

ZUR BIOSYSTEMATIK DER *FESTUCA OVINA*-GRUPPE IN UNGARN

von

A. HORÁNSZKY – B. JANKÓ – G. VIDA

Systematisch-Geobotanischer Lehrstuhl der Eötvös Loránd Universität,
Budapest und Institut für Genetik der Ungarischen Akademie der Wissenschaften,
Budapest

Eingegangen: 30. Juli 1970.

Einleitung

Die zeitgemäße genaue Erkennung der *Festuca ovina*-Gruppe ist nur auf dem Wege einer auf weitläufiger Bearbeitung der verwandten Wissenschaften bzw. Fachgebiete fußenden Synthese möglich.

In diesem Sinne wurden vor einigen Jahren die Forschungen in der Kooperation des Institutes für Genetik der Ungarischen Akademie der Wissenschaften und des Systematisch-Geobotanischen Lehrstuhles der Eötvös Loránd Universität in Gang gesetzt. Die Forschungen bezwecken die Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse und der Evolution der Arten bzw. ihre taxonomische Revision.

Es soll vorausgeschickt werden, daß wir in die Probleme der taxonomischen Rangstufen und der Nomenklatur diesmal nicht einzugehen wünschen. Vorläufig soll die in Ungarn allgemein gebräuchliche Benennung und Artauffassung angewendet werden (vgl. J á v o r k a – S o ó 1951).

Die Blattstruktur

Zur Charakterisierung der Arten wird meistens die Entstehung des Sklerenchyms (im Blattquerschnitt beobachtet) in Betracht genommen. Es werden ringartige, dreibündelige und zwischen diesen beiden sog. Übergangstypen unterschieden (unterbrochener Ring, mehr als drei Bündel) vgl. Abb. 1.

Den Typ mit ringartigem Sklerenchym vertritt im Alföld (Große Ungarische Tiefebene) *Festuca vaginata*, die typische Pflanze der Sandsteppen; in Gebirgsgegenden *Festuca glauca* die der Felsen. In vegetativem Zustand können Sie kaum unterschieden werden, doch lassen sie sich aufgrund der Rispen gut auseinanderhalten.

Den Typ mit drei Sklerenchymbündeln vertreten *F. pseudovina*, *F. valesiaca*, *F. sulcata*. Sie bilden eine polyploide Reihe, ihre verwandt-

schaftliche Verbindung ist aber ungeklärt. Möglicherweise kommen alle drei auch auf mehrerlei Ploidiestufen vor.

Die Art mit dem Übergangstyp des Sklerenchyms ist in der Tiefebene *F. wagneri*. Diese wurde früher zu der von den Kalksteinfelsen bei Baden beschriebenen *F. stricta* die auch im Ungarischen Mittelgebirge — zu meist an Kalksteinfelsen — lebt, gezogen. Im Gebirge (insbesondere auf Andesit) ist *F. pseudodalmatica* rasenbildend. Seltener entwickeln sich auch bei *F. sulcata*, *F. valesiaca*, *F. pseudovina* Blätter mit mehr als drei Sklerenchymbündeln. So besteht zu ihrer Verwechslung mit den stets einen Übergangstyp aufweisenden Taxa durchaus eine Möglichkeit. Heute wissen wir bereits, daß die herrschende Art der unter dem Namen *Festucetum sulcatae* aus dem Tiefland mitgeteilten zöologischen Aufnahmen (z. B. Zsolt 1943) nicht *F. sulcata*, sondern *F. wagneri* ist. Zu diesem Typ gehört auch *F. duvalii*. Über diese Pflanze wurde schon viel polemisiert, doch ihre Herkunft ist noch immer ziemlich problematisch. (Vgl. z. B. Markgraf — Dannenberg 1958, Anquier 1969). Sie kommt in Ungarn unserer Meinung nach nicht vor. Pflanzen von ähnlichem Typ haben wir auch in Herbarien, aus den Gebirgen des Balkanhalbinsel gefunden. Die Ausbildung von diesem Typ ist gewiß eine Konvergenzerscheinung, die sich von NW-Europa bis Kleinasien u. der Krim in verschiedenen Verwandtschaftsgruppen wiederholt. (Vgl. z. B. *F. duvalii*, *F. stricta*, *F. wagneri*, *F. callieri*.)

Auch für die Konvergenz des dreibündeligen Blatttyps ergaben sich Beispiele. Die Epidermis eines eindeutig dreibündeligen, einen sulcatoiden Charakter aufweisenden Blattes verriet in einem Falle die Zugehörigkeit dieser Pflanze zu dem — von ihr übrigens systematisch weit stehenden — Formenkreis der *F. rubra*.

Mangelhaftigkeiten der herkömmlichen Methoden

Die Wichtigkeit der entwicklungsgeschichtlichen und pflanzengeographischen Anschauung muß nicht besonders betont werden. Sie blickt in den systematischen Forschungen auf große Traditionen zurück. Die Feststellung der Verbreitung der Taxa und die damit verbundenen Folgerungen sind jedoch im Falle unserer Taxa unsicher, zuweilen unbrauchbar. Durch traditionelle systematische Diagnosen lassen sich die Taxa nicht eindeutig bestimmen bzw. identifizieren. Störend sind dabei 1) die in großer Zahl und auf den verschiedensten Rangstufen beschriebenen Taxa, 2) die daraus folgende komplizierte Synonymik, 3) die große Variabilität der Pflanzen die 4) von der stets häufigeren Veränderung und Beschädigung der Standorte noch gesteigert wird.

Der nicht zureichende Charakter der Differentialdiagnosen ist auffallend, wenn die Extremwerte der Eigenheiten, die in den Bestimmungsschlüsseln allgemein mitgeteilt werden, sich überdecken (z. B. Spelzenlänge, Blattbreite usw.). Die Entstehung der Fadenblätter bedeutet eine typische Organisationsform der Anpassung an den Xerophytismus, der die

zwischen den Arten vorhandenen Unterschiede verwischt. Die Taxa unterscheiden sich voneinander oft nur nach dem Ploiditätsgrade in ihren Maßen (Vgl. H o r á n s z k y 1954). In solchen Fällen kann die Wirkung der Standortsfaktoren besonders störend wirken.

Zufolge der Schwierigkeiten der Identifikation können zuweilen sogar die Angaben der Chromosomenzahl nicht ohne Bedenken angewendet werden (vgl. M e r x m ü l l e r 1970), denken wir nur an die unter den Namen *F. ovina*, *F. rubra*, *F. duriuscula* mitgeteilten Daten. Besonders auffallend ist es, wenn man die Pflanzen allein aufgrund der Kenntnis des Fundortes mit Sicherheit bestimmen kann (z. B. *F. pseudovina* in den Alkalisteppe des Alföld u. an collinen Bergwiesen).

Untersuchung lebender Pflanzen

Die Erfahrung zeigt heute bereits ganz klar, daß solche Taxa nur dann eindeutig identifiziert und bestimmt werden können, wer wir unsere Kenntnisse außer den Untersuchungen, die an den Pflanzen des freien Geländes vorgenommen worden sind, auch aufgrund der in den Versuchsgärten und Laboratorien durchgeführten Versuche ergänzen. Die Evolutionsverbindungen der Taxa lassen sich im Besitz solcher gründlicher erforschten Kenntnisse klären. Als Vorbedingung hierfür ist eine lange Reihe der in biosystematischer Betrachtung durchgeführten Untersuchungen nötig.

Die Merkmale müssen bezüglich ihrer Zuverlässigkeit, ferner vom Gesichtspunkt: wie und auf welche Wirkungen sie sich verändern, untersucht werden (H o r á n s z k y 1970). Die Behaarung und die Kontur der Blattquerschnitte zeigten dem Entwicklungszustande entsprechend derartige Veränderungen, daß man von ein und derselben Pflanze sogar zwei Taxa beschreiben könnte. Es handelt sich von einer gewissen Heterophyllie, die sich zwischen juvenilen und senilen Blättern nachweisen läßt (U j h e l y i 1961).

Die Stärke des Wachsbezuges, das Erscheinen des Antozians auf den ansonsten grünen Teilen (Spelzen, Blattscheiden) können sich auf ein und demselben Exemplar auch saisonmäßig verändern. Die Standortsverhältnisse können Größe und Habitus stark beeinflussen.

Statistische Proben

In bezug der Probeentnahme sind vor allem eingehende Studien nötig. Zu diesem Zwecke wurden Studien an das *F. dalmatica* Material des Haeckelschen Herbariums durchgeführt (H o r á n s z k y 1969). Außerdem ist es unentbehrlich eine Standardmethode zur Feldarbeit der Populationsaufnahmen zu bearbeiten.

Die lokalisierten Beobachtungsangaben scheinen zur statistischen Auswertung besser geeignet zu sein. Die aus unseren Daten konstruierten Histogramme haben erwiesen, daß die Normalverteilung keineswegs als

gesetzmäßig angesehen werden kann (H o r á n s z k y 1970), auch die frühere Fachliteratur weist auf ähnliche Erscheinungen hin (W e b e r 1961).

Die genetische Betrachtung

In der *F. ovina*-Gruppe teilt die floristische Literatur zahlreiche spontane Artenhybriden mit. Die die vorausgesetzte Herkunft beweisenden Untersuchungen fehlen jedoch in jedem Falle. Auch über kontrollierte Kreuzungen stehen uns nur wenige Angaben zur Verfügung, die diesbezüglichen Untersuchungen sind mangelhaft. Zur Klärung der Evolutionsprobleme sind Genomanalysen unvermeidlich, und zu sonstigen evolutionsgenetischen Untersuchungen sind Artenbastarde zu gewinnen. Als erster Schritt wurden zum Teil als technisches Vorstudium im Gewächshaus mehrere Kreuzungen zwischen isolierten diploiden *F. glauca* und *F. vaginata*-Individuen vorgenommen.

Aus der einen erfolgreichen Kreuzungskombination erhielten wir 27 Stück F_1 -Pflanzen. Diese haben wir zwecks weiterer Kreuzungen bzw. Selbstbefruchtung kloniert. Eine Klon-Serie haben wir in einem Versuchsgarten unter optimalen Umständen mit den Eltern zusammen erzogen und einer ausführlicheren histologischen und morphologischen Untersuchung unterworfen. Das Bild der Blattquerschnitte — wie es zu erwarten war — hat auch keine auffallende Abweichung gezeigt, da ja auch die Eltern einander nahestehen. Zugleich wurden auch 9 verschiedene quantitative Merkmale der Ährchen und Rispen untersucht. Ähnlicherweise konnte in der F_1 -Generation eine sehr große, die Eltern in beiden Richtungen übertreffende Variation festgestellt werden.

Die Färbung der Pollenkörner und die Zahl der befruchteten Blüten wiesen in der ersten Generation gleichfalls eine bedeutende Variabilität auf. Zwischen der weiblichen und männlichen Sterilität konnte keine Korrelation nachgewiesen werden. Die Gestaltung der Pollengröße ist — wie es zu erwarten war — auch nicht einheitlich. Zwischen den Eltern gibt es in dieser Hinsicht keinen signifikanten Unterschied. Ein Teil der Hybriden steht ebenfalls den Eltern nahe. Ihr größerer Teil hingegen variiert hinsichtlich des Pollendurchmessers zwischen auffallend weiten Grenzen (von ein und derselben Pflanze liegen Werte zwischen 25 — 44 Mikron vor!). Dieser Umstand sowie der in einzelnen Fällen hohe Prozentsatz der abortiven Pollenkörner lässt auf Störungen der Meiose schließen. Die Untersuchung der Meiose sowie die vergleichende Karyotypenuntersuchung bildet das Program weiterer Untersuchungen. Zu diesem Zwecke haben wir zahlreiche weitere Kreuzungen und Selbstbefruchtungen durchgeführt. Zur Untersuchung des Charakters der Variation innerhalb der Arten steht uns aus der einen Population der *F. vaginata* aus einer 4×4 diallelen Kreuzung ein sehr grosser Hybridbestand zur Verfügung. Die vergleichende Untersuchung im Versuchsgarten dieses Bestandes ist zur Zeit im Gange.

Arbeitshypothese

Für weitere erfolgreiche Fortsetzung der Untersuchungen haben wir eine Arbeitshypothese aufgestellt, mit deren Hilfe wir die Evolutionsverbindungen zwischen den Arten zu klären wünschen (vgl. Abb. 1.) Da es sich um einen polyploiden Komplex handelt, muß der Ausgang in den diploiden Taxa gesucht werden. Diese sind sowohl im Kreise der ringartigen als den bündeligen Sklerenchymtypen anzutreffen. Möglicherweise konnten aber in der Ausbildung unserer Taxa von höherem Ploidgrad auch die außerhalb unserer Grenzen ferner (Alpen, Karpaten, Balkan) lebenden diploiden mitgewirkt haben. Unter den Arten von ringartigem Sklerenchymtyp ist *F. vaginata* nur auf der diploiden Stufe bekannt. Die *F. glauca* ist ein montaner diploider Typ von engerer Verbreitung und bei uns mit einem mehr verbreiteten Tetraploidtyp von Kollincharakter vertreten. Aus den Alpen wurde auch *F. glauca* von höherer Ploidstufe mitgeteilt (*Bidault* 1966), solche sind uns bisher unbekannt. Die größere Vitalität des tetraploiden Typs sowie seine regelmäßige Meiose (ohne Multivalenten) läßt darauf schließen, daß es sich nicht um eine einfache Autotetraploidie handelt.

Viel komplizierter ist die Abstammungsfrage der Arten mit einem Sklerenchym von bündeligem und Übergangstyp. Auf diploider Stufe sind uns aus Ungarn die auf den Alkalisteppen charakteristische *F. pseudovina*, auf sauerem Boden lebende *F. capillata = tenuifolia*, und *F. ovina* s. str. bekannt. Aus der mündlichen Mitteilung von *Baksa* ist auch die diploide *F. valesiaca* bekannt, die ausschließlich auf trockenen Standorten, auf Rendzinaböden vorkommt.

Bei der Absonderung der Tetraploiden und der Klärung ihrer Verwandtschaft stehen wir den meisten Problemen gegenüber. Die Populatio-

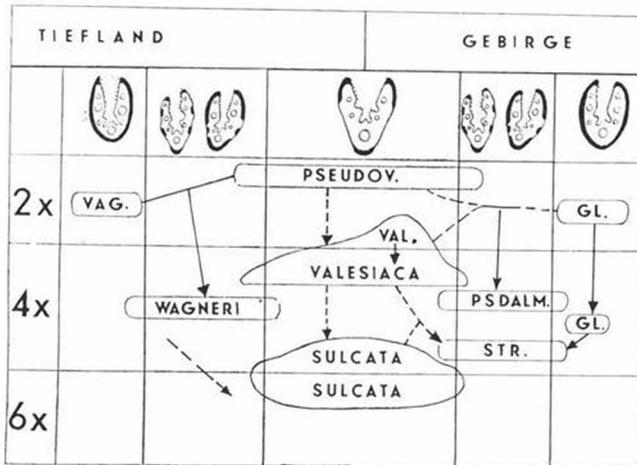


Abb. 1.

nen des Berglandes und des Alföld von bündeligem Typ sondern sich unserer bisherigen Kenntnisse taxonomisch nicht ab. Es kann auch keine Absonderung bei *F. valesiaca* und *F. sulcata* dem Standorte nach verzeichnet werden. Deshalb ist es anzunehmen, daß sie zumindest z. B. aus nicht gleichen diploiden Taxa hervorgegangen sind.

Die Arten von Übergangstyp des Sklerenchyms sind sowohl im Alföld als in den Gebirgsgegenden gleichfalls anzutreffen, doch könnten sie von verschiedener Herkunft sein. Im Falle von *F. wagneri* des Alfölds scheint es handgreiflicher zu sein, um auf eine Allotetraploidie zu schließen (*F. vaginata* — *F. pseudovina*). Unter der Arten des Berglandes befinden sich sogar zwei Arten von Übergangstyp. *F. pseudodalmatica* ist eine vor allem auf (Andesit) Eruptivgesteinen lebende rasenbildende Art von hoher Vitalität. Es ist anzunehmen, daß bei ihrer Entstehung die diploide *F. glauca* und irgendwelche diploide bündelige Art (*F. valesiaca*, *F. pseudovina*) auf dem Wege der Allotetraploidie eine Rolle gespielt haben dürfte.

Die über eine viel geringere Lebensfähigkeit verfügende sporadisch verbreitete *F. stricta* kann das tetraploide Hybrid der tetraploiden *F. glauca* und *F. sulcata* (eventuell *F. valesiaca*) sein. Diese verfügt zufolge der zumindest bei einem der Eltern bedeutenden segmentalen Allopoloidität nicht über vollkommen homologe, zur Paarung fähige Genome. Diesem ist auch die verminderte Fertilität und ihre geringere Individuenzahl zuzuschreiben. Da uns bekannt ist, daß es selbst zwischen der diploiden *F. vaginata* und *F. glauca* keine vollkommene reproduktive Isolation gibt, kann auch erwartet werden, daß es auf den höheren Ploidgrad — eventuell auch in der Form einer Introgression — noch mehr Möglichkeiten zur Hybridisation bestehen. Wie wir wissen, bedeutet selbst der Unterschied in dem Ploiditätsgrade kein undurchdrängliches Hindernis (Zohary — Nur 1959). Darin liegt vermutlich der Grund der taxonomischen Unsicherheit.

Wir möchten betonen, daß das Gesagte über jene Bestrebungen und Probleme, zu deren Lösung wir nebst unseren bescheidenen Möglichkeiten einen Weg sehen, bloß durch heraußgegriffene Beispiele einen Aufschluss zu geben versucht. Eine eventuelle internationale Kooperation in breitem Kreise würde die Beantwortung der weitverzweigten Fragen gewiß beschleunigen und erleichtern. Dadurch würde auch die Erkennung der Verwandtschaft und der Evolution in unmittelbare Nähe rücken.

Wir möchten auch dieserorts unseren technischen Mitarbeiterinnen Frau É. Nagy, Frau I. Nagy, Frau I. Nyári, und Eml. M. Tóth um ihre Hilfe unseren Dank aussprechen.

SCHRIFTTUM

- Anquier, P. 1969. *Festuca duvalii* (Saint-Yves) Stohr (Gramineae) en Belgique. Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 39: 97 — 118.
- Bidault, M. 1966. Remarques sur les *Festuca ovina* L. var. *duriuscula* et var. *glauca* des Alpes Maritimes. Bull. Soc. Bot. France 113: 173 — 183.

- Horánszky, A. 1954. Die Kenntnis der Festuca-Arten auf Grund der Blattepidermis. Acta Bot. Acad. Scient. Hung. 1: 61–87.
- Horánszky, A. 1969. Festuca-Studien I. Bot. Közlem. 56: 149–154.
- Horánszky, A. 1970. Festuca-Studien II. Bot. Közlem. 57: 207–220.
- Markgraf – Dannenberg, I. 1958. Zur Festuca duvalii-Frage im mitteleuropäischen Raum. Ber. Bayer. Bot. Ges. 32: 83–93.
- Ujhelyi, J. 196. Taxonomy and Evolution of linear leaves in the Family Gramineae. Acta Biol. Suppl. 4: 17.
- Weber, E. 1961. Grundriss der biologischen Statistik. Fischer, Jena.
- Zohary, D. – Nur, U. 1959. Natural triploids in the orchard grass *Dactylis glomerata* L. polyploid complex and their significance for gene flow from diploid to tetraploid levels. Evolution 13: 311–317.
- Zsolt, J. 1943. A Szent-Endrei sziget növénytakarója. Die Vegetation der Donau-Insel Szent-Endre. Index Horti Bot. Univ. Budapest 6: 1–16.