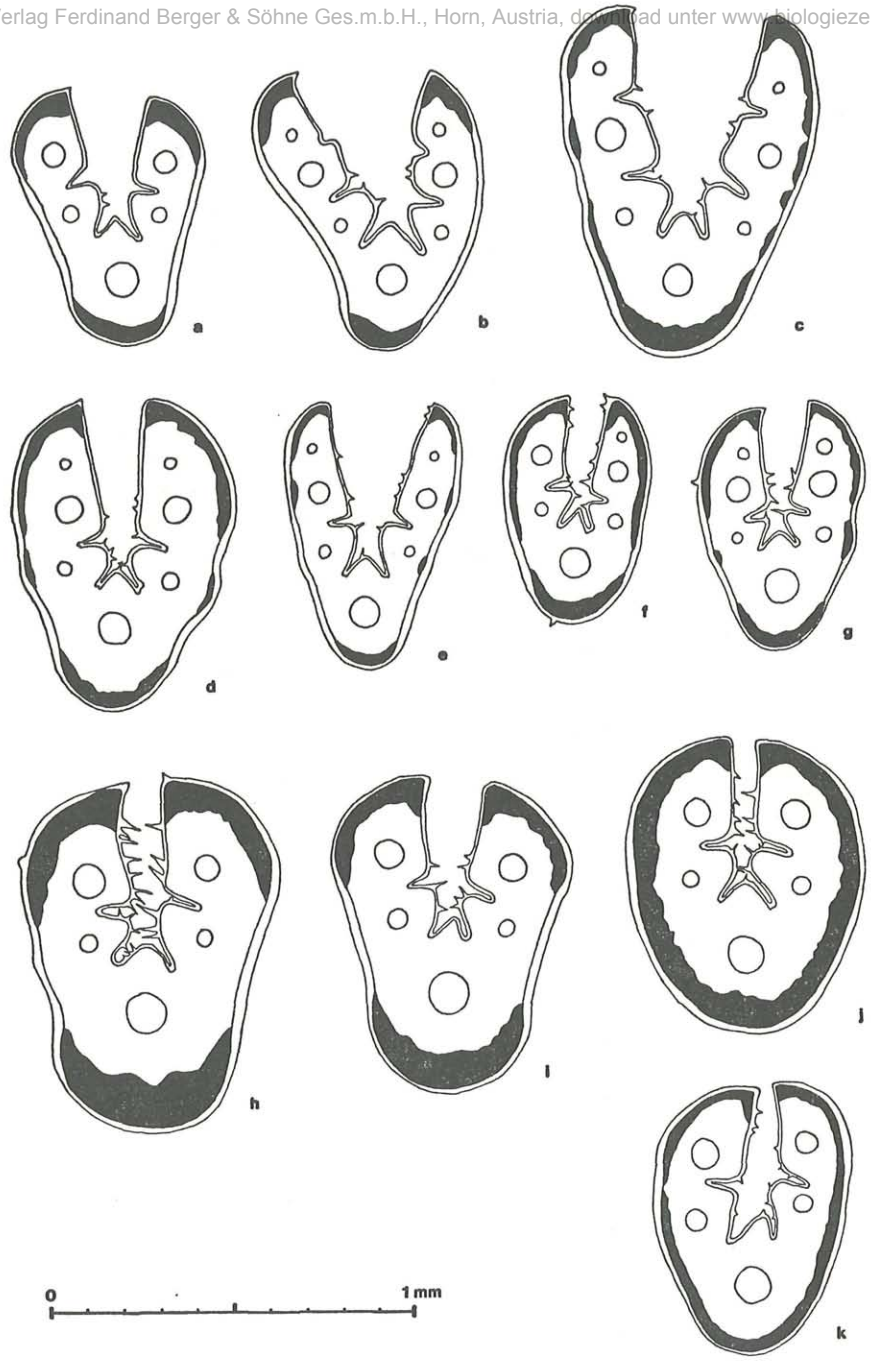

Abb. 2. Blattquerschnitte von *F. stricta* subsp. *sulcata* (a), Übergangsform zwischen *F. stricta* subsp. *sulcata* und *subsp. trachyphylla* (b), *F. stricta* subsp. *trachyphylla* (c—g), *F. stricta* subsp. *carnuntina* (h, i) und *F. stricta* subsp. *stricta* (j, k).

a—c Mallnitz (F-697/1, 6 und 5), d Pregarten (F-736/1), e Zillertal (F-836/3), f Zillertal (F-836/1), g Ötztal (F-824/1), h Hundsheimer Berg (F-658/1), i Hundsheimer Berg (F-665), j Josefswarte (F-678/1), k Schwarzkogel (F-656. — Alle in Herb Pils

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

lacea MARKGRAF-DANNENBERG ebenfalls Pflanzen mit unterbrochenem Sklerenchymring und 4-furchigen Blättern beschreibt. In diesem Gebiet kommt allerdings *F. valesiaca* gar nicht vor! Theoretisch könnte es sich um Einflüsse der dort ebenfalls häufigen *F. stricta* subsp. *sulcata* handeln. Da ZIELONKOWSKI leider an den von ihm morphologisch und anatomisch untersuchten Pflanzen keine Chromosomenzählungen vorgenommen hat, sind auch in diesem Fall keine schlüssigen Aussagen möglich.

Verbreitung

Wie aus der Verbreitungskarte (Abb. 3) ersichtlich, weist *F. valesiaca* subsp. *valesiaca* im Untersuchungsgebiet eine bizentrische Verbreitung auf. Das Hauptareal liegt im pannonischen Osten Österreichs. Daneben besiedelt diese Sippe noch die trockensten, kontinentalsten Alpentäler im Westen. Ähnliche Disjunktionen zeigt ja auch eine Reihe anderer pannonischer Gewächse. Es sei in diesem Zusammenhang nur auf die Arealbilder von *Dracocephalum austriacum* L. und *Oxytropis pilosa* (L.) DC. verwiesen (MEUSEL & al. 1965 und 1978). Derartige Arealformen sind ganz offensichtlich klimatisch und zwar haupt-

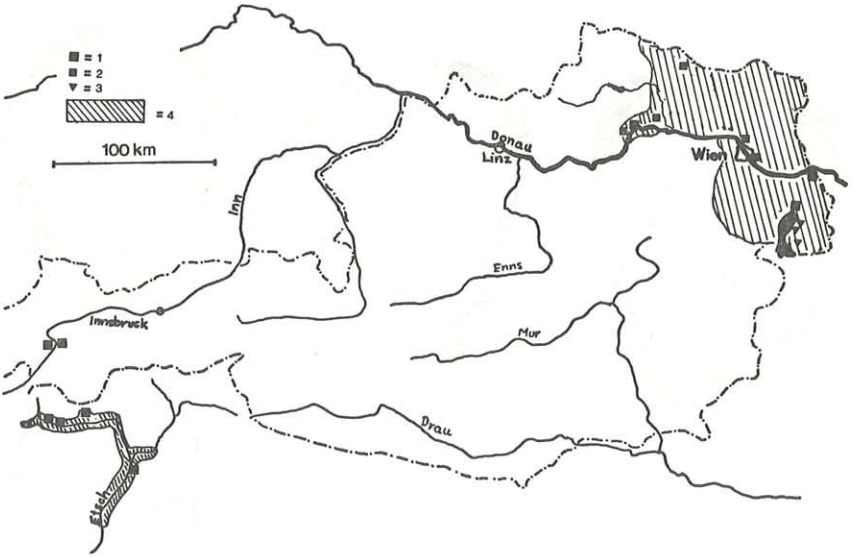

Abb. 3. Verbreitungskarte von *F. valesiaca* in Österreich und Südtirol. — 1 = *F. v.* subsp. *valesiaca* (incl. Übergangspopulationen zu subsp. *parviflora*), vom Autor karyologisch überprüfte, diploide Populationen (2n = 14). — 2 = *F. v.* subsp. *valesiaca*, Zählungen von TRACEY 1980 (2n = 14). — 3 = *F. v.* subsp. *parviflora* (reine Populationen des Seewinkels); von TRACEY 1980 karyologisch überprüft (2n = 14). — 4 = Zusammenhängendes Verbreitungsgebiet von *F. valesiaca*

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

sächlich durch niedrige Jahresniederschlagsmengen (unter 700 mm) bedingt. Bezeichnenderweise ist *F. valesiaca* ja auch in Mitteldeutschland auf das zentrale Trockengebiet mit jährlichen Niederschlägen unter 500 mm beschränkt (RAUSCHERT 1960). Im Etschtal südlich von Meran liegt der Jahresniederschlag zwar etwas höher, dies wird aber offensichtlich durch die deutlich höheren Sommertemperaturen wieder ausgeglichen. Gegen den feuchteren Süden zu wird *F. valesiaca* rasch seltener und dürfte bei TRIENT die Südgrenze erreichen (KIEM 1978). Auch in das Eisacktal dringt dieses trockenheitsliebende Gras nur wenig ein (KIEM 1978). Nach ZOLLER 1964 kommt es im Münstertal noch vor, fehlt aber im Unterengadin. Im Inntal taucht *F. valesiaca* schließlich lokal im Trockengebiet von Ladis und Kauns (südlich von Landeck) wieder auf (vgl. auch KIELHAUSER 1954). Dies sind die einzigen gesicherten Vorkommen dieser Sippe in Österreich außerhalb des pannonischen Raumes. Aus Kärnten, der Steiermark und Vorarlberg, von wo sie unter anderem BECK 1913 sowie JANCHEN & MARKGRAF-DANNENBERG 1960 ebenfalls angegeben, habe ich bisher noch keine Belege gesehen. In ihrer letzten Arbeit berichtet übrigens auch MARKGRAF-DANNENBERG 1979, daß die Vorkommen in Kärnten nicht bestätigt werden konnten.

Reine *F. valesiaca* subsp. *parviflora*-Populationen kommen vor allem auf Salzböden des Seewinkels im Burgenland vor. Daneben ist diese Sippe aber auch für gewisse Trittrasengesellschaften des pannonischen Raumes bezeichnend, z. B. für viele Freibäder Wiens (Lobau, Alte Donau).

Das Gesamtareal von *F. valesiaca* (inkl. subsp. *parviflora*) erstreckt sich von den Tälern der französischen Alpen (nach KERGUÉLEN 1979 auch in der Limagne: Puy-de-Dôme) durch die kontinentalsten und trockensten Teile Mitteleuropas bis Griechenland und Kleinasien (MARKGRAF-DANNENBERG 1976). Im Osten überschreitet diese Sippe den Ural und das Altai-Gebirge. Die östlichsten mir bekannt gewordenen Fundorte stammen aus der Mongolischen VR., und zwar aus der Umgebung von Ulan Bator (ALEKSEEV 1977).

2. ***Festuca stricta*** HOST **subsp. *sulcata*** (HACKEL) PATZKE, Österr. bot. Z. 108: 506 (1961)

≡ *F. ovina* subsp. *sulcata* var. *sulcata* HACKEL, Bot. Centralbl. 8: 405 (1881). Typus: Ein Lectotyp wurde meines Wissens aus dem Originalmaterial HACKELS (W) noch nicht bestimmt.
Syn.: *F. rupicola* HEUFFEL, Verh. zool.-bot. Ges. Wien 8: 233 (1858).

Karyologisch überprüfte Pflanzen (vgl. Abb. 6):
Österreich, Burgenland, Nordburgenland: Am Kalvarienberg bei Neusiedl/See (8067/3), Wiesensteppe, TRACEY (1980) ..... 2n = 42

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

Österreich, Burgenland, Südburgenland: Auf der Kuppe des Eisenberges, ca. 400 m s. m. (8864/1), in lichten *Quercus petraea — Pinus sylvestris* Wäldern über Andesit, 9. 6. 1979 (F-797) ..... 2n = 42
—, —, Hainburger Berge: Hundsheimer Berg (7867/4). Wiesensteppe, TRACEY (1980) ..... 2n = 42
—, Niederösterreich, Marchfeld: Zwischen Schönfeld und Oberweiden, ca. 165 m s. m. (7766/2), Sandsteppe und verfestigte Sanddüne, 19. 5. 1979 (F-780, F-781) ..... 2n = 42
—, —, Bisamberg bei Wien: Oberhalb von Langenzersdorf, ca. 340 m s. m. (7664/3), Trockenrasen, 9. 4. 1978, (F-657) ..... 2n = 42
—, —, Flysch-Wienerwald: Greifenstein (7663/3), am Fuß von Sandsteinklippen, TRACEY 1980 ..... 2n = 42
—, —, —: Buchberg bei Klosterneuburg (7664/3), sekundäre Wiesensteppe, TRACEY 1980 ..... 2n = 42
—, —, —: Grub bei Heiligenkreuz (7962/2), Hutweide, TRACEY 1980 .. .. 2n = 42
—, —, —: Nordwestlich von Alland (7962/2), trockene Böschung, TRACEY 1980 ..... 2n = 42
—, —, Kalk-Wienerwald: Perchtoldsdorf (7863/3), sekundäre Wiesensteppe, TRACEY 1980 ..... 2n = 42
—, Wien, Lobau: Östlich des Eberschüttwassers, ca. 150 m s. m. (7865/1), Heißlände über Donauschotter, 28. 5. 1979, leg. I. PFEFFER (F-784) .... 2n = 42
—, Steiermark, oberes Murtal: Pöls, ca. 800 m s. m. (8753/3), tiefgründiger Rasen, 21. 7. 1978 (F-721) ..... 2n = 42
—, Kärnten, oberes Murtal: Rammingstein, ca. 1050 m s. m. (8949/1), Trockenrasen über Schiefer, 12. 9. 1978, (F-761) ..... 2n = 42
—, —, Gurktaler Alpen: Am Südhang der Mattehanshöhe (SW des Kleinen Königstuhls), ca. 1800 m s. m. (9048/2), südexponierte Marmorfelsen mit *Sedum dasyphyllum,* 13. 9. 1978 (F-762) ..... 2n = 42
—, —, Drautal oberhalb von Villach: Auf der Pleschwand oberhalb von Weißenstein, ca. 700 m s. m. (9348/1), südexponierter Trockenrasen über Kalk, 13. 7. 1978 (F-698) ..... 2n = 42
Italien, Südtirol, Vintschgau: Am Tartscher Büchl, ca. 1060 m s. m. (9329/1), trockene Felsabsätze über Silikat, 20. 6. 1979 (F-812) .. 2n = 42
—, —, —: Laaser Leiten oberhalb von St. Sisinius, ca. 920 m s. m. (9330/3), stark degradierter Weiderasen, 19. 6. 1979 (F-811) .. 2n = 42

Bei den beiden folgenden Aufsammlungen handelte es sich um Mischpopulationen von *F. stricta* subsp. *sulcata* und subsp. *trachyphylla.* Neben jeweils typischen Pflanzen kamen zahlreiche Exemplare vor, die morphologisch zwischen den beiden Sippen standen. Die Übergänge waren dabei fließend (vgl. Abb. 2 a—c). Stets bestand die Population aus glauken und grünen Pflanzen. Die karyologischen Unter-

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

suchungen ergaben sowohl für die typischen als auch für die intermediären Pflanzen stets die hexaploide Chromosomenzahl (2n = 42).
Österreich, Salzburg, Lungau, oberstes Murtal: Ungefähr 1 km westlich von Schellgaden, 1090 m s. m. (8947/1), Magerrasen und Felsbänder auf Silikat, 19. 7. 1978 (F-710, F-711, F-712) ..... 2n = 42
—, Kärnten, Hohe Tauern: Ungefähr 4 km südlich von Mallnitz, 1150 m s. m. (9045/1), Magerrasen und Felsbänder auf Silikat, 12. 7. 1978 (F-697) ..... 2n = 42

Zu *F. stricta* subsp. *sulcata* werden heute von der Mehrzahl der Autoren nur hexaploide Pflanzen gerechnet (Markgraf-Dannenberg 1980, Patzke 1961 und 1974, Tracey 1980). Mit den hier vorgelegten Zählungen kann diese Polyploidiestufe nun auch für ganz Österreich belegt werden. Außerhalb Österreichs ist die hexaploide Chromosomenzahl bisher aus dem Elsaß (Gagnieu & Braun 1959), aus Ungarn (Felföldy 1947 b, Pólya 1949, Horánszky & al. 1971) und der UdSSR (Nord-Ossetien und aus der Region Krasnodar am NW-Rand des Kaukasus, Alekseev 1980) bekannt geworden.

Systematische Stellung

Die hier als Unterarten zu *F. stricta* gestellten Sippen werden heute normalerweise als eigene Arten aufgefaßt (vgl. Markgraf-Dannenberg 1980). Nach den geltenden Nomenklaturregeln muß *F. stricta* subsp. *sulcata* dann *F. rupicola* heißen und unter diesem Namen scheint diese Sippe ja tatsächlich auch in den meisten Bestimmungsbüchern auf. Eine derartige enge Artauffassung mag gewisse praktische Vorteile haben. Sie täuscht aber dem Nichtspezialisten das Vorhandensein scharfer „Artgrenzen" vor, die keineswegs der Realität entsprechen. *F. stricta* subsp. *sulcata* ist nämlich mit allen hier ebenfalls als Unterarten eingestuften und meist ebenfalls hexaploiden Sippen durch morphologische Übergangsformen, die in gewissen Gebieten sogar sehr häufig sein können, verbunden.

Aber auch ein rein karyologisch definierter Artbegriff, wie ihn beispielsweise Patzke 1961 vertritt, hat seine Nachteile. Zweifellos ist eine verschiedene Polyploidiestufe ein eindeutiges und durch die damit verbundenen Kreuzungsbarrieren auch genetisch fundiertes Merkmal. Die Grenzen eines karyologisch definierten Artbegriffes werden aber besonders in Verwandtschaftsgruppen, bei denen autopolyploide Reihen häufig sind (z. B. bei den *Poaceae*), bald offenkundig. Hier werden nämlich die durch unterschiedliche Chromosomenzahlen vorgegebenen „Artgrenzen" in vielen Fällen nicht von entsprechenden morphologischen Zäsuren begleitet. Dies darf ja auch weiter nicht verwundern, besitzen doch die verschiedenen Glieder derartiger autopolyploider Reihen weitgehend das gleiche genetische Material, wenn auch in einer

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

unterschiedlichen Anzahl von Kopien. Ein nur durch die Chromosomenzahl fundierter Artbegriff würde also auch hier die tatsächlich ja äußerst engen verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den einzelnen Gliedern von autopolyploiden Reihen verwischen und „Arten" schaffen, die auch vom Spezialisten nur mehr „karyologisch" bestimmbar sind.

Ein solcher Fall ist anscheinend auch bei *F. stricta* subsp. *sulcata* eingetreten. Besonders die Abgrenzung gegen die tetraploide, nach Tracey 1980 aus Ungarn gerade noch ins Marchfeld reichende *F. javorkae* Májovský erweist sich als problematisch. Es handelt sich dabei um Pflanzen meist kalkreicher, leicht verfestigter Sande, die nach der Beschreibung von Tracey 1980 praktisch nur an der abweichenden Chromosomenzahl von *F. stricta* subsp. *sulcata* zu unterscheiden sind. Dies muß wohl auch der Grund dafür gewesen sein, daß eigene Nachforschungen an einem der von Tracey angegebenen Standorte (Sanddüne bei Oberweiden; auch die anderen Lokalitäten liegen nur wenige Kilometer davon entfernt) erfolglos blieben. Die dortigen Populationen waren sehr einheitlich. An den von mir gesammelten Pflanzen konnte ich aber stets nur die hexaploide Chromosomenzahl (2n = 42) feststellen. Dies überraschte vor allem deshalb, weil Tracey 1978 „an ähnlichen natürlichen Standorten im Gebiet" *F. stricta* subsp. *sulcata* nicht finden konnte.

Eine weitere problembehaftete Sippe aus diesem Formenkreis ist *F. pseudodalmatica* Kraj. ap. Domin. Nach den vorliegenden Untersuchungen von Baksay 1957 und Činčura 1967 an einer ungarischen und einer slowakischen Population handelt es sich dabei um tetraploide Pflanzen. Dies konnte in jüngster Zeit auch von Alekseev 1980 an drei russischen Populationen bestätigt werden. Melzer 1958 fielen im lichten Eichen-Föhrenmischwald auf der Kuppe des Eisenberges im mittleren Burgenland Pflanzen auf, die sich durch relativ hohen Wuchs, lockere Rispen und lange, überhängende Blätter auszeichneten. Das Blattsklerenchym ist dreibündelig wie bei typischer *F. stricta* subsp. *sulcata* oder zeigt eine gewisse Tendenz zur Ausbildung eines Ringes. Markgraf-Dannenberg bestimmte in der Folge diese Pflanzen als *F. pseudodalmatica* (cf. Melzer 1958). Es war dies die erste Angabe dieser Sippe für Österreich. Tracey 1980 schließlich gibt für entsprechende Pflanzen vom ca. 4 km entfernten Hochcsaterberg die tetraploide Chromosomenzahl 2n = 28 an. Leider ergaben auch hier eigene karyologische Untersuchungen an Pflanzen vom Eisenberg immer nur die hexaploide Chromosomenzahl 2n = 42. Auch morphologisch fallen die von mir dort vorgefundenen Pflanzen durchaus in die ziemlich große Variationsbreite von *F. structa* subsp. *sulcata* (vgl. Abb. 1 j). Die von Tracey als besonders auffallend angegebene seegrüne Blattfarbe wird weder von

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

MELZER erwähnt, noch ist sie mir aufgefallen. Übrigens kann die Blattfarbe von *F. stricta* subsp. *sulcata* besonders im Kontaktbereich zur subsp. *trachyphylla* äußerst variabel sein. Nach den von TRACEY 1980 vorgelegten Abbildungen der Blattepidermien unterscheidet sich *F. pseudodalmatica* vor allem durch das Vorkommen von zahlreichen Korkzellen, vielen und langen Haaren sowie stark verzahnten Grundgewebszellen auf den Blattoberseiten von *F. stricta* subsp. *sulcata.* Allerdings zeigen die Abbildungen ungarische Pflanzen (vom Visegrader Schloßberg) und nicht die fraglichen österreichischen Populationen. Zumindest die von mir untersuchten Pflanzen vom Eisenberg entsprachen im Aufbau ihrer Blattepidermen typischer *F. stricta* subsp. *sulcata.* Demnach wäre für das tatsächliche Vorkommen von *F. pseudodalmatica* in Österreich noch eine Bestätigung notwendig. Eingehende Untersuchungen an Pflanzen vom „locus typi" in der S-Slowakei sind dazu wohl unumgänglich.

Verbreitung

F. stricta subsp. *sulcata* ist in weiten Teilen Ostösterreichs die weitaus häufigste Sippe aus der *F. ovina*-Verwandtschaft. Nur in bodensauren Kristallingebieten wie Mühl- und Waldviertel fehlt sie. Sie wird hier durch *F. stricta* subsp. *trachyphylla* oder Sippen aus der nächsten Verwandtschaft von *F. ovina* L. (*F. tenuifolia* SIBTH. oder *F. guestphalica* BOENNINGH. ex RCHB.) ersetzt. Im Gebirge steigt die subsp. *sulcata* an sonnigen Südhängen bis 1800 m s. m. Sie bevorzugt trockene Magerrasen, in denen sie oft bestandbildend auftritt. Nur in den extremsten Trockenrasen des obersten Vintschgaues und im pannonischen Teil Ostösterreichs tritt sie meist zugunsten von *F. valesiaca* zurück.

Vom Lungau an gegen Westen werden Mischpopulationen mit *F. stricta* subsp. *trachyphylla* immer häufiger. Daneben treten aber immer wieder ± reine *sulcata*-Populationen auf. Auch die karyologisch untersuchten Pflanzen aus dem obersten Vintschgau waren noch typische subsp. *sulcata* (Abb. 1 h, i). In Österreich dürfte der Arlberg die endgültige Westgrenze darstellen. Aus Vorarlberg geben sowohl DALLA TORRE & SARNTHEIN 1906 als auch JANCHEN & MARKGRAF-DANNENBERG 1960 nur mehr die subsp. *trachyphylla* an. Auch aus der Schweiz liegen bisher noch keine sicheren Nachweise von *F. stricta* subsp. *sulcata* vor. In den Westalpentälern (auch schon im Unterengadin) wird diese Sippe von morphologisch zwar sehr ähnlichen, meist aber höherpolyploiden Formen vertreten (vgl. BIDAULT 1967). Eine davon, die nachfolgend beschriebene oktoploide *F. stricta* subsp. *bauzanina* löst die subsp. *sulcata* auch in S-Tirol ab. Im Bereich nördlich der Alpen geht die subsp. *sulcata,* wie schon PATZKE 1960 feststellte, allmählich

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

in die subsp. *trachyphylla* über. Der Übergangsbereich dürfte nach PATZKE 1968 im Bereich des Fränkischen Jura liegen. Im nördlichen Rheingebiet fehlt die subsp. *sulcata* bereits (PATZKE 1960).

Die Ost- und Südostgrenze ist mangels karyologischer Untersuchungen viel schwerer anzugeben. Wie schon erwähnt, treten bereits in Ungarn Abgrenzungsschwierigkeiten gegen die tetraploide *F. javorkae* und teilweise auch gegen andere tetraploide Sippen auf. In Rumänien kommt nach NYÁRÁDY & NYÁRÁDÝ 1964 die subsp. *sulcata* noch vor, in Griechenland nach MARKGRAF-DANNENBERG 1976 nicht mehr. Karyologische Untersuchungen sind hier aber noch notwendig.

ALEKSEEV 1975 und CVELEV 1976 berichten über das Vorkommen dieser Sippe im europäischen Teil der UdSSR [sub nomen „*F. valesiaca* subsp. *valesiaca* var. *hirsuta* (LINK.) E. ALEKSEEV"]. Ebenfalls ALEKSEEV 1980 veröffentlichte schließlich eine ziemlich genaue Verbreitungskarte dieser Sippe im Kaukasus. Daß es sich auch hier noch um hexaploide Pflanzen handelt, wird durch eine Chromosomenzählung von ALEKSEEV 1980 aus der Gegend von Krasnodar bestätigt. Die östlichsten Fundpunkte stammen aus der Gegend von Zaysan an der Grenze zur VR China (ALEKSEEV 1978).

3. *Festuca stricta* HOST subsp. *carnuntina* (TRACEY) PILS comb. et stat. nov.

≡ *F. carnuntina* TRACEY, Plant Syst. Evol. 128: 291 (1977). T y p u s: Nach TRACEY 1977 in *WU*. Konnte dort nicht vorgefunden werden.

K a r y o l o g i s c h ü b e r p r ü f t e P f l a n z e n:

Österreich, Niederösterreich, Hainburger Berge: Südhang des Hundsheimer Berges, ca. 300 m s. m. (7867/4), flachgründiger Felsrasen über Dolomit, 30. 4. 1978 (F-658, F-659) ..... 2n = 42

Bereits TRACEY 1977, 1980 hat diese, auch von mir festgestellte hexaploide Chromosomenzahl ermittelt.

Systematische Stellung und Verbreitung

Die extrem flachgründigen, südexponierten und daher sehr trockenen Felssteppen der Hainburger Berge werden von einer auffallend dickblättrigen, niedrigwüchsigen *Festuca*-Rasse besiedelt. In wesentlichen morphologischen und anatomischen Kriterien, wie den rauhen Blättern mit 5 Blattnerven und 3 Sklerenchymbündeln, entsprechen sie durchaus der an weniger extremen Standorten weitverbreiteten *F. stricta* subsp. *sulcata*. Auch ihre Chromosomenzahl ist die gleiche. Dem sehr trockenen Standort entsprechend sind diese Pflanzen allerdings wesentlich xeromorpher gebaut. Die dicken, dabei aber ziemlich

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

kurzen und steifen Blätter werden von 3 besonders mächtigen Sklerenchymbündeln durchzogen (Abb. 2 h, i). Eine besonders dicke Kutikula verleiht ihnen eine eigentümlich fahlgrüne Farbe und als zusätzlicher Verdunstungsschutz sind die Haare der Blattoberseiten besonders dicht und lang ausgebildet. Obwohl sich diese Pflanze also habituell tatsächlich stark von typischer *F. stricta* subsp. *sulcata* tiefgründigerer Standorte unterscheiden, erscheinen die tatsächlichen Verhältnisse dennoch aus folgenden Gründen durch eine Einstufung im Rang der Unterart besser wiedergegeben: An intermediären Standorten, beispielsweise an tiefgründigeren Felsrasen, lassen sich unschwer Übergänge zwischen typischer *carnuntina* und typischer *sulcata* finden. Der Differenzierungsvorgang hat also noch nicht zu scharfen (Art-)Grenzen geführt. Außerdem kommen im Gesamtareal von *F. stricta* subsp. *sulcata ähnlich* xeromorph gebaute Typen auch anderwärts vor, z. B. in der Wachau (Franzosendenkmal bei Dürnstein, leg. I. Schneeweis). Dies deutet darauf hin, daß derartige Xero-Formen mehrmals und voneinander unabhängig (polyphyletisch) entstanden sind (vgl. das im Folgenden für *F. stricta* subsp. stricta Gesagte).

4. ***Festuca stricta*** Host, Gram. Austr. 2: 62 (1802) **subsp. *stricta***

Typus: Eine Lectotypisierung steht noch aus. Die von Host in einer Farbtafel dargestellten Pflanzen entsprechen den heute als *F. stricta* bezeichneten Populationen des niederösterreichischen Alpenostrandes.

Karyologisch überprüfte Pflanzen (vgl. Abb. 6):
Österreich, Niederösterreich, Kalkwienerwald: Unterhalb der Josefswarte bei Kaltenleutgeben, ca. 670 m s. m. (7863/3), flachgründige, offene Stellen in lichten *Pinus nigra*-Beständen, 3. 6. 1978 (F-678) 2n = 42
—, —, —: Frauenstein bei Mödling (7963/2), Felssteppe, Tracey 1980 ..... 2n = 42
—, —, —: Kalenderberg bei Mödling (7963/2), humusreichere Nischen im Dolomitfels, Tracey 1980 ..... 2n = 42
—, —, Kalkvoralpen: Vordere Mandling/Oed (8162/1), autochthoner Schwarzföhrenwald, Tracey 1980 ..... 2n = 42

Die einzigen vorher unter dem Namen „*F. stricta*" veröffentlichten Chromosomenzählungen stammen aus Ungarn (Lacza 1960; Horánsky & al 1971 ohne Fundortsangabe, bezieht sich daher vielleicht auf Lacza). Beide Autoren geben die tetraploide Chromosomenzahl 2n = 28 an. Der Verdacht liegt nahe, daß sie eine Sippe mit ähnlicher Sklerenchymausbildung, möglicherweise *F. javorkae*, untersucht haben. Aus der

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

Tschechoslowakei (Kleine Karpaten) schließlich gibt TRACEY 1980 für eine Population, die „morphologisch zwischen subsp. *stricta* und subsp. *sulcata* steht", ebenfalls die hexaploide Chromosomenzahl (2n = 42) an.

Systematische Stellung

Zu *F. stricta* s. str. werden seit HACKEL 1882 Pflanzen gerechnet, die in Morphologie und Anatomie der subsp. *sulcata* entsprechen, aber statt der 3 getrennten Sklerenchymbündel einen geschlossenen Sklerenchymring aufweisen (Abb. 2 j, k). Derartige Pflanzen mit besonders steifen, dunkelgrünen Blättern besiedeln im Schwarzföhrengebiet am niederösterreichischen Alpenostrand ein geschlossenes Areal (siehe Abb. 6). Sie sind hier für skelettreiche Kalk- und Dolomithänge mit lockerem Schwarzföhrenbewuchs kennzeichnend. Die hier karyologisch untersuchten, hexaploiden Pflanzen stammen durchwegs aus diesem Gebiet.

Das Areal und die Abgrenzung der *F. s.* subsp. *stricta* gegen andere Sippen ist bisher weitgehend ungeklärt geblieben. Wie bereits erwähnt, dürften abweichende Chromosomenzählungen aus Ungarn auf Verwechslungen mit der tetraploiden *F. javorkae* zurückgehen. Daneben tauchen in der Literatur immer wieder „*stricta*"-Angaben aus Gebieten auf, wo es mit Sicherheit typische hexaploide *F. stricta* des Alpenostrandes nicht gibt (z. B. in Südtirol, vgl. DALLA TORRE & SARNTHEIN 1906).

Die eigenen Untersuchungen zu diesem Problem führten zu der Überzeugung, daß *F. stricta* sensu HACKEL ein Konglomerat aus unabhängig voneinander (polyphyletisch) entstandenen Formen darstellt. Offensichtlich haben sich als Reaktion auf besonders xerische Standortsbedingungen aus typischer „*sulcata*" oder ähnlichen Sippen mehrmals mehr oder weniger „*stricta*"-artige Typen herausdifferenziert. Folgende Beobachtungen unterstützen diese Ansicht:

Sogar die typischen „*stricta*"-Pflanzen des Alpenostrandes sind mit den dortigen „*sulcata*"-Pflanzen noch mit Übergängen verbunden. Wenn auch derartige Zwischenformen im Verhältnis zu typischen Pflanzen nicht allzu häufig sind, so zeigen sie doch sehr deutlich, daß eine scharfe Trennung auch hier noch nicht stattgefunden hat. Außerdem ist nach TRACEY 1980 die Tendenz zur Ausbildung eines geschlossenen Sklerenchymringes sehr stark modifikatorisch beeinflußbar. Schattenexemplare tendieren stark zur Dreibündeligkeit. Auch junge und alte Blätter ein und derselben Pflanze unterscheiden sich in dieser Hinsicht beträchtlich.

Nach TRACEY 1980 steht die von ihr untersuchte, ebenfalls hexaploide „*stricta*" aus den Kleinen Karpaten der typischen subsp. *sulcata* noch wesentlich näher als typischer subsp. *stricta* vom Alpenostrand.

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

Ihr Sklerenchymring ist immer unterbrochen und an den Rändern sowie in der Mediane noch deutlich verstärkt. Nach TRACEY 1980 kommen auch bei Melk (Wachberg und Schieferfelsen an der Pielachmündung) Mischpopulationen vor, bei denen einzelne Individuen „der *F. stricta* sehr ähnlich sind". Bei allen diesen Beispielen handelt es sich offensichtlich um dieselben Anpassungsvorgänge an besonders xerotherme Standortsbedingungen wie bei den Alpenostrandpflanzen. Sie haben offensichtlich unabhängig voneinander gewirkt und in der Regel noch nicht zu so homogenen Populationen, wie am niederösterreichischen Alpenostrand, geführt.

Interessanterweise zeigt auch die auf einer höheren (oktoploiden) Polyploidiestufe stehende *F. stricta* subsp. *bauzanina* Südtirols ebenfalls manchmal eine Tendenz zur Ausbildung eines Sklerenchymringes vgl. Abb. 1 o). Auf solche Einzelindividuen gehen offensichtlich auch die „*stricta*"-Angaben aus Südtirol in DALLA TORRE & SARNTHEIN (1906) zurück. Geeignete Selektionsbedingungen vorausgesetzt, könnten hier wohl in relativ kurzer Zeit oktoploide „*stricta*"-Populationen entstehen. Ähnlich liegt der Fall offensichtlich bei der tetraploiden *F. javorkae* Ungarns. Allerdings scheint hier die Tendenz zur Ausbildung geschlossener Sklerenchymringe viel stärker zu sein. (Was zur Folge hatte, daß diese Sippe bisher anscheinend auch viel öfter mit echter subsp. *stricta* verwechselt worden ist.)

Auch von der Garchinger Heide bei München wird immer wieder *F. stricta* s. str. angegeben (z. B. STOHR in ROTHMALER 1976, KORNECK in OBERDORFER 1970 u. a.). Durch eine glückliche Fügung konnten 10 Pflanzen einer dortigen Population untersucht werden (Bayern, Lkr. Freising, Eching (7735/2): Garchinger Heide, 470 m s. m. 2. 7. 1978, leg. K. P. BUTTLER, WU). Neben Pflanzen mit 5 Nerven und 3 Sklerenchymbündeln, also typischer subsp. *sulcata,* lagen auch Individuen mit 7 Nerven und unterbrochenen Sklerenchymringen vor. Diese Population ist anscheinend durchaus mit anderen Übergangspopulationen *F. stricta* subsp. *sulcata* — subsp. *trachyphylla* vergleichbar (vgl. Abb. 2 a—c aus Mallnitz/Kärnten). Sporadisch vorkommende Individuen mit besonders kräftiger Sklerenchymentwicklung und nur 5 Blattnerven können dabei einem typischen „*stricta*"-Blattquerschnitt wohl manchmal recht nahekommen. Übrigens hat schon PATZKE 1975 die Pflanzen der Garchinger Heide als Übergangsformen zur subsp. *trachyphylla* gedeutet. Es soll aber nicht verschwiegen werden, daß andere Autoren hier abweichende Standpunkte vertreten. Nach TRACEY 1980, die dieselben 10 Pflanzen analysiert hat, handelt es sich um eine „nicht abgeschlossene Introgression zwischen *F. stricta* subsp. *sulcata* und *F. guestphalica*". Dazu ist anzumerken, daß *F. guestphalica* in die nächste Verwandtschaft von *F. ovina* s. str. gehört (also mit *F. stricta* nicht

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

näher verwandt ist) und tetraploid ist. Außerdem ist *F. guestphalica* sensu TRACEY eine Pflanze bodensaurer Standorte und dürfte daher im Gebiet der Garchinger Heide selten sein oder dort überhaupt fehlen.

Verbreitung

Im Untersuchungsgebiet kommt nach dem vorhin Gesagten typische *F. stricta* s. str. nur im Schwarzföhrengebiet des niederösterreichischen Alpenostrandes vor. Das isolierte Vorkommen am Zeilerberg (nach TRACEY 1980 auch am Hackelsberg) im burgenländischen Teil des Leithagebirges dürfte wohl auf die Verschleppung von Karyopsen mit den hier angepflanzten Schwarzföhren zurückgehen. Das Areal typischer *subsp. stricta* in Österreich zeigt die Abb. 6.

Nach TRACEY 1980 kommt *F. stricta* s. str. auch in der Tschechoslowakei und in Ungarn vor. Nach MARKGRAF-DANNENBERG 1980 sogar in Italien (damit sind wohl die irrigen Angaben aus Südtirol gemeint) und Jugoslawien. Ob aber hexaploide, mit unseren typischen Alpenostrandpopulationen vergleichbare *„stricta"* überhaupt außerhalb von Österreich vorkommt, ist nach dem bisher Gesagten sehr zweifelhaft. Die Angaben aus Südtirol (DALLA TORRE & SARNTHEIN 1906, FRITSCH 1922) beziehen sich jedenfalls auf Einzelindividuen der oktoploiden *F. stricta* subsp. *bauzanina* mit besonders starker Sklerenchymausbildung. Außerdem geht zumindest ein Teil der ungarischen Angaben offensichtlich auf Verwechslungen mit anderen, tetraploiden Sippen zurück.

5. ***Festuca stricta*** HOST **subsp. *trachyphylla*** (HACK.) PATZKE, Österr. bot. Z. 108: 506 (1961)

≡ *F. ovina* subsp. *eu-ovina* var. *duriuscula* subvar. *trachyphylla* HACK., Mon. Fest. Eur. p. 91 (1882). Typus: Es wurde bisher meines Wissens noch kein Lectotyp bestimmt. Es besteht aber allgemeine Übereinstimmung darüber, den Namen auf die vorliegende hexaploide Sippe zu beziehen.

Syn.: *F. brevipila* TRACEY, Plant. Syst. Evol. 128: 287 (1977). Typus: Amaliendorf bei Schrems in NÖ, in der Nähe des Hauses Nr. 55, sehr flachgründiger Rasen über Granit, 20. 5. 1977, leg. A. WEBER (WU).

Karyologisch überprüfte Pflanzen (vgl. Abb. 6):

Österreich, Nordtirol, Oberes Inntal: An der Mündung des Ötztales bei der Bushaltestelle Brunau, ca. 790 m s. m. (8730/4), am Rand eines *Pinus sylvestris*-Bestandes, 21. 6. 1979 (F-824) ..... 2n = 42

—, —, Zillertal: Etwa 2 km WSW von Mayrhofen (beim Wirtshaus

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

Hochstegen), ca. 750 m s. m. (8837/1), Felsrasen über Gneis, 2. 8. 1979 (F-836) ..... 2n = 42
—, Steiermark, Ennstal: Schloßhügel von Gumpenstein bei Irdning (8550/2), TRACEY 1980 ..... 2n = 42
—, Oberösterreich, Mühlviertel: Am Südhang des Kempfendorfer Berges bei Hagenberg, ca. 620 m s. m. (7553/3), Magerrasen am Rand eines *Pinus sylvestris*-Bestandes, 12. 5. 1978 (F-663/6) ..... 2n = 42
—, —, —: Böschung beim Bahnhof Pregarten, ca. 400 m s. m. (7653/1), Magerrasen über Granitgrus, 6. 8. 1978 (F-736) ..... 2n = 42
—, Niederösterreich, Waldviertel: Karlstift, (7454/1), Felskuppe mit Kiefernbestand, Straßenrand, TRACEY 1980 ..... 2n = 42
—, —, —: Amaliendorf bei Schrems (7156/4), Trockenrasen über Granit, TRACEY 1980, sub nomen *F. brevipila* TRACEY ..... 2n = 42
—, Burgenland, Seewinkel: Zicksee (8266/2), Sekundärstandort, TRACEY 1980 ..... 2n = 42

Diese Zählungen stimmen mit den bisher vorliegenden Angaben aus Belgien (AUQUIER & RAMMELOO 1973), dem Elsaß (GAGNIEU & BRAUN 1959, sub nomen „*F. duriuscula* L, *eu-duriuscula* ROUY") und Schweden (GUSTAFFSON 1947) überein. Auch an Material aus Botanischen Gärten wurde dieselbe Zahl festgestellt (BRANDBERG 1946). Die abweichende Angabe von BÖCHER 1947, der an Material aus Sjaeland (Dänemark) die tetraploide Chromosomenzahl 2n = 28 fand, bezieht sich wohl auf eine andere Sippe. Das gilt wohl auch für die vom selben Autor untersuchten hexaploiden Pflanzen aus West-Grönland ("a robust race which very much reminds of *F. trachyphylla*").

Systematische Stellung

F. stricta subsp. *trachyphylla* wurde in letzter Zeit von der Mehrheit der Autoren als selbständige Art betrachtet (vgl. AUQUIER 1978, KERGUÉLEN 1979, MARKGRAF-DANNENBERG 1980, TRACEY 1980). Dies entspricht der heute vorherrschenden Tendenz, den Artbegriff sehr eng auszulegen. Nur PATZKE 1961, 1968 vertritt hier eine wesentlich weitere Artauffassung und betrachtet diese Sippe als vikariierende Unterart („subkontinentale Ausbildungsform", PATZKE 1960) von *F. stricta* subsp. *sulcata*. Er begründet dies mit der Beobachtung, daß typische „*sulcata*" in Deutschland gegen Westen (im Bereich des Fränkischen Jura) allmählich und unter der Ausbildung von Übergangspopulationen von typischer „*trachyphylla*" abgelöst wird.

Wie schon bei der Besprechung von *F. s.* subsp. *sulcata* ausführlich dargelegt, konnten die von PATZKE vertretene Auffassung bei den eigenen Untersuchungen bestätigt werden. Auch in den Alpentälern Salzburgs und Tirols treten häufig äußerst variable, hexaploide Mischpopulationen mit allen Übergängen zwischen den beiden Sippen auf

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

(vgl. Abb. 2 a—c). Eine scharfe Trennung ist hier daher oft unmöglich. Derartige Übergangsformen, die nach MARKGRAF-DANNENBERG 1968 über das Areal der subsp. *sulcata* nach Westen reichen (Vorarlberg und Oberrheintal), wurden mit den Namen „*F. rupicola* var. *sulcataeformis* MARKGRAF-DANNENBERG" bezeichnet. Die Rekonstruktion der ursprünglichen Verhältnisse wird übrigens dadurch stark erschwert, daß *F. stricta* subsp. *trachyphylla* ein häufiger Bestandteil von Rasenmischungen ist und mit diesen weit über ihr ursprüngliches Verbreitungsgebiet hinaus verschleppt wird. Interessanterweise scheint sich derart eingeschleppte subsp. *trachyphylla* in Ostösterreich mit den dort ansässigen *sulcata*-Populationen kaum zu vermischen.

Infrasubspezifische Variabilität

Wie viele höherpolyploide Sippen weist auch *F. s.* subsp. *trachyphylla* eine beachtliche Variabilität auf. Beispielsweise wurden besonders dickblättrige und vielnervige Exemplare, wie sie besonders in Nordwesteuropa vorkommen, als „var. *multinervis* (STOHR) STOHR ex AUQUIER" beschrieben. In Österreich wurde in letzter Zeit von einer Lokalität im Waldviertel unter dem Namen „*F. brevipila* TRACEY" sogar eine neue Art beschrieben. Diese ebenfalls hexaploiden Pflanzen unterscheiden sich nach TRACEY 1977 durch ihren niederen Wuchs und die auffallend kurzen Haare der Blattoberseiten von *F. stricta* subsp. *trachyphylla*. Derartig geringfügige Abweichungen einer einzelnen Population (die Sippe ist bezeichnenderweise bisher nur vom „locus typi" bekannt) erscheinen mir aber bei Kenntnis der Vielgestaltigkeit der subsp. *trachyphylla* für eine Abgrenzung, noch dazu auf Artniveau, keineswegs ausreichend. Außerdem stellt der im Herb. WU aufliegende Typus überhaupt ziemlich typische subsp. *trachyphylla* dar. Der Name *F. brevipila* muß daher in die Synonymie von *F. stricta* subsp. *trachyphylla* gestellt werden.

Wie schon bei der Besprechung der subsp. *stricta* dargelegt, können Einzelpflanzen der subsp. *trachyphylla* mit ± geschlossenem Sklerenchymring und einer verminderten Blattnervenzahl (wie sie besonders im Übergangsgebiet zur subsp. *sulcata* manchmal vorkommt) zu Verwechslungen mit der subsp. *stricta* führen. Im übrigen liegt das Verbreitungsgebiet von *F. stricta* subsp. *stricta* am niederösterreichischen Alpenostrand außerhalb des schon weiter westlich auslaufenden Areals der subsp. *trachyphylla*.

Gesamtverbreitung

Das ursprüngliche Areal ist — bedingt durch die starke Verbreitung mit Rasenmischungen — heute nur mehr schwer rekonstruierbar. Wahrscheinlich waren es saure Sandböden des nordwestlichen Zentral-

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

europas, von wo sich diese Sippe im Gefolge menschlicher Tätigkeiten über große Teile Mitteleuropas ausbreiten konnte. Nach PATZKE 1960 ist *F. stricta* subsp. *trachyphylla* östlich der Elbe und in Süddeutschland maßgeblich am Aufbau der Sandtrockenrasen beteiligt, wird aber in Nordwestdeutschland schon seltener. Westlich und nördlich davon (z. B. in England und Frankreich) gilt diese Sippe bereits als verschleppt (PATZKE l. c.). Auch in Ostösterreich kommt die subsp. *trachyphylla* wohl nur adventiv vor. Häufig wird sie bereits in den bodensauren Gebieten des Wald- und Mühlviertels. Während westlich des Arlbergs nur mehr die subsp. *trachyphylla* (inkl. der Übergangsform „*F. rupicola* var. *sulcataeformis* MARKGRAF-DANNENBERG") vorkommt, sind im übrigen Westösterreich sehr variable Mischpopulationen mit der subsp. *sulcata* häufig.

6. ***Festuca stricta*** HOST **subsp. *bauzanina*** *) PILS subsp. nov.

Typus: Italien, Südtirol, Vintschgau: An der Einmündungsstelle des Schnalsertales in das Etschtal bei Kampatsch, Trockenrasen unter einzelnen *Pinus nigra* und *Fraxinus ornus* Bäumen, 550 m s. m., 19. 6. 1979, leg. G. PILS (F-809), Holotypus (F-809/1) in WU (Isotypen in W, GZU, LM und Herb. PILS).

Descriptio: Culmi 40—60 cm alti; folia innovationum glauca vel viridia, scabra, 0,6—0,9 mm lata, 5-(rarior 6-) nervia, 3-costata, in sectione transversa fasciculis discretis tribus instructa (Abb. 1 k—m), rarior ± confluentibus (Abb. 1 n—o), stomatibus (33—)38—43(—48) µm longis; vaginae foliorum basi tantum integrae, ceterum fissae, glabrae vel dense pilosae; panicula 7,5—11 cm longa; spiculae multae, 5—8-florae, (7—)7,5—8,5(—8,7) mm longae (a basi ad apicem quarti floris); lemmata lanceolata, dense villosa vel ± glabra; arista ($^1/_3$—)$^1/_2$ lemmatis attingens (Abb. 4 c); caryopsis anguste oblonga, (2,8—)3,1—3,4 (—3,6) mm longa, paleae lemmatique arcte adherens.

Chromosomatum numerus 2n = 56, i. e. octoploideus (Abb. 5 b). Habitat in pratis siccis vallium Etsch et Eisack (Italia septentrionalis; Abb. 6).

Beschreibung: Pflanzen 40—60 cm hoch; Grundblätter glauk oder grün, rauh; Blattdurchmesser 0,6—0,9 mm; Blattquerschnitt mit 5 (selten 6) Nerven, 3 Rippen und normalerweise 3 getrennten Sklerenchymbündeln (Abb. 1 k—m), seltener fließen die Sklerenchymbündel auch zu einem ± stark unterbrochenen Ring zusammen (Abb. 1 n—o); Spaltöffnungen (33—)38—43(—48) µm lang; Blattscheiden nur am Grund geschlossen, kahl oder ± dicht behaart; Rispe 7,5—11 cm lang mit zahlreichen Ährchen; Ährchen 5—8-blütig, (7—)7,5—8,5(—8,7) mm lang (von

*) Bauzanum = Bozen (Bolzano)

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

der Basis bis zur Spitze der 4. Deckspelze); Deckspelzen dicht behaart oder fast kahl; Granne (1/3—)1/2 so lang wie die zugehörige Deckspelze (Abb. 4 c); Karyopse schmal-länglich, (2,8—)3,1—3,4(—3,6) mm lang, von Deck- und Vorspelzen dicht umschlossen und mit ihnen verwachsen.

Chromosomenzahl: 2n = 56 (oktoploid, Abb. 5 b).

Vorkommen: In Trockenrasen und Magerrasen des Etsch- und Eisacktales in Südtirol (Abb. 6).

Karyologisch überprüfte Pflanzen (vgl. Abb. 6):
Italien, Südtirol, Schnalstal: Ungefähr 1,5 km NW von Karthaus, ca. 1400 m s. m. (9231/3); südsüdostexponierter Steilhang über Gneisschutt; 19. 6. 1979 (F-808) ..... 2n = 56
—, —, Vintschgau: An der Einmündungsstelle des Schnalstals in das Etschtal bei Kampatsch, ca. 550 m s. m. (9331/2); Trockenrasen über Kristallin; 19. 6. 1979 (F-809, Holotyp!) ..... 2n = 56
—, —, Etschtal S von Meran: Am Weg von Vilpian nach Mölten, 350—400 m s. m. (9433/1); Trockenrasen über Silikat; 18. 6. 1979 (F-806) ..... 2n = 56
—, —, Etschtal S von Bozen: Auf dem Burgberg von Castell Feder (S von Auer), 400 m s. m. (9633/4); flachgründige Trockenrasen; 1. 6. 1979 (F-791, F-792) ..... 2n = 56
—, —, Eisacktal: Im Tinnebachtal gegenüber von Burg Branzoll (bei Klausen), ca. 700 m s. m. (9335/3); Trockenrasen; 1. 6. 1979 (F-788, F-789) ..... 2n = 56
—, —, —: Am Südhang unter der Ruine Sprechenstein SE von Sterzing, ca. 1000 m s. m. (9134/2); südexponierte Trockenrasen über Kristallin; 18. 6. 1979 (F-805) ..... 2n = 56

Systematische Stellung

Wohl bedingt durch ihre höhere Chromosomenzahl weist diese Sippe durchschnittlich größere Wuchshöhen, größere Ährchen und Spelzen (Abb. 4 c) und vor allem längere Karyopsen auf, ohne aber in diesen Charakteren scharf von der hexaploiden *F. stricta* subsp. *sulcata* geschieden zu sein. Auch in den Spaltöffnungslängen besteht kein Unterschied (vgl. Tab. 1). Morphologisch ist daher eine scharfe Trennung der beiden Sippen nicht möglich. Andererseits hat die vorliegende Sippe eine abweichende oktoploide Chromosomenzahl sowie ein eigenes Areal, was unserer Meinung nach eine Einstufung als Unterart rechtfertigt.

Da unsere Sippe offensichtlich sehr nahe mit typischer subsp. *sulcata* verwandt ist, liegt die Vermutung nahe, daß es sich dabei um ein polyploides Produkt aus *F. stricta* subsp. *sulcata* und der diploiden, im Etschtal ebenfalls sehr häufigen *F. valesiaca* handeln könnte.

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

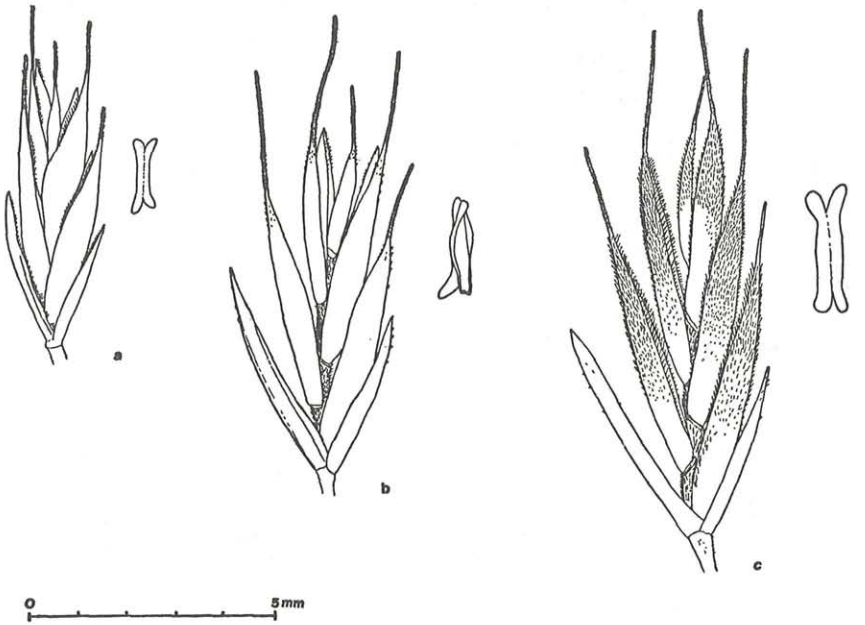

Abb. 4. Ährchengröße und Polyploidiegrad: a *F. valesiaca* (2n = 14), b *F. stricta* subsp. *sulcata* (2n = 42), c *F. stricta* subsp. *bauzanina* (2n = 56). a Castell Feder (F-790/1), b Laaser Leiten, in WU kultiviert (F-811/1), c) Schnalstalmündung (F-809/1, Holotypus!). — a und b in Herb. Pils, c in Herb. WU. — Rechts neben jedem Ährchen wurde jeweils eine aus der zweituntersten Blüte stammende Anthere abgebildet

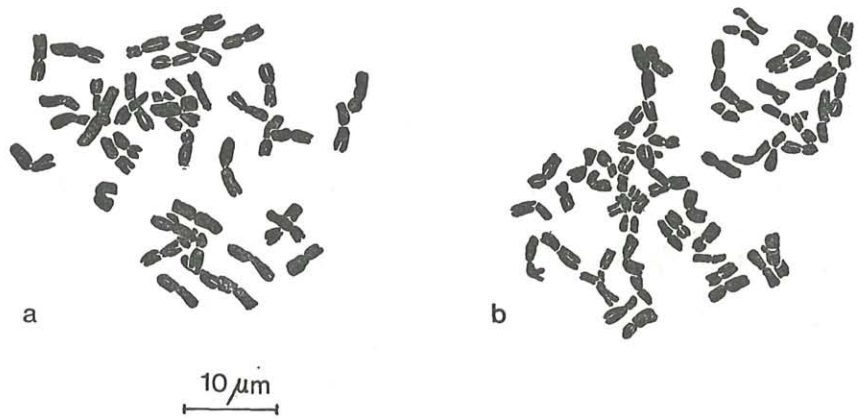

Abb. 5. Metaphasechromosomen von a *F. stricta* subsp. *sulcata* (2n = 42) und b *F. stricta* subsp. *bauzanina* (2n = 56). — a Eisenberg (F-797/4), b Sterzing (F-805/3)

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

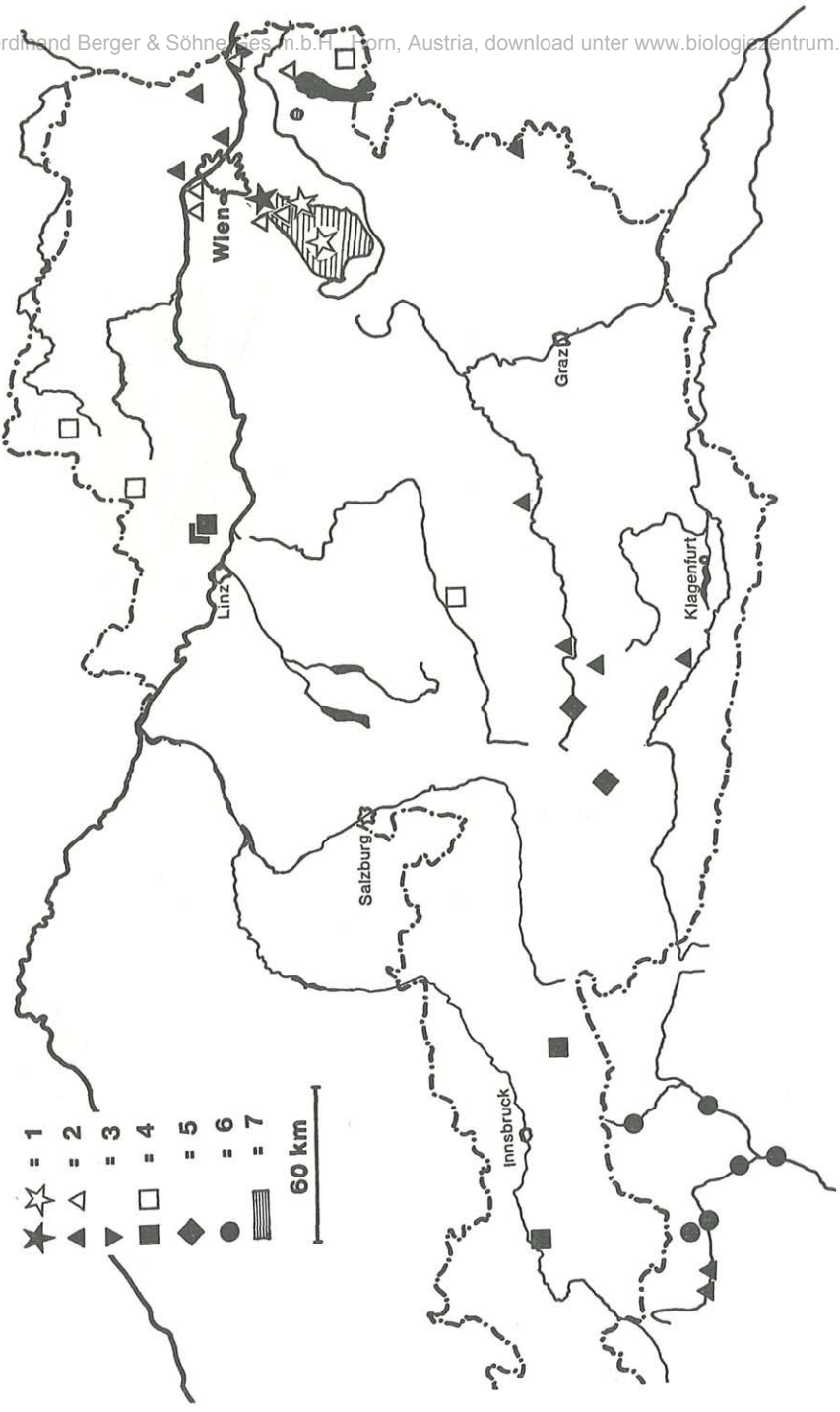

Abb. 6. Karte der karyologisch untersuchten Populationen von *F. stricta* s. l. 1 = *F. stricta* subsp. *stricta* (2n = 42). — 2 = *F. stricta* subsp. *sulcata* (2n = 42). — 3 = *F. stricta* subsp. *carnuntina* (2n = 42). — 4 = *F. stricta* subsp. *trachyphylla* (2n = 42). — 5 = Übergangspopulationen *F. stricta* subsp. *sulcata* — subsp. *trachyphylla*. — 6 = *F. stricta* subsp. *bauzanina* (2n = 56). — 7 = Areal von typischer *F. stricta* subsp. *stricta*.
Volle Signaturen: eigene Zählungen; hohle Signaturen: Angaben von Tracey 1980

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

F. valesiaca ist nun ihrerseits wieder eine wahrscheinliche Ausgangssippe der hexaploiden *F. stricta* subsp. *sulcata*. Beide Ausgangssippen der oktoploiden *F. stricta* subsp. *bauzanina* dürften daher bereits einen gemeinsamen, möglicherweise allerdings schon leicht umgebauten Chromosomensatz besitzen.

Verbreitung

Das bisher bekannte Verbreitungsgebiet von *F. stricta* subsp. *bauzanina* umfaßt die Täler von Etsch (ab der Schnalstalmündung) und Eisack (vgl. Abb. 6). Die südlichsten bisher karylogisch untersuchten Populationen stammen aus der Gegend von Auer (südlich von Bozen). Da die Pflanzen kräftiger sind als *F. stricta* subsp. *sulcata* und darüberhinaus eine beachtliche morphologische und besonders blattanatomische Variabilität aufweisen, gehen viele in der Literatur auftauchende Fehlangaben für Südtirol auf Verwechslungen mit dieser Unterart zurück. So höchstwahrscheinlich die Angaben von *F. stricta* subsp. *stricta* und *F. pallens* Host in Dalla Torre & Sarnthein 1906. Diese Angaben wurden offensichtlich von späteren Autoren wie Fritsch 1922, Hegi 1936 und Ehrendorfer 1973 übernommen.Bezeichnenderweise gibt der Südtiroler Gräserspezialist Kiem 1974 beide Sippen nicht mehr aus dieser Gegend an. Die von Kiem 1978 von zahlreichen Südtiroler Fundorten angegebene „*F. rupicola* Heuffel" entspricht unserer oktoploiden Sippe. Bemerkenswerterweise kommt im obersten Vintschgau (ab Laas) noch hexaploide subsp. *sulcata* vor.

Bidault 1967 fand im Unterengadin ebenfalls oktoploide Pflanzen, deren Zugehörigkeit zur vorliegenden Sippe allerdings abzuklären sein wird. Die von Bidault dort gemachte Beobachtung, daß die grünen Pflanzen („*F. ovina* subsp. *dalmatica* var. *taurica* Kerner") oktoploid ($2n = 56$), die glauken („*F. ovina* subsp. *dalmatica* var. *eu-dalmatica* Hackel") jedoch konstant heptaploid ($2n = 49$) seien, trifft jedenfalls für die Südtiroler Populationen nicht zu. Hier erwiesen sich glauke ebenso wie grüne Pflanzen als einheitlich oktoploid. Leider hatte ich bisher nicht die Möglichkeit, von Bidault karyologisch untersuchte Pflanzen in die Hand zu bekommen und mit meinem Material vergleichend zu studieren. Ergänzende karyosystematische Untersuchungen, verbunden mit eingehenden morphologisch-anatomischen Studien erscheinen hier also unumgänglich notwendig. Dies umso mehr, als von Bidault 1967 in einigen Westalpentälern noch weitere hexaploide (Aostatal) und dekaploide (Addatal) Sippen nachgewiesen wurden.

Polyploidie und Evolution in der *F. valesiaca*-Gruppe

Seit dem Beginn moderner *Festuca*-Forschung, der auch heute noch grundlegenden Monographie von Hackel 1882, wurden sehr verschie-

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

dene Hypothesen für die Evolution dieser systematisch sehr schwierigen Gräsergattung entwickelt. HACKEL selbst hat sich dabei, dem damaligen Stand des Wissens entsprechend, klugerweise auf die Deutung der wichtigsten morphologischen Entwicklungstendenzen innerhalb der Gattung beschränkt. Daraus entsprang seine Gliederung der Gattung in 6 Sektionen.

PATZKE 1970 und danach eigene Untersuchungen (PILS 1980 b, 1982, unter anderem am Beispiel der eingehend studierten *F. violacea*-Gruppe), machten es in jüngster Zeit wahrscheinlich, daß die tatsächlichen Hauptentwicklungslinien innerhalb der Gattung wohl nicht immer identisch mit den nur durch wenige Merkmale abgegrenzten HACKELschen Sektionen sind. Wahrscheinlich haben sich mehrere Verwandtschaftsgruppen unabhängig voneinander entwickelt, dabei aber teilweise ähnliche Progressionen durchlaufen. Beispielsweise dürften aus ursprünglich behaarten und freien Karyopsen mehrmals kahle, von den Spelzen fest umschlossene und mit ihnen verwachsene Karyopsen entstanden sein.

Bei der hier untersuchten *F. valesiaca*-Gruppe haben wir es nun — im Gegensatz zur stammesgeschichtlich ursprünglichen *F. violacea*-Gruppe — offensichtlich mit einem sehr stark abgeleiteten Formenkreis innerhalb der Gattung *Festuca* zu tun (vgl. auch CSVELEV 1972). Dafür sprechen neben morphologischen Merkmalen (kahle, stark mit den Spelzen verwachsene Karyopsen) auch karyologische (Vorherrschen von Polyploiden) und ökologischen Hinweise (der Hauptschwerpunkt der Gruppe liegt in sekundären und demnach recht jungen Rasengesellschaften). Eine genauere Diskussion dieser und anderer Befunde für stammesgeschichtliche Deutungsversuche findet sich in PILS 1982.

Nicht minder schwierig und daher bislang ebenfalls mit großen Widersprüchlichkeiten behaftet ist nun auch die Deutung des Evolutionsablaufes innerhalb der *F. valesiaca*-Gruppe. Eine der ersten und dabei auch eigenwilligsten Theorien zu diesem Thema stammt von KOZLOWSKA 1925. Diese Autorin ging in Südpolen der Beziehung zwischen Pflanzengesellschaft und den darin vorkommenden *Festuca*-Sippen nach. Dabei machte sie die richtige Beobachtung, daß jede Sippe recht streng an bestimmte Assoziationen gebunden ist. Beispielsweise kommt in ihrem Untersuchungsgebiet *F. valesiaca* im Stipetum capillatae, *F. stricta* subsp. *sulcata* im Inuletum ensifoliae und subsp. *trachyphylla* im Brachypodietum vor. Auch das Vorkommen von Übergangsformen zwischen diesen Sippen, besonders zwischen den beiden Unterarten von *F. stricta*, fiel ihr auf. Da sie solche Übergangsformen in Übergangsgesellschaften meist häufiger vorfand, ließ sie sich zu der lamarckistischen Ansicht verleiten, daß die jeweilige Pflanzengesellschaft

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

— wohl auf modifikativem Weg — Variabilität und Ausbildung auch der systematisch bedeutungsvollen Merkmale beeinflussen sollte. Die Umwelt schafft sich also die darin vorkommenden Sippen nicht durch Selektion, sondern durch Modifikation („Les conditions créés par l'association végétale exercent une influence sur la modification des charactères d'organisation, qui décident de l'apparition des sous-espèces"). Wenngleich die zugrundeliegenden Beobachtungen KOZLOWSKAS im Prinzip richtig sind, so fehlt den daraus gezogenen Folgerungen doch jegliche Untermauerung durch Kulturversuche, karyologische Untersuchungen, usw. Die von ihr vertretene Ansicht ist mit unseren heutigen Vorstellungen über Evolutionsvorgänge nicht vereinbar. Auch die eigenen, sehr zahlreichen Kulturversuche haben immer eine hohe Konstanz systematisch bedeutungsvoller Merkmale unter verschiedenen Umweltbedingungen ergeben. Man kann also keinesfalls durch gezielte Änderung der Kulturbedingungen im Versuchsgarten aus einer *trachyphylla*-Pflanze eine *„sulcata"* erzeugen, auch wenn es in der Natur Übergangsformen zwischen den beiden Sippen gibt. Diese stark lamarckistisch getönte Theorie KOZLOWSKAS verschwand daher bald wieder von der Bildfläche.

Basis für die Ansichten vieler neuerer Autoren bildet eine andere, von GAMS 1930 dargelegte Hypothese. Nach GAMS kommen in alten, stabilen (Relikt-)Gesellschaften auch stammesgeschichtlich ältere, wenig variable Arten vor. Daraus sollen nun durch Bastardierung neue, sehr variable Formenschwärme entstehen, die imstande sind, auch neu entstandene Lebensräume zu besetzen. Die hier auf sie einwirkenden Selektionsbedingungen würden die anfängliche Formenvielfalt schließlich wieder stabilisieren. Hauptmotor der Artbildung bei der Gattung *Festuca* ist nach GAMS also die Hybridisierung, die der Selektion neue Angriffspunkte bietet.

Diese „Hybridisierungstheorie" von GAMS wurde in der Folge von der Mehrzahl der Autoren übernommen. Die Ursache dafür lag bis vor kurzem hauptsächlich in der ungenügenden karyologischen Erforschung dieser Gräsergattung. Von den verschiedenen *Festuca*-Sippen waren günstigstenfalls vereinzelte Chromosomenzahlen bekannt gewesen, welche dann als repräsentativ für die betreffende Sippe galten. Wie sich heute immer häufiger herausstellt, waren sie dies aber keineswegs. Viele Autoren ließen sich aber trotz dieses ungenügenden Kenntnisstandes dazu verleiten, alle Sippen von denen (oft zufällig) nur eine polyploide Chromosomenzahl vorlag, für allopolyploide Bastardierungsprodukte anderer, bisher nur als diploid bekannt gewordener Sippen zu betrachten. Daß die vermuteten diploiden Ausgangssippen dabei oft systematisch gar nicht näher verwandt waren, sollte allerdings zu denken geben.

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

MÁJOVSKÝ 1962 betrachtet in diesem Sinn unter anderem *F. stricta* subsp. *stricta* als Hybridisierungsprodukt der morphologisch völlig verschiedenen, systematisch nicht näher verwandten *F. pallens* HOST × *F. stricta* subsp. *sulcata*. Von *F. pallens* hätte *F. stricta* s. str. demnach wohl den geschlossenen Sklerenchymring geerbt, die meisten übrigen Merkmale aber von *F. stricta* subsp. *sulcata*. Morphologisch und anatomische Merkmale sowie Organisationsmerkmale der Epidermen werden dabei nur soweit berücksichtigt, als sie ins Konzept passen. Die Möglichkeit morphologischer Konvergenzen als Reaktion auf ähnliche Umweltbedingungen wird überhaupt außer acht gelassen. Daß auch *F. pallens* selbst wieder aus einigen Rassen besteht und auf 2 verschiedenen Ploidiestufen (2x und 4x) existiert (vgl. PILS 1981 a) war MÁJOVSKÝ wohl überhaupt noch unbekannt.

HORÁNSZKY & al., 1971 übernehmen im wesentlichen die Ansichten MÁJOVSKÝS. Allerdings geht aus ihrem phylogenetischem Schema der ungarischen *Festuca*-Arten doch — wenn auch unausgesprochen — hervor, daß bei der Sippenbildung auch autopolyploide Chromosomenvervielfachungen eine gewisse Rolle gespielt haben müssen. Sie geben nämlich *F. valesiaca* als diploid und tetraploid, *F. stricta* subsp. *sulcata* als tetraploid und hexaploid an, ohne diese Chromosomenrassen auch morphologisch unterscheiden zu können.

TRACEY 1980 verfolgt in ihrer Bearbeitung der *F. ovina* s. lat. in Ostösterreich ebenfalls das Konzept allopolyploider Artbildung. Die Ansichten der oben erwähnten Autoren werden dabei durch neue Vermutungen bereichert. Die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Sippen sollen demnach folgendermaßen entstanden sein:

F. stricta subsp. *stricta* = *F. pallens* (2x) × „eine tetraploide Vorläufersippe der *F. stricta* subsp. *sulcata*"

F. stricta subsp. *carnuntina* = *F. pallens* (2x) × ebenfalls „eine tetraploide Vorläufersippe von *F. stricta* subsp. *sulcata*"

F. javorkae = *F. vaginata* W. & K. ex WILLD. (2x) × *F. valesiaca* subsp. *valesiaca* (2x)

F. stricta subsp. *sulcata* (6x) soll aus diploider *F. valesiaca* subsp. *parviflora* unter Beteiligung unbekannter (diploider?) Elternsippen entstanden sein.

F. stricta subsp. *trachyphylla* und die von TRACEY davon abgetrennte *F. brevipila* TRACEY schließlich sollen unabhängig voneinander aus verschiedenen, unbekannten Ausgangssippen entstanden sein.

TRACEY nimmt also einige Ausgangsgruppen an. Im vorliegenden Fall sind dies die *F. valesiaca*-Gruppe und die *F. pallens*-Gruppe. Erstere ist durch die Ausbildung des Blattsklerenchyms in 3 getrennten Bündeln, letztere durch einen geschlossenen Sklerenchymring charakterisiert. Alle Sippen der *F. valesiaca*-Gruppe, die sich durch besonders

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

starke Sklerenchymbündel oder gar durch eine Tendenz zur Ausbildung eines Sklerenchymringes auszeichnen, werden nun einfach als allopolyploide Hybridisierungsprodukte zwischen den beiden Gruppen gedeutet. Gegen eine derartige Vorgangsweise sind unserer Ansicht nach mehrere gewichtige Einwände vorzubringen:

1) Offensichtlich werden hier Einzelmerkmale, besonders die Ausbildung des Blattsklerenchyms, stark überbewertet. Die Tatsache, daß manchmal auch die Sklerenchymentwicklung bedeutenden Schwankungen unterliegen kann (vgl. *F. stricta* subsp. *bauzanina*, Abb 1 k—o), wird dabei übersehen. Die Ausbildung eines geschlossenen Sklerenchymringes kann aber offensichtlich nur als Anpassungserscheinung an besonders xerische Standortsbedingungen verstanden werden. Sie ist daher auch regelmäßig mit einer besonders dichten und langen Behaarung der Blattoberseiten korreliert und wohl bei mehreren Sippen unabhängig voneinander (konvergent) durch Selektion entstanden. Wir sehen keinen Grund, derartige Konvergenzen auf allopolyploide Einflüsse von *F. pallens* zurückzuführen.

Abgesehen von derartigen xeromorphen Überprägungen stehen sich alle hier behandelten und dem *F. valesiaca*-Formenkreis zugeordneten Sippen morphologisch äußerst nahe. Normalerweise sind sie überhaupt nur an quantitativen Meßgrößen (meist korreliert mit dem unterschiedlichen Ploidiegrad, z. B. Spaltöffnungslängen, Ährchengrößen) oder an mehr oder weniger fließenden blattanatomischen Merkmalen (Sklerenchymverteilung, Nervenzahl) auseinanderzuhalten. Manchmal stellt überhaupt der unterschiedliche Ploidiegrad das einzige sichere Kriterium dar. Demgegenüber konnten Übergangsformen zur morphologisch gut geschiedenen *F. pallens*-Gruppe — abgesehen von sehr seltenen Primärhybriden wie z. B. *F. vaginata* × *F. valesiaca* subsp. *parviflora* (Hackel 1882: 98) — nicht nachgewiesen werden. Für eine Beteiligung von *pallens*-artigen Sippen am Artbildungsprozeß innerhalb der *F. valesiaca*-Gruppe sehen wir daher keinerlei Anhaltspunkte.

2) Májovský und die ungarischen Autoren haben nur ganz vereinzelte Chromosomenzählungen vorgenommen. Auch Tracey hat die Gruppe nur in einem verhältnismäßig kleinen Gebiet, nämlich in Ostösterreich, untersucht. Von mehreren polyploiden *Festuca*-Sippen liegen nun aber bereits genauere karyologische Untersuchungen vor. Diese umfassen Chromosomenzählungen möglichst vieler und geographisch möglichst entfernter Populationen. In solchen Fällen hat man oft diploide oder auf einer niedrigeren Polyploidiestufe stehende Formen gefunden, welche von den höher polyploiden Formen nicht oder nur an rein quantitativen Merkmalen (oft an den Spaltöffnungslängen) zu unterscheiden sind. Beispiele für derartige Chromosomenrassen sind

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

„*Festuca dura* (HACKEL) BIDAULT" (4x und 6x, BIDAULT 1968), *F. gautieri* (HACKEL) K. RICHTER (Syn.: *F. varia* subsp. *scoparia* KERNER & HACKEL; 2x und 4x, KÜPFER 1974), *F. pallens* HOST (2x und 4x, AUQUIER & KER-GUELÉN 1977, TRACEY 1978, 1980, PILS 1980, 1981 a) und *F. norica* (HACKEL) K. RICHTER (2x, 4x und 6x, PILS 1980 b). Diese Liste ist nicht vollständig und sie wird außerdem mit der Zunahme unseres Wissensstandes wohl noch weiter anwachsen.

Derartige morphologisch einheitliche polyploide Reihen passen nun offensichtlich nicht in ein nur auf allopolyploider Artbildung beruhendes Evolutionskonzept unserer Gräsergruppe. Diese Polyploidserien müssen wohl auf dem Weg einer autopolyploiden Chromosomenvervielfachung entstanden sein. Eine allopolyploide Abstammung von anderen Sippen läßt sich hier auch bei bestem Willen nicht mehr plausibel vertreten.

Schließlich spielt nach MÁJOVSKÝ 1962 und TRACEY 1980 auch das Phänomen der hybridogenen Introgression ebenfalls eine bedeutende Rolle im Artbildungsprozeß innerhalb des *F. ovina*-Formenkreises. Zweifelsohne findet zwischen sehr nahe verwandten, von uns daher auch nur als Unterarten eingestuften Sippen auf gleicher Polyploidiestufe noch ein Genfluß statt. Als Beispiel dafür seien die hexaploiden Unterarten unserer *F. stricta* genannt. Fraglich muß allerdings bleiben, ob auch zwischen nicht näher miteinander verwandten Sippen und über verschiedene Ploidiestufen hinweg Introgressionsvorgänge stattfinden, wie dies die oben genannten Autoren vermuten. Oft ist es schwierig zu entscheiden, ob die beobachtete große Variabilität mancher Sippen auf Introgressionsvorgänge zurückgeht oder von vornherein in der genetischen Vielfalt dieser oft sehr jungen Formen begründet ist. Genauere Untersuchungen zu diesem Problem fehlen bisher.

Unsere eigenen Ansichten über die wesentlichen Evolutionsabläufe innerhalb der Gattung *Festuca* entspringen dem Studium mehrerer einheimischer Gruppen dieser Gattung (PILS 1980 a, b und 1981 a, b). Sie wurden zuletzt in PILS 1982 zusammenfassend dargelegt. Demnach ist für die hier behandelten Sippen folgende Entwicklung zu vermuten (vgl. Abb. 7):

Diploide Ausgangsformen (im Untersuchungsgebiet *F. valesiaca*) waren sicher schon vor Beginn stärkeren menschlichen Einflusses in verschiedenen primären Rasengesellschaften vertreten. Bezeichnenderweise besiedelt ja auch heute *F. valesiaca* subsp. *valesiaca* nur die extremsten Waldsteppenstandorte unter besonders sommertrockenen und kontinentalen Klimabedingungen. Auch die von typischer subsp. *parviflora* bewohnten kontinentalen Salzrasen stellen wohl — zumindest teilweise — primäre Standorte dar.

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

Die Eiszeiten und die immer wieder nachfolgenden Wiederbewaldungsphasen haben wohl jedesmal große Arealschwankungen zur Folge gehabt. Während längerer Rückzugsphasen dürften sich ± isolierte Populationen, die sich an lokalklimatisch günstigen Standorten behaupten konnten, wiederholt zu genetisch etwas voneinander abweichenden „Lokalrassen" differenziert haben.

Erst durch den wachsenden menschlichen Einfluß entstanden schließlich in rasch zunehmendem Ausmaß sekundäre und daher ökologisch wesentlich weniger extreme Rasengesellschaften.

Für diese in verhältnismäßig kurzen Zeiträumen neu entstandenen Biotope waren die diploiden Steppenpflanzen offensichtlich auf die Dauer zu konkurrenzschwach. Chromosomenvervielfachung, vielleicht oft auf dem Wege von „intervarietal autopolyploids" (STEBBINS 1947, 1950) zwischen aufeinandertreffenden Lokalrassen, dürfte in solchen Zeiten rascher Umweltveränderungen das am besten geeignete

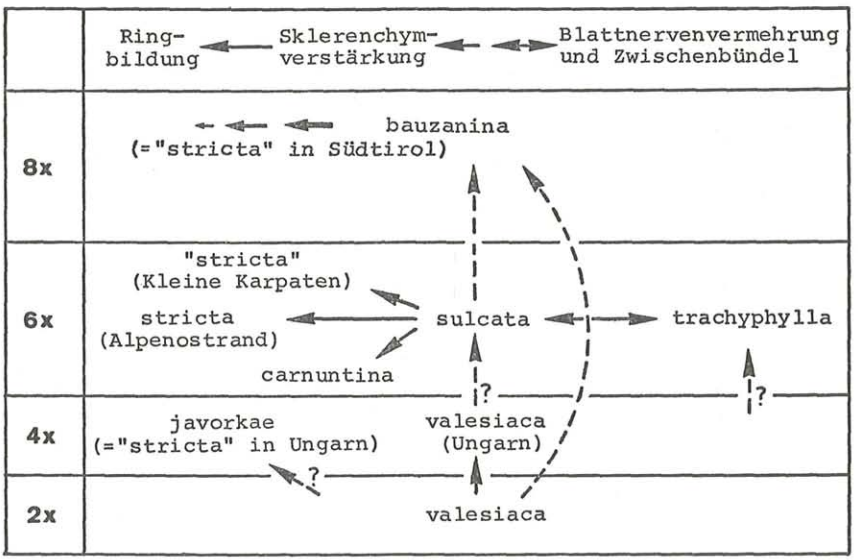

Abb. 7. Übersicht über morphologische und vermutliche verwandtschaftliche Beziehungen der untersuchten Sippen.
- - - → = vermutliche Entwicklungsrichtung. ←——→ = bei gleicher Chromosomenzahl durch Übergangsformen miteinander verbunden.
Die tetraploiden Sippen wurden auf Grund der Beschreibungen von HORÁNSZKY & al. 1971, TRACEY 1980 und MARKGRAF-DANNENBERG 1980 in die Übersicht aufgenommen. Da unsere Kenntnis dieses Formenkreises außerhalb des Untersuchungsgebietes noch zu mangelhaft ist, kann derzeit über die Entstehung von *F. stricta* subsp. *trachyphylla* und „*F. javorkae*" noch keine begründete Aussage gemacht werden

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

Mittel gewesen sein, in verhältnismäßig kurzer Zeit eine hohe genetische Variabilität zu erreichen. An derartigen neopolyploiden Formenschwärmen (JACKSON 1976, EHRENDORFER 1980) setzten nun die geänderten Selektionsbedingungen an und stabilisierten wohl in verhältnismäßig kurzer Zeit neue Rassen, die sich auch in den sekundären Rasengesellschaften erfolgreich behaupten konnten.

Derartige Differenzierungsvorgänge sind an den in Österreich verbreiteten hexaploiden Pflanzen besonders eindrucksvoll zu studieren. In mäßig trockenen, dabei aber nicht zu sauren oder zu nährstoffreichen Rasengesellschaften setzten sich rasch- und relativ hochwüchsige Pflanzen mit vergleichsweise schwach entwickelten Trockenheitsanpassungen durch. Ihre Sklerenchymbündel in den Blättern sind mäßig dick und vollkommen getrennt, die Blattoberseite weist kürzere Haare auf (Abb. 1 f—j). Die daraus entstandene, heute bei uns weitverbreitete Sippe ist *F. stricta* subsp. *sulcata*.

Demgegenüber haben sich unter besonders xerischen Bedingungen (wahrscheinlich mehrmals aus „*sulcata*"-ähnlichen Ausgangsformen) Typen entwickelt, die sich durch auffällig starke Sklerenchymentwicklung, dichte und lange Behaarung der Blattoberseiten, besonders dicke Blätter und andere Trockenheitsanpassungen auszeichnen. Am weitesten ging diese Entwicklung im Schwarzföhrengebiet des niederösterreichischen Alpenostrandes. Die hier vorkommenden Populationen zeichnen sich in typischer Ausbildung durch einen dicken und vollkommen geschlossenen Sklerenchymring aus und werden heute als *F. stricta* subsp. *stricta* bezeichnet. Anderwärts haben konvergente Differenzierungsvorgänge stattgefunden, beispielsweise in den Kleinen Karpaten (TRACEY 1980). Die xeromorphen Züge sind bei den dortigen Pflanzen allerdings (noch?) nicht so ausgeprägt. Die systematische Einstufung dieser Pflanzen ist daher schwierig. Morphologisch stehen sie zwischen *F. stricta* subsp. *sulcata* und subsp. *stricta*. Derartige Xeromorphosen finden sich offensichtlich auch auf dem tetraploiden Niveau (z. B. bei *F. javorkae*) und in einzelnen Populationen der von uns näher untersuchten oktoploiden *F. stricta* subsp. *bauzanina* (Abb. 1 n—o).

Einen etwas abweichenden Weg der Anpassung an große Trockenheit schlugen die mit dem Namen *F. stricta* subsp. *carnuntina* bezeichneten Pflanzen der Felsheiden des Hundsheimer Berges ein. Bei ihnen blieben die 3 Sklerenchymbündel getrennt, nahmen aber an Dicke und Ausdehnung gewaltig zu (Abb. 2 h—i). Auch diese Entwicklung kann man an geographisch isolierten Populationen ähnlich trockener Standorte (z. B. in der Wachau) wiederfinden.

Gegen Westen geht *F. stricta* subsp. *sulcata* allmählich in die subsp. *trachyphylla* über, die durch dickere Blätter mit mindestens 7 Blattnerven und einer zur Ringbildung neigenden Sklerenchyment-

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

wicklung ausgezeichnet ist. Die Grenzen zwischen beiden Sippen im Übergangsgebiet sind fließend. Ob es sich dabei um eine Ost-West-Differenzierung einer ursprünglich einheitlichen Ausgangssippe oder um sekundäre Hybridisierungsvorgänge zwischen unabhängig voneinander entstandenen Sippen handelt, muß vorderhand dahingestellt bleiben.

Die in Südtirol vorkommende, oktoploide *F. stricta* subsp. *bauzanina* schließlich dürfte aus der hier häufigen diploiden *F. valesiaca* und der noch im obersten Vintschgau vorkommenden *F. stricta* subsp. *sulcata* entstanden sein. Von letzterer sind die oktoploiden Pflanzen kaum, von *F. valesiaca* nur durch quantitative, mit dem stark unterschiedlichen Polyploidiegrad korrelierte Merkmale geschieden. Es handelt sich in diesem Fall also weder um Autopolyploide noch um typische Allopolyploide, da ja beide Ausgangsformen selbst wieder sehr eng miteinander verwandt sind (*F. valesiaca* dürfte wohl auch eine Ausgangsform der hexaploiden *F. stricta* subsp. *sulcata sein).* Wir haben es dabei also anscheinend mit dem Typ von Polyploidie zu tun, der im englischen Sprachraum unter dem Namen „intervarietal autopolyploids" bekannt wurde (Stebbins 1947, 1950). Solche Formen zeichnen sich, bedingt durch die Verwandtschaft der in ihnen kombinierten Chromosomensätze, durch ein besonders großes Genotypenspektrum aus (vgl. Jackson 1976). Sie dürften auch in anderen Gefäßpflanzengruppen ziemlich verbreitet sein. Beispielsweise hat Küpfer 1974 in seiner umfangreichen Untersuchung an verschiedenen Sippen aus den Alpen und den Pyrenäen mehrmals intervarietale Autopolyploidie wahrscheinlich machen können. Damit sind aus beiden Gebirgsketten bisher über 40 Fälle infraspezifischer Polyploidie nachgewiesen (Küpfer 1974). Ähnlich dürften auch die durchwegs höherpolyploiden *Festuca-Rassen* entstanden sein, die Bidault 1967 in den Westalpentälern vorfand. Sie alle sind von *F. stricta* subsp. *sulcata* und subsp. *bauzanina* morphologisch kaum auseinanderzuhalten und harren alle noch einer eingehenderen Untersuchung

Literaturverzeichnis

Alekseev E. B. 1975. Uzkolistnye ovsjanicy (*Festuca* L.) evropejskoj časti SSSR. — Novosti sist. vysš. rast. 12: 11—43.

— 1977. Rod ovsjanica (*Festuca* L.) v Mongolskoj Narodnoj Respublike. — Novosti sist vysš. rast. 14: 14—40.

— 1978. Rod ovsjanica (*Festuca L.*) v srednej Azii. — Novosti sist. vysš. rast. 15: 23—68.

— 1980. Ovsjanicy Kavkaza. — Izdatelstvo Moskovskogo universiteta.

Auquier P. 1978. *Festuca* L. In: Lanche J. E. de & al., Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes), éd. 2, p. 749—758. — Bruxelles.

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

AQUIER P. & KERGUÉLEN M. 1977. Un groupe embroullé de *Festuca (Poaceae)*: les taxons désignés par l'épithète „*glauca*" en Europe occidentale et dans les régions voisines. — Lejeunia, sér. nov. 89.

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

BAKSAY L. 1957. The chromosome numbers and cytotaxonomical relations of some European plant species. — Ann. hist.-nat. Mus nation. hung., ser. nova 8: 169—174.

— 1958. The chromosome numbers of Ponto-Mediterranean plant species. — Ann. hist.-nat. Mus. nation. hung., ser. nova 9: 121—125.

BATTAGLIA E. 1957. A new "5 minutes-fixation" in chromosome analysis. — Caryologia 9: 368—369.

BECK v. MANNAGETTA G. 1913. Vegetationsstudien in den Ostalpen III. Die pontische Flora in Kärnten ... — Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. I, 122: 631—841.

BIDAULT M. 1967. Étude biosystématique de quelques formes critiques de *Festuca ovina* L. subsp. *sulcata* HACK. — Bull. Soc. bot. France 114: 47—58.

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

BÖCHER W. 1947. *Festuca polesiaca* ZAPAL., its chromosome number and occurrence in Denmark. — Bot. Notiser 1947 (4): 353—360.

BRANDBERG B. 1946. On the chromosome numbers of some species of *Festuca* sect. *Ovinae*. — Arkiv för Botanik 33B, (No 3): 1—4.

ČINČURA F. 1967. Príspevok k cytológii druhu *Festuca pseudodalmatica* KRAJ. z územia východného Slovenska. — Biológia (Bratislava) 22 (6): 462—467.

CVELEV N. N. 1972. K sistematike i filogenii ovsjanic (*Festuca* L.) flory SSSR. II. Evolucija podroda *Festuca*. — Bot. Žurn. 57 (2): 161—172.

— 1976. *Poaceae* URSS. — Leningrad: Nauka.

DALLA TORRE K. W. v. & SARNTHEIN L. v. 1906. Flora der gefürsteten Grafschaft Tirol, ..., 6 (1). Innsbruck.

EHRENDORFER F. (Ed.) 1973: Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas, 2. Aufl. — Stuttgart: G. Fischer.

— Polyploidy and distribution. — In: LEWIS W. H. (Ed.), Polyploidy: Biological Relevance, p. 45—60. — New York: Plenum Publishing Corp.

FELFÖLDY L. J. M. 1947 a. Chromosome numbers of certain Hungarian plants. — Arch. Biol. Hung. 17: 101—103.

— 1947 b. Néhány hazai füfajta természetes polyploid alakja. — Kisérletügyi Közlemenyek 47—49: 11—16 (zitiert nach BAKSAY 1958).

FRITSCH K. 1922: Exkursionsflora für Österreich und die ehemals österreichischen Nachbargebiete, 3. Aufl. — Wien und Leipzig: Carl Gerold's Sohn.

GAGNIEU A. & BRAUN A. 1959. Observations caryologiques sur les Fétuques de la flore d'Alsace. — Bull. Soc. bot. France 106: 141—144.

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

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

GUSTAFSSON Å. 1947. Apomixis in higher plants III. Biotype and species formation. — Lunds Universitets Arsskrift, N. F. Avd. 2, 43 (12): 183—370 (zit. nach TRACEY 1980).

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

HEGI G. 1936. Illustrierte Flora von Mittel-Europa, 1, 2. Aufl. — München.

HORÁNSZKY A. 1955. Die Kenntnis der *Festuca*-Arten auf Grund der Blattepidermis. — Acta bot. Acad. Sci. hung. 1: 61—87.

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

JACKSON R. C. 1976. Evolution and systematic significance of polyploidy. — Ann. Rev. Ecol. Syst. 7: 209—234.

JANCHEN E. & MARKGRAF-DANNENBERG I. 1960: *Festuca*. — In: JANCHEN E., Catalogus florae Austriae. I. Teil: Pteridophyten and Anthophyten (Farne und Blütenpflanzen), 4: 800—814. — Wien: Springer.

KERGUÉLEN M. 1979. Graminées du No 3910 au No 4263. — In: COSTE H., Flore descriptive et illustrée de la France, cinquième suppl., par. JOVET P. & VILMORIN R., p. 483—589. — Paris: Albert Blanchard.

KIELHAUSER G. E. 1954. Die Trockenrasengesellschaften des Stipeto-Poion xerophilae im oberen Tiroler Inntal. — Angew. Pflanzensoziologie, Festschr. Aichinger, p. 646—666.

KIEM J. 1974. Gräser bei Bozen. — Ber. bayer. bot. Ges. 45: 137—150.

— 1978. Über die Verbreitung mediterraner, submediterraner und thermophiler Gräser im Etsch- und Eisacktal sowie im Gardaseegebiet. — Ber. bayer. bot. Ges. 49: 5—30.

KOZLOWSKA A. 1925. La variabilité de *Festuca ovina L.* en rapport avec la succession des associations steppiques du plateau de la Petite Pologne. — Bull. Acad. Polon. Sci., B, 1925: 325—377.

KÜPFER P. 1974. Recherches sur les liens de parenté entre la flora orophile des Alpes et celle des Pyrénées. — Boissera (Genève) 23.

LACZA J. S. 1960. Neue floristische Angaben aus der Insel Csepel. — Ann. hist.-nat. Mus. nation. hung. 52: 177—184.

LEVICKIJ G. A. & KUZMINA N. E. 1927. Kariologiĉeskij metod v sistematike i filogenetike roda *Festuca* (podr. *Eu-Festuca*). — Trudy Prikl. Bot. 17 (3): 3—36.

MÁJOVSKÝ J. 1962. Adnotationes ad species gen. *Festuca* florae Slovakiae additamentum I. — Acta Fac. Rer. Nat. Univ. Comen. 7: 317—335.

MARKGRAF-DANNENBERG I. 1968. *Festuca*. — In: Bestimmungsschlüssel zu kritischen Sippen, ed. 2, p. 73—96. — Kartierung der Schweizer Flora, Bern.

— 1976. Die Gattung *Festuca* in Griechenland. — Veröff. geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 56: 92—182.

— 1979. *Festuca*-Probleme in ökologisch-soziologischem Zusammenhang. — Nachheft zum Bericht über die internationale Fachtagung „Bedeutung der Pflanzensoziologie für eine standortgemäße und umweltge-

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

rechte Land- und Almwirtschaft" (12. und 13. September 1978 in Gumpenstein, Steiermark), p. 337—386.

MARKGRAF-DANNENBERG I. 1980. *Festuca.* — In: TUTIN T. G., HEYWOOD V. H. & al. (Eds.), Flora Europea 5: 125—53. — Cambridge: University Press.

MELZER H. 1958. Floristisches aus Niederösterreich und dem Burgenland, II. — Verh. zool.-bot. Ges. Wien 97: 147—151.

MEUSEL H., JÄGER & WEINERT E. 1965. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora, Bd. I, vol. 1 (Text) und vol. 2 (Karten). — Jena: VEB G. Fischer.

—, JÄGER E., RAUSCHERT S. & WEINERT E. 1978. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora, Bd. II, vol. 1 (Text) und vol. 2 (Karten). — Jena VEB G. Fischer.

NIKLFELD H. 1978. Grundfeldschlüssel für die Kartierung Mitteleuropas, südlicher Teil. — Zentralstelle für Florenkartierung am Institut für Botanik der Universität Wien.

NYÁRÁDY E. I. & NYÁRÁDY A. 1964. Studie über die Arten der Sektion *Ovinae* FR. der Gattung *Festuca* in der RVR.-Rev. roumaine Biol., sér. Bot. 9: 99—136, 151—172.

OBERDORFER E. 1970. Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süddeutschland und die angrenzenden Gebiete,, 3. Aufl. — Stuttgart: E. Ulmer.

PATZKE E. 1960. Die Sippen der *Festuca ovina* L. im nördlichen Rheingebiet. Decheniana 113 (2): 275—283.

— 1961. Vorschlag zur Gliederung der *Festuca ovina* L.-Gruppe in Mitteleuropa. — Österr. bot. Z. 108: 505—507.

— 1968. Zur Kenntnis der Sammelart *Festuca ovina* L. im südlichen Niedersachsen. — Göttinger florist. Rundbr. 2 (4): 14—17.

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

— 1974. Schafschwingel (*Festuca ovina,* Sammelart). — In: KLAPP E., Taschenbuch der Gräser, 10. Aufl., p. 71—74. — Berlin und Hamburg: P. Parey.

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

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

— 1981 a. Karyologie und Verbreitung von *Festuca pallens* HOST in Österreich. — Linzer biol. Beitr. 13 (2): 231—241.

— 1981 b. Karyologische Untersuchungen an der *Festuca halleri*-Gruppe (*Poaceae*) im Ostalpenraum. — Linzer. biol. Beitr. 13 (2): 243—255.

— 1982. Über die Aussagemöglichkeiten verschiedener Methoden zum Studium von Systematik und Phylogenie der Gattung *Festuca* L. (*Poaceae*). — Stapfia (Linz) 10: 71—80.

PÓLYA L. 1948. Chromosome numbers of certain alkali plants. — Arch. Biol. Hung., Ser. 2, 18: 145—148.

— 1949. Chromosome numbers of some Hungarian plants. — Acta geobot. hung. 6 (2): 125—137.

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

PRAT H. 1931. L'épiderme des graminées; étude anatomique et systématique. — Ann. Sci. nat. Bot., sér. 10, 14: 117—324.

RAUSCHERT S. 1960: Studien über die Systematik und Verbreitung der thüringischen Sippen der *Festuca ovina* L. s. lat. — Feddes Repert. Spec. nov. Reg. veg. 63: 251—283.

ROTHMALER W. (Ed.) 1976. Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD, kritischer Band. — Berlin: Volk und Wissen.

SIMON T. 1964. Entdeckung und Zönologie der *Festuca dalmatica* (HACK.) RICHT. in Ungarn und ihr statistischer Vergleich mit ssp. *pseudodalmatica* (KRAJ.) Soo. — Ann. Univ. Budapest, sect. Biol. 7: 143—156.

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

— 1970. Variation and evolution in plants: Progress during the past twenty years. — In: Essays in evolution and genetics in honour of Theodosius Dobzhansky, p. 173—208. — New York: Appleton-Century-Croft.

TOMAN M. 1976. Populationsanalyse der Sammelart *Festuca valensiaca* agg. in Böhmen. — Feddes Repert. 87: 503—519.

TRACEY R. 1977. Drei neue Arten des *Festuca ovina*-Formenkreises (*Poaceae*) aus dem Osten Österreichs. — Pl. Syst. Evol. 128: 287—292.

— 1978. *Festuca ovina* agg. im Osten Österreichs — Bestimmungsschlüssel und kritische Bemerkungen zur Verbreitung und Abgrenzung. — Notizen Flora Steiermark 4: 7—22.

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

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

ZIELONKOWSKI W. 1972. Formenkreis, Verbreitung und Vergesellschaftung der *Festuca ovina* im Raume Regensburg. — Hoppea 30: 281—316.

ZOLLER H. 1964. Flora des Schweizerischen Nationalparks und seiner Umgebung. — Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchungen im schweizerischen Nationalpark IX. — Neuchâtel: P. Attinger.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: 24_1

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

Artikel/Article: Systematik, Karyologie und Verbreitung der Festuca valesiaca-Gruppe (Poaceae) in Österreich und in Südtirol. 35-77