Zeitschrift: Boissiera : mémoires de botanique systématique

Herausgeber: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève

Band: 45 (1991)

Artikel: Revision der europäischen Arten der Gattung Brachypodium Palisot de Beauvois (Poacae)

Autor: Schippmann, Uwe

Kapitel: 1: Allgemeiner Teil

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-895452

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 09.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

1. Allgemeiner Teil

1.1 EINLEITUNG

Revisionen von in Europa verbreiteten Pflanzengruppen haben eine eigene Gesetzmäßigkeit. Die wissenschaftliche Botanik hat in Europa eine lange Tradition und an den meisten hier vorkommenden Pflanzengruppen haben sich schon die Botaniker vieler Generationen versucht. Die lange Beschäftigung mit der Flora hat zu einer Fülle von Namen und konkurrierenden Meinungen geführt, nicht immer war ein besseres Verständnis der Gruppen die Folge.

Die Gattung *Brachypodium* ist bereits 1812 von PALISOT DE BEAUVOIS[1] beschrieben worden. Viele nachfolgende Botaniker haben seither ihre Spuren hinterlassen: Fast 200 heterotypische Taxa wurden beschrieben, unter Einschluß der Umkombinationen stehen etwa 340 Namen zur Verfügung.

Als letzter hat SAINT-YVES (1934)[2] die Gattung zusammenfassend bearbeitet. Er teilte in seinen "Contributions à l'étude des *Brachypodium*" die Gattung dem damaligen taxonomischen Gebrauch entsprechend in eine große Zahl von infraspezifischen Taxa auf, die bis zur Unterform reichten.

Auf methodischem Gebiet hatte SAINT-YVES' Arbeit Anteil an der "ersten Revolution in der Klassifikation der Gräser" (CLAYTON 1981), die in den 30er Jahren die Blattanatomie für die Taxonomie der Gräser nutzbar machte. Den grundlegenden Arbeiten von GROB (1896) und LOHHAUSS (1905) folgend, zog Saint-Yves die Anatomie der Blattspreite für seine taxonomischen Schlüsse heran.

Die Herausgabe der Monographie Saint-Yves' erfolgte posthum (CAVILLIER 1936, LITARDIÈRE 1934). Sie blieb ein Fragment und besteht im Grunde nur aus einem speziellen Teil, der die anerkannten Taxa behandelt.

Mein Entschluß, die Gattung *Brachypodium* erneut monographisch zu bearbeiten, bildete sich im Laufe der Beschäftigung mit den mitteleuropäischen Vorkommen von *B. rupestre* und der Frage nach der Eigenständigkeit dieses Taxons. Es zeigte sich, daß ähnliche Fragen auch für die südeuropäisch verbreiteten Sippen keineswegs abschließend geklärt sind.

Im Blickpunkt stand vor allem die große Variabilität der *Brachypodium*-Arten. Beobachtungen an Lebendmaterial im Gewächshaus und die Untersuchung einer möglichst großen Zahl von Belegen zeigten, daß viele der in der Vergangenheit beschriebenen Taxa durch Übergangsformen miteinander verbunden sind. Neben den morphologischen Merkmalen wurden auch die Ergebnisse mikromorphologischer, anatomischer und cytologischer Untersuchungen zur Lösung der taxonomischen Probleme herangezogen. Der Untersuchung der Pflanzen am natürlichen Standort und der Beschaffung von Lebendmaterial dienten Reisen in die Alpen, auf die Iberische Halbinsel und nach Kreta.

Ein weiterer wichtiger Schwerpunkt der Arbeit war es, die Fülle der geschaffenen Namen und Taxa und das in der Vergangenheit erarbeitete Wissen zusammenzufassen, zu bewerten und der zukünftigen Forschung zu erschließen.

1.2 MATERIAL UND METHODEN

Für die Untersuchungen standen Herbar- und Lebendpflanzen zur Verfügung, die in öffentlichen und privaten Herbarien ausgeliehen, am Standort gesammelt oder im Botanischen Garten aus Früchten angezogen wurden.

---

[1]Kurzbiographie siehe Fußnote 18, S. 86.

[2]Kurzbiographie siehe Fußnote 23, S. 99.

Ausleihen. — Etwa 5200 Herbarbelege konnten ausgeliehen oder während Besuchen in den Herbarien untersucht werden. Die untersuchten Pflanzen stammen aus folgenden Herbarien (Abkürzungen nach "Index herbariorum", HOLMGREN & al. 1981): ARAN[3], B, BERN, BM, BP, BR, BREM, C, CAS, COI, DE, E, FI, FR, G, GCA, GDA, GJO, GOET, GZU, IB, JACA[4], K, KR, LD, LOU[5], M, MGC, MB, MSTR, ORT, O, RNG, SANT, SEV, STU, TFC, TUB, UPA, UPS, W, WBM und ZT.[6]

Forschungsreisen. — Etwa 400 Herbarbelege und 220 Lebendpflanzen habe ich auf drei Forschungsreisen in den Jahren 1984 bis 1986 selbst gesammelt. Während einer Reise in die westlichen Alpen 1984 stand das Artenpaar *B. pinnatum* und *B. rupestre* im Mittelpunkt. 1985 führte eine dreimonatige Reise über Frankreich auf die Iberische Halbinsel, die als ein Verbreitungsschwerpunkt der Gattung von besonderem Interesse ist. Neben den verbreiteten mediterranen Arten *B. distachyon*, *B. phoenicoides* und *B. retusum* habe ich in den Gebirgen Südspaniens das endemische *B. boissieri* gesammelt und im Nordwesten der Iberischen Halbinsel die submediterran-subatlantischen Populationen von *B. rupestre* untersucht (Abb. 1). Die 1986 durchgeführte Reise nach Kreta hatte zum Ziel, Material von *B. sylvaticum* subsp. *creticum* und "subsp. *glaucovirens*" zu sammeln, um die Variabilität der *Brachypodium-sylvaticum*-Gruppe untersuchen zu können.

Sammeltechnik. — Zur Anlage von Gewächshauskulturen wurden Pflanzen am Wuchsort ausgegraben und in mitgeführte Töpfe oder Plastiktüten gepflanzt. Gute Anwachserfolge erbrachten Rhizomstücke, an denen bereits die Anlage von jungen Erneuerungstrieben sichtbar war. Als vorteilhaft erwies sich außerdem, die Blätter der eingetopften Pflanzenteile zurückzuschneiden. Reife Karyopsen wurden nur von *B. sylvaticum* und *B. distachyon* gesammelt und später im Gewächshaus zur Aussaat gebracht. Bei den anderen Arten ist diese Sammelmethode wegen des hohen Grads an Selbststerilität der Populationen und des damit verbundenen geringen Fruchtansatzes untauglich.

Kultur des Lebendmaterials. — Die Kultur der Pflanzen erfolgte im Botanischen Garten der Universität Marburg. Im Sommer standen sie als Topfpflanzen in Freilandbeete eingesenkt. In den Wintermonaten erwies es sich als günstig, die Pflanzen in frostfreie Winterbeete umzusetzen. Die Überwinterung im Freiland hatte immer wieder Ausfälle zur Folge, dies auch unter den Arten, die am natürlichen Wuchsort winterlichen Frösten ausgesetzt sind.

Das oben beschriebene Sammeln und Einpflanzen von Rhizomstücken hat den Nachteil, daß eine lange Zeit vergeht, bis die Pflanzen voll entwickelt sind und für Untersuchungen zur Verfügung stehen. In den ersten 2-3 Jahren der Kultur wuchsen die ausdauernden Arten nur vegetativ. Erst in der Vegetationsperiode 1988 kamen die meisten der in den Jahren zuvor gesammelten Pflanzen zur Blüte. Nur *B. sylvaticum* ging bereits im ersten Jahr nach dem Sammeln zur Halmbildung über.

Weiteres Lebendmaterial konnte über den Samentausch der Botanischen Gärten beschafft werden. Folgende Botanische Gärten stellten Früchte von Wildherkünften zur Verfügung, die im Botanischen Garten Marburg zur Anzucht kamen: Barcelona, Berlin-Dahlem, Berlin-DDR, Besançon, Bydgoszcz, Caen, Coimbra, Genf, Halle, Helsinki, Kew, Krakau, Leipzig, Liège, Lund, Moskau, Nancy, Nantes, Pesaro, Regensburg, Siena, Teheran, Wroclaw und Zürich.

---

[3]Das Herbarium des Museum Aranzadi in San Sebastian wird unter dieser Abkürzung in die bevorstehende 8. Auflage des "Index herbariorum" aufgenommen (P. Catalan Rodriguez, San Sebastian, mündliche Mitteilung).

[4]Das Herbarium Jaca wird unter dieser Abkürzung in die bevorstehende 8. Auflage des "Index herbariorum" aufgenommen (P. Montserrat Recorder, Jaca, mündliche Mitteilung).

[5]LOU = Centro de investigaçiones forestales Lourizan, Pontevedra, Spanien.

[6]Darüberhinaus stand mir dankenswerterweise Material aus folgenden Privatherbarien zur Verfügung: Dr. E. Bergmeier (Erda), A. Böffinger (Frankfurt), T. Breunig (Karlsruhe), H. Buss (Frankfurt), Dr. K. P. Buttler (Frankfurt), E. Dimpl von Lossau (Frankfurt), B. Egli (Schaffhausen, Schweiz), H. Georg (Frankfurt), Dr. W. Greuter (Berlin), S. Guth (Frankfurt), G. Hügin (Denzlingen), H. Kalheber (Runkel/Lahn), Dr. J. Kiem (Bozen), A. König (Eschborn), D. Lange (Frankfurt), Dr. W. Lobin (Bonn), Dr. W. Ludwig (Marburg), M. Lüdecke (Marburg), H. Melzer (Zeltweg, Österreich), Dr. A. Otto (Langenbach), E. Pahl (Rosenheim), M. Peintinger (Radolfzell), M. Peukert (Frankfurt), W. Schnedler (Aßlar-Bechlingen), H. Schuwerk (Pappenheim), Dr. F. Schuhwerk (München), Dr. C. A. Stace (Leicester, Großbritannien), R. Strohwasser (Garmisch), Dr. T. Tscharntke (Karlsruhe), E. Walter (Bayreuth), W. A. Zahlheimer (Landshut), Dr. G. Zizka (Frankfurt). Lebendmaterial gesammelt haben Dr. K. P. Buttler (Frankfurt), A. König (Frankfurt), Dr. W. Lobin (Bonn) und Dr. A. Santos Guerra (La Laguna, Spanien).

Abb. 1. — Forschungsreise iberische Halbinsel 1985.

Raster-Elektronenmikroskopie. — Teile von Blattspreiten wurden in getrocknetem Zustand (vgl. PALMER & TUCKER 1983) mit einem elektrisch leitenden Spezialkleber ("Leit-C nach Göcke", Conductive Carbon Cement) auf Aluminiumteller geklebt und 3-5 Minuten mit einem Gold-Palladium-Gemisch bedampft. Belichtet wurde auf einen 18-DIN-Kleinbildfilm.

Embryountersuchungen. — Zur Untersuchung der Embryonen wurden reife Karyopsen 24 Stunden in Wasser eingeweicht. Die den Embryo lose bedeckende, dünne Schicht des Perikarps wurde abpräpariert und der Embryo unter dem Binokular in der Aufsicht untersucht und gezeichnet. Mediane Längsschnitte wurden von Hand mit einer Rasierklinge ausgeführt.

Stärkeuntersuchungen. — Aus reifen Karyopsen wurde mit Hilfe einer Präpariernadel eine kleine Menge Endosperm herausgekratzt und in einem Tropfen Wasser zerkleinert. Die Präparation muß vorsichtig erfolgen, da die zusammengesetzten Stärkeaggregate sehr leicht in ihre Bestandteile verfallen.

Anatomie. — Die anatomischen Untersuchungen wurden an Herbarmaterial durchgeführt. Auch die kultivierten Pflanzen wurden nicht in frischem Zustand untersucht, sondern zunächst herbarisiert.

Zur Herstellung von Epidermispräparaten der Ober- und Unterseite wurden Blattspreiten 48 Stunden in Wasser mit einigen Tropfen Spülmittel eingeweicht. Die Spreite wurde so auf einen Objektträger gelegt, daß die Seite nach unten zeigte, deren Epidermis präpariert werden sollte. Mit einer eher stumpfen Rasierklinge wurde flach über die Oberfläche gekratzt, so daß sich die obersten Zellschichten lösten und weggeschoben werden konnten. Da die Gefahr des Zerreißens mit

fortschreitender Präparation immer größer wird, war es von Vorteil, den Kratzvorgang zur besseren Kontrolle der Feinarbeit unter dem Binokular zu beobachten. Wenn die Epidermis der Blattunterseite völlig freipräpariert war, diente ein kurzes Spülen in Wasser der Entfernung von Geweberesten. Die Anfertigung von Dauerpräparaten erfolgte durch Überführen in ein Einbettungsmittel (aus Chloralhydrat, Glucose, Eisessig und Gummi arabicum).

Querschnitte von Blattspreiten und Wurzeln wurden ebenfalls nach Einweichen von Hand mit der Rasierklinge hergestellt.

Cytologie. — Es wurden mitotische Teilungen der Wurzelspitzenmeristeme untersucht. Angesichts der Kleinheit der Chromosomen in der Gattung *Brachypodium* mußte eine möglichst große Teilungsaktivität der Pflanzen angestrebt werden, um genügend auswertbare Teilungsstadien zu erhalten. Wichtigste Voraussetzung hierfür war der gute Zustand der Pflanzen zum Zeitpunkt der Wurzelspitzenabnahme. Das Frühjahr (Mai-Juni) und der Frühherbst (September) erwiesen sich als günstige Jahreszeiten für die cytologischen Untersuchungen. Nur solche Wurzeln, die gerade dabei waren, aus dem Erdballen herauszuwachsen, ließen sich erfolgreich untersuchen. Bereits völlig durchgewurzelte Pflanzen brachten wegen der geringeren Teilungsaktivität schlechte Ergebnisse. Durchgewurzelte Pflanzen wurden daher etwa 2 Wochen vor der Zählung in einen größeren Topf umgepflanzt, um das Wurzelwachstum anzuregen. Alle Pflanzen wurden 2-3 Tage vor der Untersuchung besonders feucht gehalten. Die besten Ergebnisse erhielt ich, wenn die Wurzelspitzen am frühen Morgen, etwa 1-2 Stunden nach Sonnenaufgang, abgenommen worden waren. Im Laufe des Vormittags geht die Teilungsaktivität zurück.

Die Wurzelspitzen wurden 6-24 Stunden in 0,002 mol Hydroxychinolin bei 6°C (Kühlschrank) vorbehandelt. Versuche, die Verkürzung der Chromosomen dadurch zu stimulieren, daß die Pflanzen vor der Wurzelspitzenabnahme 24 Stunden lang einer konstanten Temperatur von 4°C ausgesetzt wurden, hatten keinen meßbaren Erfolg. Die Wurzelspitzen wurden nach der Vorbehandlung mit Hydroxychinolin in einem Äthanol-Eisessig-Gemisch (2:1) fixiert oder sofort untersucht. Zur Lösung des Zellverbands wurden die Wurzelspitzen 10 Minuten lang bei 60°C in 1 mol HCl hydrolysiert, anschließend gründlich in Wasser gewaschen und in einem Cellulase-Pectinase-Gemisch etwa 1 Stunde lang enzymatisch vorbehandelt. Nach Überführung des vorderen Millimeters in einen Tropfen Färbelösung (Orcein-Essigsäure) erfolgte eine erste Spreitung der Spitze bereits durch das Gewicht des aufgelegten Deckglases. Das Spreiten wurde durch vorsichtiges Klopfen und zum Schluß durch kräftigen Druck gefördert. Nach Durchziehen einer geringen Menge Färbelösung konnte die Wurzelspitze untersucht werden. Fotos und Zeichnungen mit Hilfe eines Zeichenspiegels dienten der Dokumentation gut zählbarer Platten. Herbarbelege der cytologisch untersuchten Pflanzen befinden sich in FR und im Herbar Schippmann (im folgenden als "Schp" abgekürzt).

Statistik. — Zur Absicherung der Schlußfolgerungen einer taxonomischen Bearbeitung ist es wichtig, möglichst viele Merkmale heranzuziehen und eine möglichst große Anzahl von Belegen zu untersuchen.

In der Regel wurden zur Auswertung der Messungen zweidimensionale Punktediagramme benutzt, da sie verschiedene Vorteile bieten: Ein direktes Ablesen der Werte im Diagramm ist möglich, die Auftragung ist anschaulich, es gibt keine Transformationen und Rechenoperationen, die die Interpretation der Ergebnisse erschweren. Diese Auftragungsform ist daher gut geeignet, Variabilität und Gruppenbildungen aufzuzeigen, wenn diese sich nur in wenigen Merkmalen ausdrücken.

Mit multivariaten Statistikverfahren ist es möglich, viele Merkmale gleichzeitig in die Auswertung einzubeziehen und ihre Beziehungen zueinander darzustellen. Diese Methoden sind in der Gräsertaxonomie bereits erfolgreich angewandt worden (unter anderen CLAYTON 1971, 1974, 1975b, ELLIS & al. 1971, ZIZKA 1988). Die Komplexheit der mathematischen Operationen und der starke Einfluß, den die Wahl der Transformationen und Standardisierungen auf die Ergebnisse haben, gemahnen allerdings zur Vorsicht bei der Interpretation dieser Ergebnisse. In der vorliegenden Arbeit wurden die multivariaten Statistikverfahren (Hauptkomponenten-Analyse, Detrended-Correspondence-Analyse) nur dazu benutzt, die auf der Basis qualitativer Merkmale gewonnenen Erkenntnisse zu überprüfen und in geeigneter Form anschaulich zu machen.

Zur Berechnung der multivariaten Statistik standen die Programme STATGRAF und DECORANA auf einem Personal-Computer zur Verfügung. Die angewandten Verfahren sollen im folgen-

den kurz besprochen werden, ohne auf die zugrundeliegenden Algorithmen einzugehen. Dies geschieht in den zitierten Werken, die auch weiterführende Literatur zum Thema aufzeigen.

Hauptkomponenten-Analyse. — "Die in *n* Merkmalen untersuchten Individuen (oder Sippen) können als Punkte in einem n-dimensionalen Merkmalsraum interpretiert werden. Das Problem besteht darin, diese abstrakte und nicht vorstellbare Darstellung so zu vereinfachen, daß eine Interpretation der Beziehungen zwischen den untersuchten Individuen und Sippen möglich ist" (ZIZKA 1988: 4).

Die Hauptkomponenten-Analyse ("principal component analysis") löst dieses Problem, indem sie eine Anzahl unkorrelierter Variablen *n'* ermittelt, die kleiner ist als die ursprüngliche Anzahl *n,* ohne weniger Information zu enthalten. Die Methode besteht in einer Transformierung der usprünglichen Variablen durch lineare Transformation (DUNN & EVERITT 1982, FLURY & RIEDWYL 1983, PIMENTEL 1979). Die neuen Variablen haben folgende Eigenschaften: (1) Sie sind untereinander nicht korreliert. (2) In der ersten Hauptkomponente ist die größte Varianz enthalten, in der zweiten die zweithöchste, und so weiter. Ein Hauptteil der in den ursprünglichen Daten enthaltenen Varianz ist nun also in den ersten zwei bis drei Hauptkomponenten ausgedrückt.

Über die Bedeutung der Koeffizienten für die Interpretation schreibt ZIZKA (1988: 4): "Bei der Hauptkomponenten- und Diskriminanzanalyse ist die Interpretation der Achsen problematisch, da diese eine Kombination aus (in der Regel) allen Merkmalen darstellt. Einen Anhaltspunkt für die Bedeutung einzelner Merkmale für bestimmte Achsen geben die [...] Koeffizienten [...], deren absoluter Zahlenwert ein ungefähres Maß dafür ist, wie groß die Bedeutung eines Merkmals für die entlang der jeweiligen Achse ausgedrückten Variabilität ist."

Detrended-Correspondence-Analyse. — Wie die Hauptkomponenten-Analyse ist auch die Detrended-Correspondence-Analyse (DECORANA) eine Methode, die die Varianzmaximierung auf wenigen Achsen zum Ziel hat (WARTENBERG & al. 1987, GRAHAM & VRIJENHOEK 1988). Am Beispiel von Vegetationsaufnahmen beschreibt HILL (1979: 3) den Rechenvorgang: "Essentially what is done is to take a set of species scores, then to define sample scores such that each sample score is the mean score of the species that occur in it, and finally to calculate new species scores of the samples in which that species occurs".

Die Detrended-Correspondence-Analyse ist eine Weiterentwicklung des als Correspondence-Analyse oder Reciprocal-Averaging bezeichneten Rechenverfahrens. Sie vermeidet einige Nachteile früherer Methoden: "Perhaps the most conspicuous fault of reciprocal averaging is the tendency for the second axis (and sometimes higher axes) to be strongly related to the first axis. This is known as the arch effect [...] or the horseshoe effect" HILL (1979: 1). Die Detrended-Correspondence-Analyse korrigiert diese künstliche Verzerrung durch Ausschaltung der Korrelation zwischen den Achsen, indem die erste Achse in kleinere Segmente unterteilt wird, für die die "sample scores" gesondert berechnet werden.

Das Verfahren wurde für vegetationskundliche und ökologische Fragestellungen entwickelt (Ordination), kann aber auch für die Darstellung der Ähnlichkeiten von Taxa benutzt werden. In der vorliegenden Arbeit wurden 39 Merkmale in binär codierte Form gebracht, das heißt, für jedes Merkmal stand nur der Status "01" oder "02" zur Verfügung. Um Übergewichtungen der Merkmale mit Codierung "02" auszugleichen, wurde jeder Zustand eines Merkmals gesondert codiert ("disjoint coding", M. O. Hill, Abbots Ripton, und W. D. Clayton, Kew, briefliche Mitteilungen). Die verwendeten Mermale sind in Tabelle 60 im Anhang aufgelistet.

Die Abstände zwischen den Arten in der Auftragung (Abb. 17, S. 68) sind ein Maß für deren Ähnlichkeit, das heißt für den Grad der Übereinstimmung in den Merkmalen. Wie in der Hauptkomponenten-Analyse wird der in der vorliegenden Untersuchung 39dimensionale Merkmalsraum auf einen zweidimensionalen Raum reduziert. An den Merkmals-Koeffizienten ist abzulesen, welche Merkmale sich auf den beiden Achsen besonders niedergeschlagen haben.

1.3 MORPHOLOGIE

Die Arten der Gattung *Brachypodium* sind im Bereich der Infloreszenz und des Blütenbaus sehr einheitlich gestaltet. Taxonomisch wichtige Merkmale finden sich in der Wuchsform und im

inneren und äußeren Bau der vegetativen Organe, vornehmlich der Blattspreiten, worauf in den folgenden Kapiteln ausführlich eingegangen wird.

1.3.1 Haarkleid

Die Behaarung mit Langhaaren ist in der Gattung *Brachypodium* an allen Pflanzenteilen sehr variabel. Zwar ist für jede Art ein Behaarungstyp vorherrschend, es treten aber immer auch Ausnahmen auf. Die geringe Konstanz in diesem Merkmalsfeld wird dadurch belegt, daß häufig kahle und behaarte Pflanzen in einer Population nebeneinander vorkommen.

Ein anschauliches Beispiel hierfür stellt das erst kürzlich aus Südspanien beschriebene *B. gaditanum* dar, eine Art, die laut Diagnose durch kahle Hüllspelzen charakterisiert sein soll: Selbst der in SEV aufbewahrte Isotypus weist an benachbarten Blütenständen kahle und behaarte Hüllspelzen auf.

Das Haarkleid hat daher in der Gattung *Brachypodium* nur geringen taxonomischen Wert. Bedeutung besitzt die Behaarung nur zur Unterscheidung von *B. boissieri* und *B. retusum*: Die Niederblätter der unterirdischen Ausläufer von *B. boissieri* sind dicht mit abstehenden kurzen bis langfilzigen Haaren bedeckt, während sie bei *B. retusum* meist kahl sind.

1.3.2 Wuchsform

Die Arten der Gattung *Brachypodium* sind mit Ausnahme des einjährigen *B. distachyon* ausdauernd. Die Karyopsen können sofort nach der Reife keimen, nur *B. pinnatum* benötigt zur Keimung eine vorangehende Winterruhe (MÜHLBERG 1970). Die Keimpflanzen bilden den ersten Seitentrieb erster Ordnung meist bereits in der Achsel der Koleoptile. Dies ist eine Besonderheit innerhalb der Poaceae. Im allgemeinen wird der erste Seitensproß erst in der Achsel des ersten Laubblattes oder noch später gebildet (MÜHLBERG 1970).

Da in der Jugend keine Ausläufer angelegt werden und die neuen Seitentriebe aufrecht wachsen, durchlaufen alle Arten zunächst ein horstförmiges Stadium. *B. sylvaticum* hat auch als ausgewachsene Pflanze keine oder nur sehr kurze Ausläufer, die Wuchsform bleibt daher dicht oder locker horstförmig. Die anderen ausdauernden Arten bilden später unterirdische Ausläufer und wachsen locker bis dicht rasenförmig. Bei *B. retusum* entstehen häufig durch örtlich intensive Verzweigung der Ausläufer dicht büschelige Triebkomplexe aus vegetativen Trieben und blühenden Halmen.

B. phoenicoides entwickelt nur Halme, wenn ein Sproß zur Blütenbildung übergeht, sterile, aufrechte Triebe fehlen. Bei allen anderen Arten bilden auch die sterilen Erneuerungstriebe gestreckte Sprosse aus.

Bei allen Arten verzweigen sich die Sprosse am Grunde, *B. arbuscula*, *B. retusum* und *B. boissieri* bilden zusätzlich an den mittleren und oberen Knoten der vegetativen Triebe Bereicherungstriebe. Bei *B. retusum* und *B. boissieri* bleiben diese subfloralen Triebe immer steril, bei *B. arbuscula* schließen sie ihre Entwicklung nach einer vegetativen Phase mit einem Blütenstand ab.

Die genannten drei Arten *B. retusum*, *B. boissieri* und *B. arbuscula* weisen eine weitere Gemeinsamkeit auf: Bei ihnen können einzelne Sprosse mehr als eine Vegetationsperiode ausdauern, das heißt, sie haben die Fähigkeit, die ungünstige Jahreszeit auch mit oberirdischen Abschnitten zu überstehen.

Die Erneuerungssprosse wachsen innerhalb der untersten Blattscheiden empor (intravaginal) oder sie durchbrechen diese am Grunde (extravaginal). Beide Formen der Verzweigung können nebeneinander auftreten. Bei den ausläuferbildenden Arten herrscht das extravaginale Wachstum vor. Die subfloralen Erneuerungstriebe werden dagegen immer intravaginal angelegt.

1.3.3 Wurzel, Ausläufer, Sproßachse

Die vom Keimling gebildete erste Wurzel wird bald von sproßbürtigen Wurzeln abgelöst, die bei *Brachypodium* nicht, wie bei den Gräsern üblich, in großer Zahl an sämtlichen Bestockungsknoten des Rhizoms auftreten. Vielmehr werden nur an einzelnen Knoten 1(-2) Wurzeln gebildet. Die

Halmknoten sind auch dann nie bewurzelt, wenn die Halme am Grunde niederliegen, was bei *B. distachyon* und *B. arbuscula* gelegentlich vorkommt.

Die unterirdischen Ausläufer sind mit spreitenlosen, meist kahlen Niederblättern besetzt. Bei *B. boissieri* sind sie dicht abstehend kurz- bis langhaarig-filzig behaart, in diesem Merkmal unterscheidet sich die Art von *B. retusum*.

Die Höhe des Halms variiert in sehr weiten Grenzen. Das einjährige *B. distachyon* kann Halme von nur wenigen Zentimetern Höhe aufweisen, die dennoch ein einzelnes oder zwei voll ausgebildete Ährchen tragen. Bei guter Wasserversorgung kommen aber auch bei *B. distachyon* Halmhöhen von bis zu 70 cm vor. Die längsten Halme wurden bei *B. sylvaticum* gefunden: In einem Flußuferröhricht auf Kreta fand ich Exemplare, die, gestützt durch die umgebende Vegetation, Halmhöhen von 2 m erreichten. Diese Wuchsform konnte ich an ähnlichen Standorten auch bei *B. retusum* beobachten.

Die Innovationssprosse beginnen ihre Entwicklung meist mit einer basalen Stauchungszone, können aber auch direkt zur Bildung von 2-8(-12) gestreckten Internodien übergehen. *B. arbuscula* bildet 12-23 kurze Internodien aus, MÜHLBERG (1970) stellte an kultiviertem Material sogar 20-30 Internodien fest.

Die Form der Knoten kann als ringförmige Einschnürung beschrieben werden, zuweilen ist der Halm unter dieser Verjüngung etwas verdickt (Abb. 2). Die Knoten sind nur sehr selten völlig kahl. In der Regel sind sie bis 1 mm lang, bei sonst kahlen Pflanzen deutlich kürzer behaart. Die Haare verleihen dem Knoten oft einen etwas silbernen Glanz, sie sind nach unten gerichtet abstehend oder dem Halm angedrückt.

1.3.4 Blatt

Die Blattscheiden sind bis zum Grunde offen, die unteren häufig spreitenlos, sie bleiben lange erhalten und zerfasern auch bei älteren Pflanzen nicht.

Die Ligula ist bei allen Arten als häutiger, zungen- oder kragenförmiger Saum ausgebildet, oben abgerundet bis gestutzt (Abb. 2). Ihre Länge wechselt am Halmblatt zwischen 0,5 und 3,5 mm, am Erneuerungssproß ist sie etwas kürzer, sonst gleichgestaltet. Der obere Rand ist dicht 0,1-0,2 mm lang bewimpert, die abaxiale Fläche dicht 0,05-0,1 mm lang behaart.

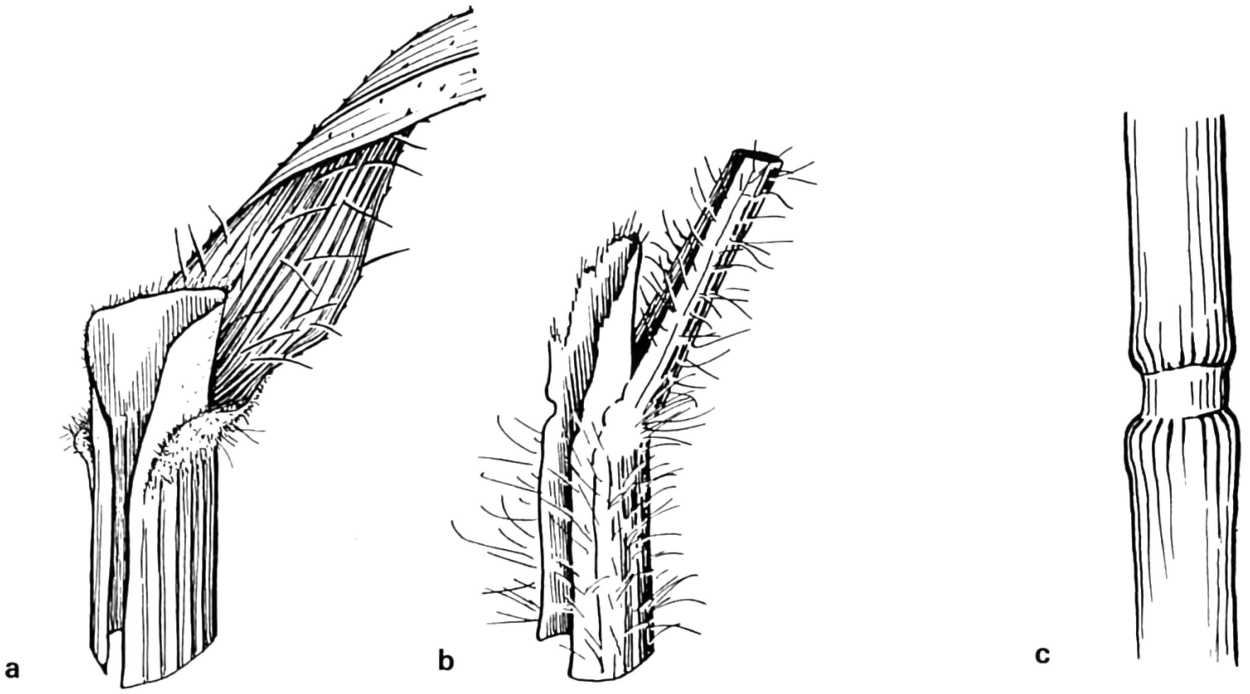


Abb. 2. — Typische Ligula- und Knotenformen in der Gattung *Brachypodium* (**a:** *B. sylvaticum*, **b:** B. pinnatum, **c:** B. rupestre). — Zeichnungen E. Michels.
Die Ligula ist am oberen Ende zungenförmig ausgezogen, abgerundet oder gestutzt, sie kann einreißen und besitzt dann eine unregelmäßige Form. Der Knoten ist unterhalb der ringförmigen Einschnürung häufig verdickt.

Die Blattspreiten aller Arten liegen in der Knospenlage eingerollt in den Blattscheiden. Im Querschnitt betrachtet sind die beiden Spreitenhälften ungleich breit, also asymmetrisch, und sie überlappen einander. Lediglich bei *B. boissieri* sind die Spreitenhälften gleich breit, also symmetrisch, worin sich die Art von *B. retusum* unterscheidet (Abb. 3). Auch im Alter bleibt dieses Merkmal der symmetrischen oder asymmetrischen Blattspreiten bei *B. boissieri* und *B. retusum* erhalten.

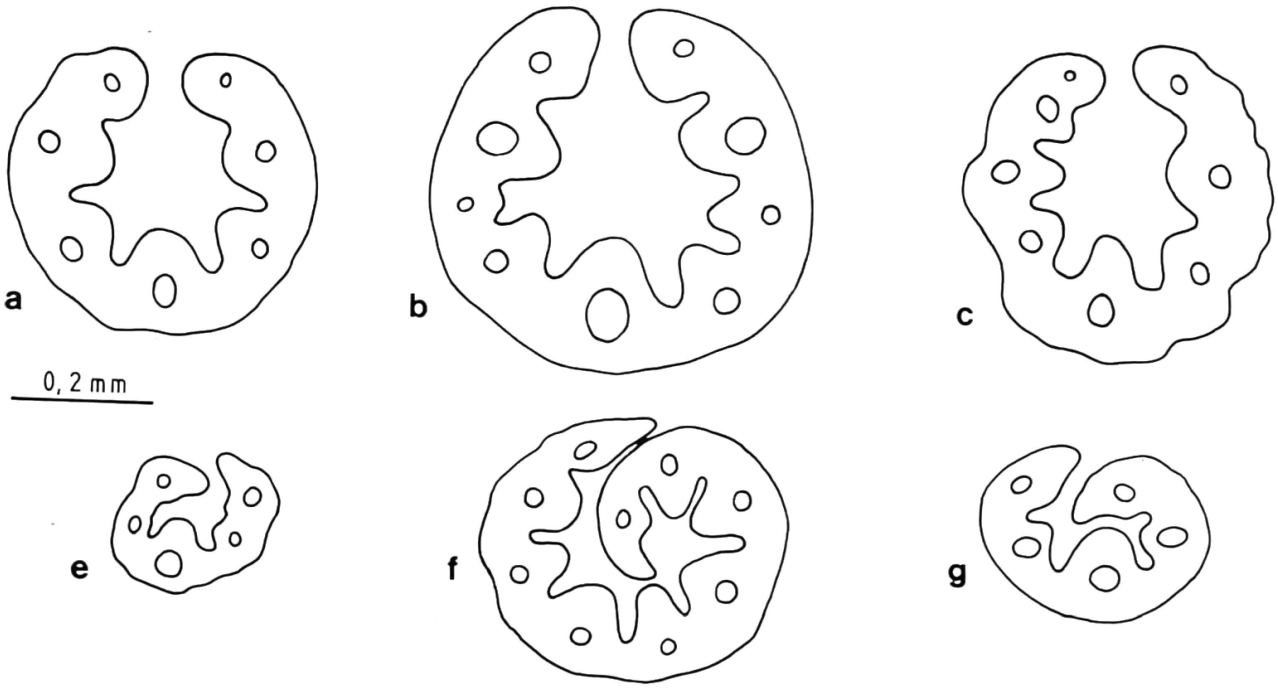


Abb. 3. — Knospenlage junger Blattspreiten von *B. boissieri* **(a-c)** und *B. retusum* **(e-g)**.
Bei *B. boissieri* sind die Spreitenhälften in der Knospenlage gleich lang (symmetrisch). Bei *B. retusum* sind sie ungleich lang (asymmetrisch) und sie überlappen einander. — (**a, b:** *Gronbach & Rodriguez 598,* **c:** *Ern s.n.,* 4.IX.1975), **e:** *Hertel 2771,* **f:** *Döring 145,* **g:** *Gronbach & Rodriguez 567).*

Im ausgewachsenem Zustand lassen sich zwei Spreitentypen unterscheiden:

(1) Bei *B. distachyon*, *B. pinnatum*, *B. rupestre* und *B. sylvaticum* sind die Spreiten ausgebreitet (B. rupestre auch eingerollt) und mit einer ausgeprägten Mittelrippe[7] versehen.

(2) Bei *B. phoenicoides*, *B. retusum*, *B. boissieri* und *B. arbuscula* sind die Spreiten in der Regel eingerollt oder selten (in Teilen der Spreite) ausgebreitet, und es ist keine ausgeprägte Mittelrippe vorhanden.

Die Spreiten der Halmblätter von *B. distachyon*, *B. retusum*, *B. boissieri* und *B. arbuscula* sind mit 1,2-11 cm sehr kurz, die übrigen Arten haben Halmblätter von 10-30 cm Länge. Die Blätter der Erneuerungssprosse sind meist etwas länger als die der Halme. Besonders bei *B. rupestre* und *B. phoenicoides* ist dies der Fall, hier werden sie bis 40 cm beziehungsweise bis 60 cm lang. Die Blätter sind parallelrandig und gerade, nur *B. boissieri* bildet oft sichelförmig gekrümmte Blattspreiten aus. Das distale Ende der Spreiten ist bei allen Arten außer *B. boissieri* spitz. Die REM-Aufnahme zeigt deutlich, daß diese Art ein stumpfes Spreitenende hat (Abb. 4). Dieses Merkmal kann man auch mit dem bloßen Auge sicher erkennen.

Die Behaarung der Blattspreiten variiert ebenso wie die der Blattscheiden: Es kommen alle Übergänge von völlig kahl über spärlich und zerstreut behaart bis dicht-filzig vor. Häufig finden sich behaarte und kahle Pflanzen in derselben Population beziehungsweise Aufsammlung (Kap. 1.3.1). Wenn Langhaare auf den Spreiten vorhanden sind, sitzen sie in der Regel auf den Rippen.

[7]Als Mittelrippe wird in dieser Arbeit eine auf der Spreitenunterseite hervortretende Verdickungsleiste bezeichnet, die durch sklerenchymatisches Gewebe unterhalb des mittleren Leitbündels gebildet wird.

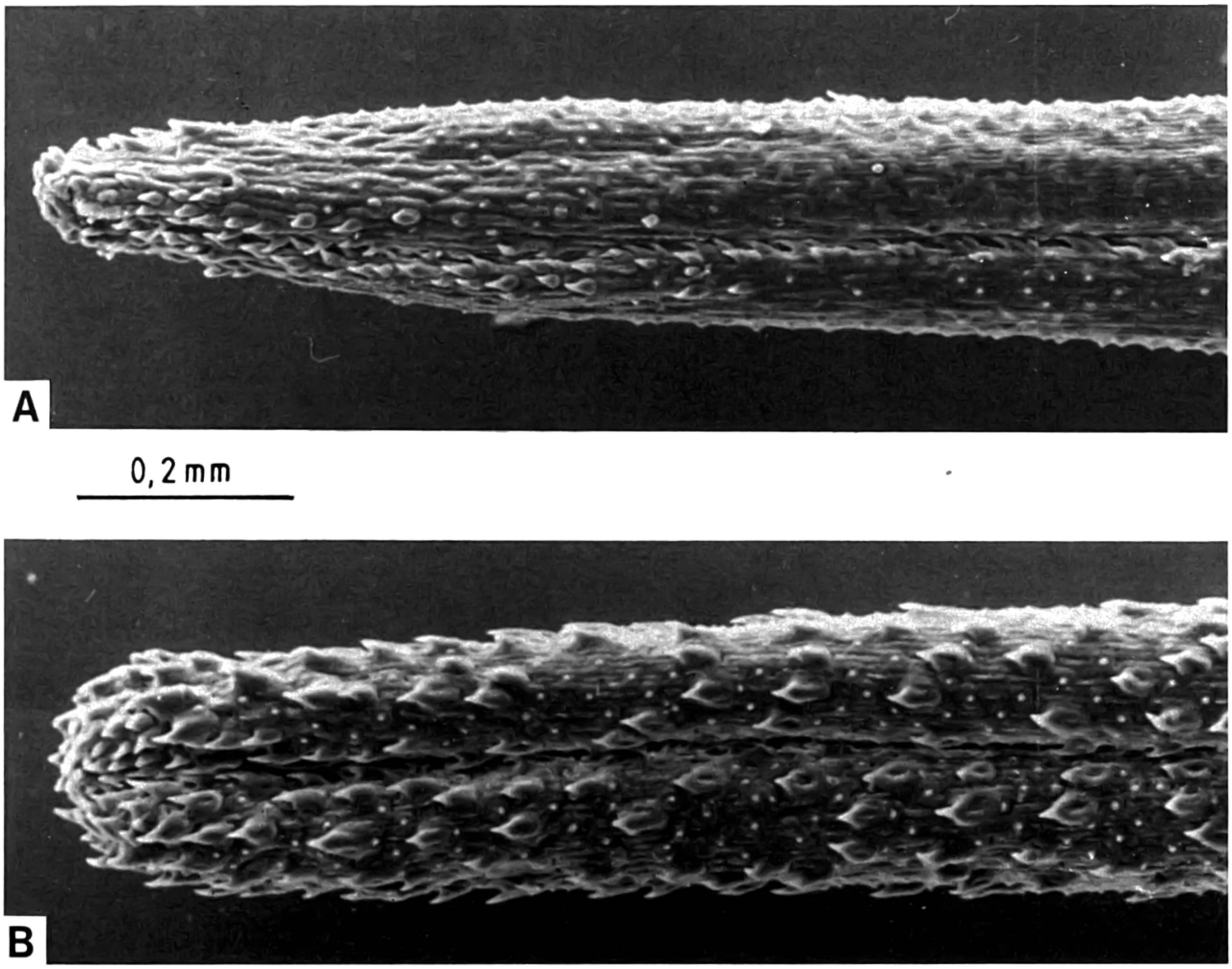


Abb. 4. — Distales Ende der Blattspreiten von **(A)** *B. retusum (Schp*[8] *2234)* und **(B)** *B. boissieri (Schp 2388).*
Die Blattspreiten sind eingerollt, die Spreitenoberseite ist daher nur als schmale Rinne sichtbar. — REM-Aufnahmen K. Goth & U. Schippmann.

Bei *B. phoenicoides*, *B. retusum* und *B. boissieri* ist die Oberseite meist dicht behaart, hier wachsen die Haare auch an den Flanken der Rippen und tragen so dazu bei, einen windgeschützten Raum zu schaffen. Die Langhaare sind 0,5-1 mm lang. In Populationen mit dichter Behaarung auf Ober- und Unterseite (die bei *B. distachyon*, *B. pinnatum*, *B. sylvaticum* häufig, bei den übrigen Arten seltener auftritt) ist zu beobachten, daß hier die üblicherweise vorhandenen Stachelhaare zu Langhaaren verlängert sind. Die Ränder von Blattspreiten und -scheiden sind auch bei den sonst kahlen Formen oft bewimpert.

1.3.5 Infloreszenz und Blütenbau

Der Blütenstand in der Gattung *Brachypodium* entspricht nach der morphologischen Definition einer Traube. Die Stiele der Ährchen sind mit 0,5-3 mm allerdings sehr kurz, so daß die Infloreszenz im Erscheinungsbild eher einer Ähre ähnelt.

Der Blütenstand ragt in der Regel weit aus der obersten Blattscheide heraus: Der Abstand von der obersten Blattscheide bis zur Basis der Traube beträgt 6-30 cm, bei *B. arbuscula* nur 1,5-6 cm, das heißt die oberste Blattscheide reicht fast bis zur Traube.

[8] *Schp* = Schippmann.

Jeder Knoten der Traube trägt ein Ährchen. Es ist so orientiert, daß nicht die Rücken der Deckspelzen, sondern ihre Flanken der Traubenachse zugewandt sind, was zumindest am Grund des Ährchens gut zu erkennen ist. Durch eine Torsion um 45-90 Grad dreht sich das Ährchen in seiner oberen Hälfte oft aus dieser Lage heraus. Die Ährchen können der Achse angedrückt sein oder aufrecht bis rechtwinklig abstehen. Die Internodien zwischen den Ährchen sind meist 10-30 mm lang, wodurch die Traube ein lockeres Aussehen erhält. Bei *B. distachyon* und *B. arbuscula* sind die Internodien mit 5-13 mm eher kurz, die Ährchen dieser beiden Arten stehen deutlich gedrängt am oberen Ende des Halms.

In der Ährchenzahl unterscheiden sich die Arten deutlich. Die mediterranen Arten *B. distachyon*, *B. retusum* und *B. boissieri* besitzen 1-4 Ährchen, die Reduktion auf ein einzelnes, terminales Ährchen ist nicht selten und bei *B. boissieri* die Regel. Die übrigen Arten tragen 4-10, selten bis 13 Ährchen.

In der Ährchenlänge unterscheiden sich die Arten untereinander kaum, sie reicht von 2-5 cm. Auch die Blütchenzahl hat bei allen Arten etwa dieselbe Schwankungsbreite, 10-20 Blütchen[9] sind die Regel. Die Ährchen von *B. pinnatum*, *B. rupestre* und *B. phoenicoides* werden mit bis zu 30 Blütchen am größten. Die Ährchen sind meist gerade. Bei allen Arten treten zuweilen sichelförmig gekrümmte Ährchen auf, dies ist vor allem bei den vielblütigen Formen der Fall.

Die Blütchen sind wechselständig-zweizeilig angeordnet, sie überlappen einander dachziegelartig. Bei den meisten Arten sind sie der Ährchenachse angedrückt, das Ährchen ist daher im mittleren Abschnitt parallelrandig und am distalen Ende verjüngt. Bei *B. distachyon* sind die Blütchen aufrecht-abstehend und die Ährchen daher distal verbreitert.

Die Ährchen zerfallen bei der Reife zwischen den Blütchen, die Hüllspelzen bleiben meist an der Achse stehen. Die Frucht fällt gemeinsam mit der sie umschließenden Deck- und Vorspelze und dem nach oben anschließenden Rhachillaabschnitt ab und bildet in dieser Gesamtheit die Verbreitungseinheit (siehe auch KOVALEVSKAYA & YURTSEV 1975).

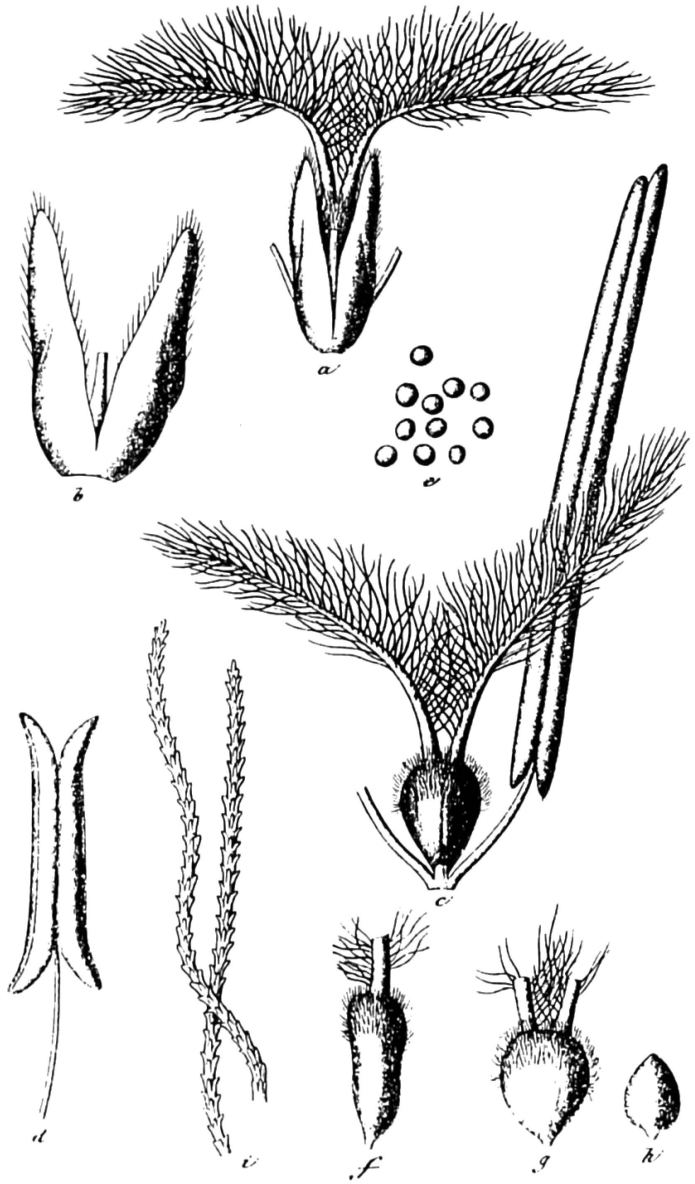
Die Bestandteile der Ährchen, vor allem Hüll-, Deck- und Vorspelzen, aber auch Schwellkörper, Antheren, Fruchknoten und die ausgewachsene Frucht sind bei allen Arten mehr oder weniger gleichgestaltet. Eine frühe Darstellung der kleinen Organteile aus dem Inneren eines Blütchens von *B. pinnatum* gibt KUNTH (1835, Abb. 5).

Die Hüllspelzen sind untereinander ungleich lang und viel kürzer als das Ährchen, sie überragen das unterste Blütchen meist nicht. Ihre Beschaffenheit ist lederartig, ihr Rücken gerundet. In ausgebreitetem Zustand haben sie einen lanzettlichen, selten dreieckigen Umriß, ihr distales Ende ist stachelspitzig oder kurz begrannt, die Übergänge hierin sind fließend. Bei *B. boissieri* sind die Hüllspelzen nie begrannt sondern spitz zulaufend oder höchstens zugespitzt. Die Hüllspelzen können kahl oder behaart sein.

Der Kallus ist bei allen Arten kahl, kurz, rundlich oder quer-oval und bildet einen hufeisenförmigen, am Rhachillaansatz unterbrochenen Wulst, die Rachilla ist distal keulenförnmig verbreitert und meist kurz behaart. Die Deckspelzen sind wie die Hüllspelzen lederartig und auf dem Rücken gerundet. Nach oben laufen sie allmählich spitz zu und tragen oft eine endständige, gerade, selten etwas geschlängelte Granne. Die längsten Grannen treten mit bis zu 17 mm bei *B. sylvaticum* und *B. distachyon* auf. Die Deckspelzen von *B. phoenicoides* tragen dagegen sehr kurze oder keine Grannen, die grannenlose Form wurde als *B. mucronatum* beschrieben. Die Deckspelzen sind auf dem Rücken immer kahl, an den Flanken kahl oder behaart. Die Vorspelzen sind zarthäutig, lanzettlich und 2nervig. Ihre Seitenflächen sind eingeschlagen, die dadurch gebildeten Kiele bewimpert. Das distale Ende ist gerundet, gestutzt oder ausgerandet.

Die beiden Schwellkörper sind bei allen Arten dünnhäutig-hyalin, lanzettlich, 1-2 mm lang und im Umriß etwas asymmetrisch. An einem oder beiden Rändern tragen sie 0,1 mm lange Haare. Die drei Staubblätter tragen Antheren, die Längen zwischen 3 und 6 mm haben. Bei *B. distachyon* sind die Antheren nur etwa 1 mm lang. Der Fruchtknoten ist am oberen Rand verbreitert und bis 0,2 mm lang behaart. Auf den beiden kurzen, der Spitze des Fruchtknotens entspringenden Griffeln sitzt je eine federförmig verzweigte Narbe, die zur Blütezeit seitlich aus dem Blütchen herausragt.

[9]Mit "Blütchen" wird in dieser Arbeit die Einheit aus Deckspelze, Vorspelze, und den davon umschlossenen Fruchtknoten, Staubblättern und Lodiculae bezeichnet. Sie ist morphologisch nicht mit einer Blüte gleichzusetzen, da Deckspelze und Vorspelze reduzierte Blattbildungen sind.



TRITICUM PINNATUM *Moench.*

a. Pistillum squamulis suffultum.
b. Squamulae separatae.
c. Pistillum antice visum adjectis staminibus.
d. Anthera aperta.
e. Granula pollinis.
f. Ovarium latere visum
g. Idem postice visum.
h. Ovulum.
i. Pili stigmatis valde aucti.

Abb. 5. — Lodiculae, Fruchtknoten, Narben, Antheren und Pollenkörner von *B. pinnatum*. Aus KUNTH (1835).

Die Frucht ist im Umriß lang rechteckig. Ihre Seitenflächen sind eingebogen, der Querschnitt ist dadurch in der Regel sichelförmig, bei *B. boissieri* U-förmig. KOVALEVSKAYA & YURTSEV (1975) geben auch für *B. distachyon* einen U-förmigen Querschnitt an. Die reife Frucht trägt am distalen Ende einen kleinen weißen Hautrand und ist dort kurz behaart.

Auf der Ventralseite der Frucht liegt der strichförmige Nabelfleck, er ist etwa so lang wie die Frucht. Die von DAVIS (1985: 200) gegebene Beschreibung des Nabelflecks ("hilum ovate to linear elliptic, much shorter than caryopsis") bezieht sich möglicherweise auf den Embryo (Kap. 1.4.2).

1.4 MIKROMORPHOLOGIE

1.4.1 Blattspreite

Für die rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden Teile von Blattspreiten in getrocknetem Zustand verwendet (zur Methode siehe PALMER & TUCKER 1983). Die Epidermis-

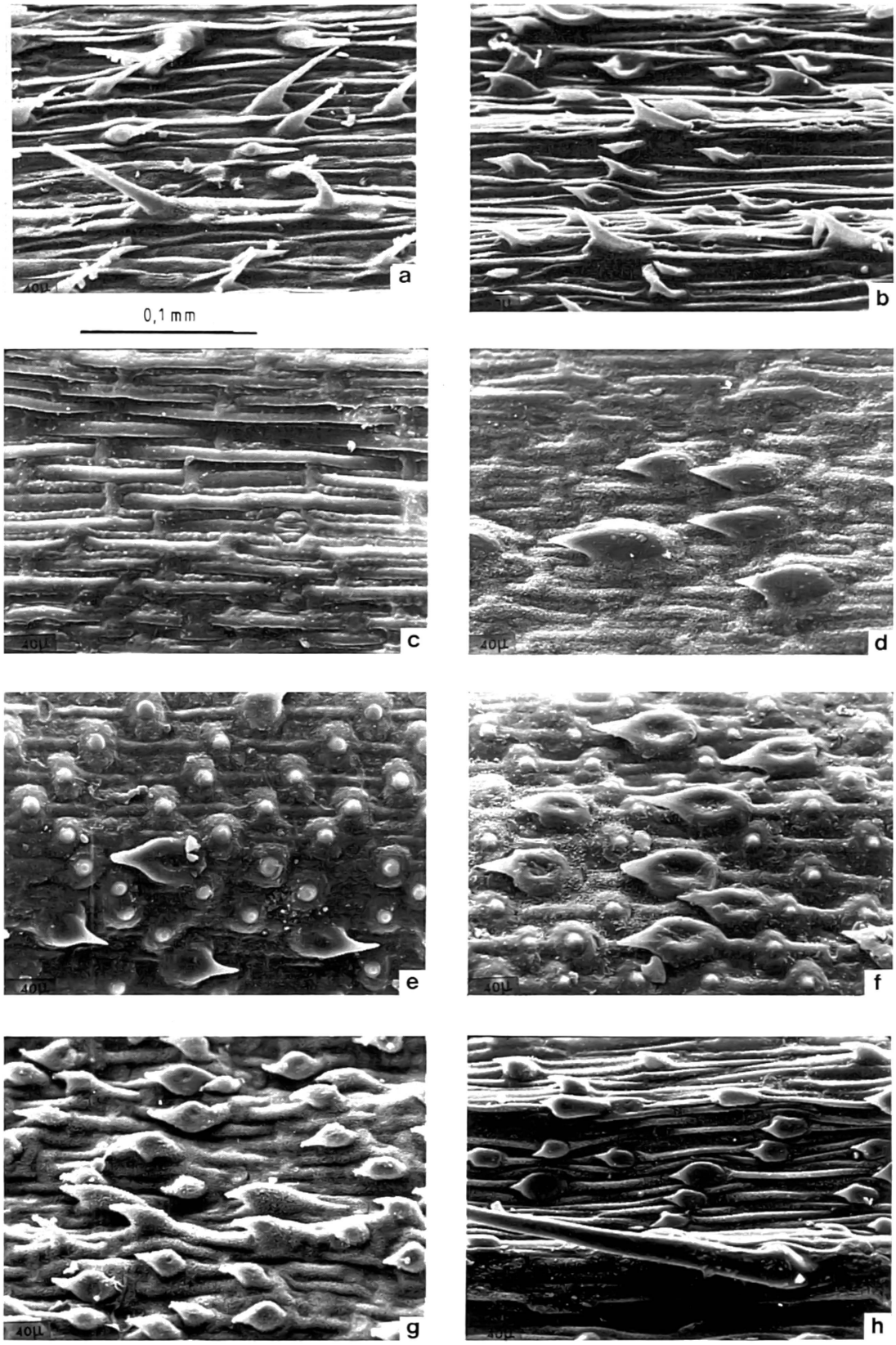


Abb. 6. — Aufsicht auf die abaxiale Epidermis von Blattspreiten. — **a:** *B. distachyon (Conert 524)*, **b:** *B. pinnatum (Schp 1832)*, **c:** *B. rupestre (Schp 1927)*, **d:** *B. phoenicoides (Schp 2166)*, **e:** *B. retusum (Schp 2234)*, **f:** *B. boissieri (Schp 2388)*, **g:** *B. arbuscula (Lobin 741)*, **h:** *B. sylvaticum (Schp 1297)*. Die Fotos sind so ausgerichtet, daß der linke Bildrand zum distalen Blattende weist. — REM-Aufnahmen K. Goth & U. Schippmann.
Die Epidermis von *B. pinnatum* **(b)** weist zahlreiche Stachelhaare auf, die *B. rupestre* **(c)** fehlen. Stumpfe Papillen finden sich nur bei *B. retusum* **(e)** und *B. boissieri* **(f)**. In Fig. h ist der basale Teil eines Langhaars zu sehen *(B. sylvaticum)*.

zellen der getrockneten Blätter sind stark geschrumpft. Dadurch wird die Oberfläche künstlich in Leisten und Rinnen gegliedert. Auch die konkaven Vertiefungen auf den Stachelhaaren sind durch die Austrocknung hervorgerufen. Diese Artefakte erschweren den Vergleich mit den lichtmikroskopischen Epidermispräparaten, in denen die Zellen ihre natürliche Form behalten haben.

Bei den Arten mit geraden und unverdickten Zellwänden (*B. distachyon, B. pinnatum, B. sylvaticum*; Abb. 6 a, b, h) ist die Schrumpfung besonders ausgeprägt. Die Außenwände der Zellen wölben sich als leistenartige Strukturen aus der Oberfläche heraus, die unverdickten geraden Seitenwände können nicht versteifend wirken, sie treten zurück und bleiben im REM-Bild unsichtbar. Aus der Lage der Stachelhaare, die in gerader Verlängerung der Leisten liegen, wird deutlich, daß es sich bei den Leisten um die Außen- und nicht um die Seitenwände der Epidermiszellen handelt.

Bei den übrigen Arten sind die Epidermiszellen durch Wandverdickungen versteift, und die Schrumpfungsvorgänge sind weniger ausgeprägt. An der Lage der Spaltöffnungen und der Stachelhaare läßt sich ablesen, daß es auch hier die Außenwände der Zellen sind, die sich hervorwölben, die Seitenwände treten in der Aufsicht etwas zurück. Besonders bei *B. rupestre* (Abb. 6 c) sind die gewellten Zellwände gut als perlschnurartige Verdickungen zu sehen.

Die REM-Bilder von *B. retusum* und *B. boissieri* zeigen Strukturen, die auf den Durchlichtbildern der Kratzpräparate nicht sichtbar sind: Die zahlreichen rundlichen Kurzzellen, die bei *B. retusum* Kieselkörper enthalten, bei *B. boissieri* aber unverkieselt sind, laufen an der Blattoberseite in eine stumpfe Papille aus, deren Größe weit unter der der benachbarten Stachelhaare liegt.

Die Stachelhaare zeigen in der Regel mit ihrer Spitze zum distalen Ende des Blattes hin, allerdings gibt es Ausnahmen (Abb. 6 a, e), die besonders bei *B. distachyon* häufig beobachtet wurden. Die abaxiale Epidermis der *Brachypodium*-Arten weist selten Spaltöffnungen auf, sie sind auf den REM-Bildern nur vereinzelt zu sehen (Abb. 6 a, c, d).

Auffallend ist bei vielen Präparaten der starke, teilweise flächendeckende Besatz an feinkörnigen, strichförmigen Strukturen (Abb. 6 d, g), bei denen es sich um Wachsauscheidungen handelt (BAUM 1977: 78, F. Albers, Münster, mündliche Mitteilung).

1.4.2 Embryo

Die Hauptmasse der Karyopse besteht aus dem Endosperm, dem an der Basis der abaxialen Seite der Embryo anliegt (Abb. 7). Das Endosperm ist fest und mehlig und besteht aus einfachen, runden Stärkekörnern (Abb. 8). In der Gattung *Brachypodium* nimmt der Embryo etwa 1/5 bis 1/6 der Länge der Karyopse ein und entspricht damit dem "festucoiden" Typus nach KINGES (1961: 56).

Am Embryo sind Scutellum, Coleoptile und Coleorhiza immer gut zu unterscheiden. Die jungen Blatt- und Wurzelanlagen sind nur im Medianschnitt zu erkennen. Die Elemente des Embryos haben bei allen untersuchten Arten im wesentlichen dieselbe Form.

Das Scutellum erscheint in der Aufsicht annähernd rund. Im Längsschnitt ist gut zu erkennen, daß es den zentralen Bereich des Embryos immer in zwei wulstigen Ringen umgibt. Die Coleoptile sieht in der Aufsicht zungenförmig aus, die Coleorhiza hat die Form eines auf der Spitze stehenden, gleichseitigen Dreiecks. Beide sind gleichgroß oder die Coleorhiza ist etwas größer als die Coleoptile.

Dem Scutellum gegenüber ist, im Übergang von Coleoptile zu Coleorhiza, der Epiblast angeheftet, ein "schuppen- bis blattartiges Gebilde" (KINGES 1961). Er konnte bei allen untersuchten Arten der Gattung *Brachypodium* nachgewiesen werden. Der Epiblast ist in der Aufsicht oft nicht zu erkennen, bei geeigneter Lage des Längsschnitts ist er aber immer als kleine abaxiale Schuppe deutlich zu sehen (Abb. 7).

REEDER (1957: 759) untersuchte zwei außereuropäische *Brachypodium*-Arten: Bei *B. mexicanum* (Lateinamerika) konnte er den Epiblasten nachweisen, während er bei *B. pubifolium* (Neu-Guinea) fehlte. KINGES (1961) stellte bei beiden von ihm untersuchten Arten, *B. retusum* und *B. distachyon*, das Vorhandensein eines Epiblasten fest. KOVALEVSKAYA & YURTSEV (1975) bestätigten das Vorhandensein für *B. sylvaticum* und *B. distachyon*. MLADA (1974) konnte dagegen bei *B. sylvaticum* keinen Epiblasten finden.

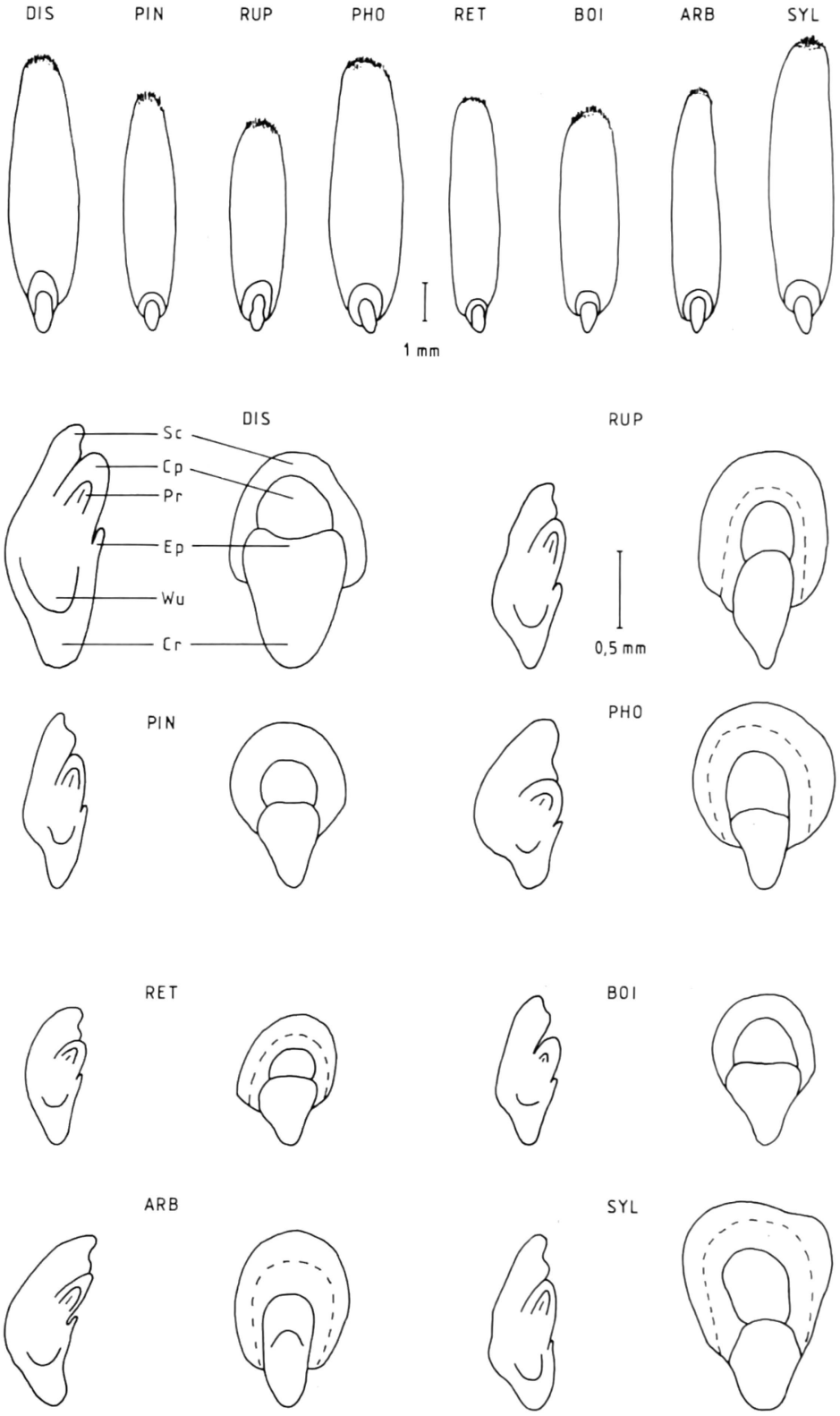


Abb. 7. — Embryo und Karyopse in der Gattung *Brachypodium*. Oben: Aufsicht auf die abaxiale Seite der Karyopse mit basalem Embryo. Unten: Aufsicht und medianer Längsschnitt durch den Embryo. — **Cp** = Coleoptile, **Cr** = *Coleorhiza*, **Ep** = Epiblast, **Pr** = *Blattprimordium*, **Sc** = *Scutellum*, **Wu** = Wurzelanlage. *B. distachyon (Schp 2776), B. pinnatum (Schp us-23), B. rupestre (Schp us-218), B. phoenicoides (Schp 2123), B. retusum (Schp us-38), B. boissieri (Schp 2653), B. arbuscula (Sventenius 6174), B. sylvaticum (Schp 2777).*
Der Embryo ist bei allen Arten fast gleichgestaltet. Er ist etwa 1/5 bis 1/6 so groß wie die Karyopse. Der Epiblast ist bei allen untersuchten Arten vorhanden.

MIKROMORPHOLOGIE

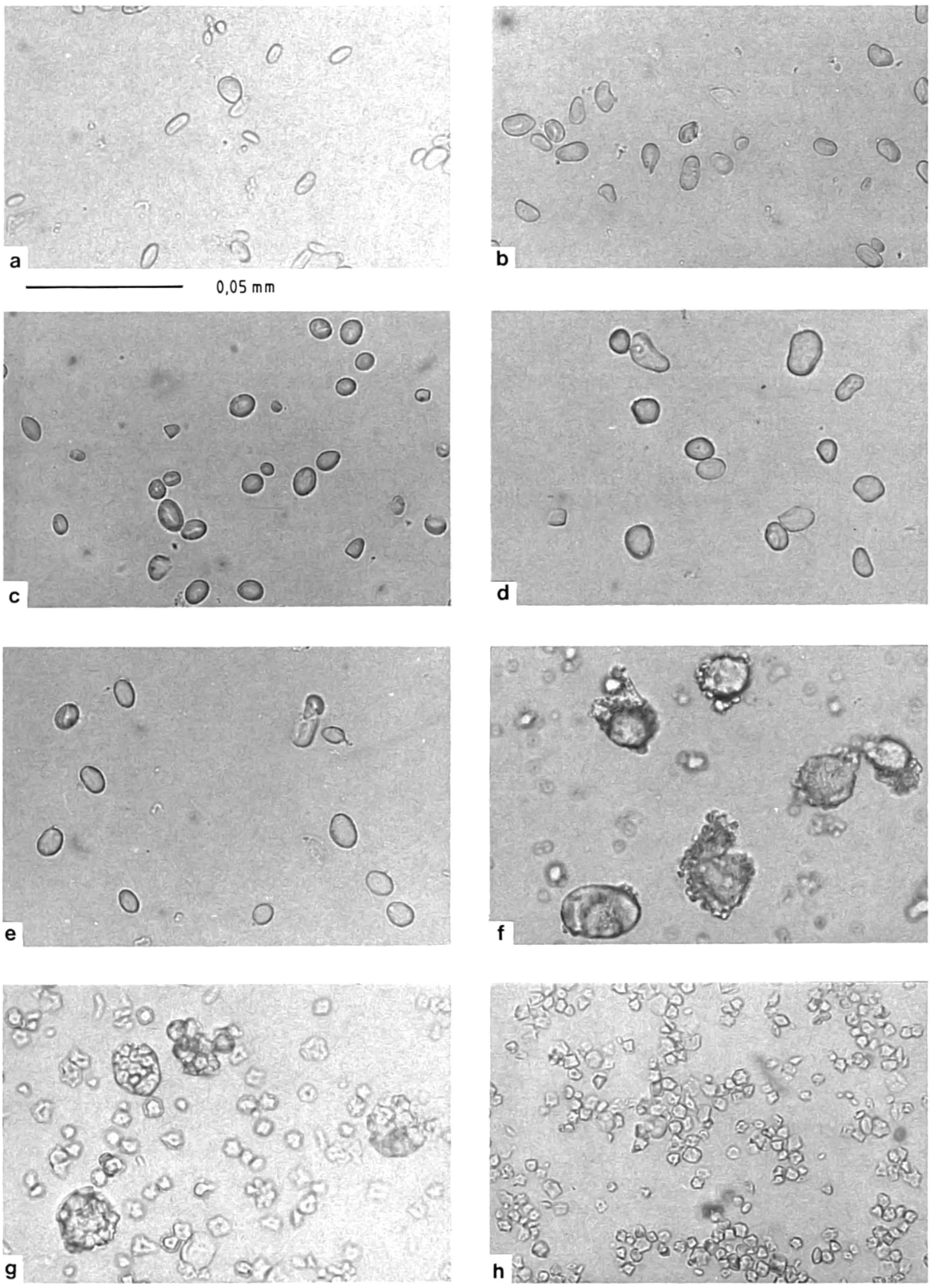


Abb. 8. — Gestalt der Stärkekörner in den Karyopsen verschiedener Gräser. — **a:** *B. distachyon (Schp 2776)*, **b:** *B. pinnatum (Schp us-23)*, **c:** *B. retusum (us-85)*, **d:** *B. sylvaticum (Schp 2777)*, **e:** *Bromus secalinus*, **f:** *Dactylis glomerata*, **g:** *Lolium perenne*, **h:** *Festuca pratensis*.
Die Stärkekörner von *Brachypodium* und *Bromus* sind einfach und rund, die von *Festuca*, *Lolium* und *Dactylis* zusammengesetzt und eckig. Die zusammengesetzten Stärkekörner zerfallen bei der Präparation leicht in ihre Bestandteile.

1.5 ANATOMIE

1.5.1 Wurzel

Einführung. — Da die Wurzelanatomie bisher noch wenig Eingang in die Taxonomie der Gräser gefunden hat, soll der allgemeine Aufbau der Gramineenwurzel im folgenden kurz besprochen werden (siehe auch GOLLER 1977).

Die Gramineenwurzel wird von konzentrisch angeordneten Geweben aufgebaut, deren äußerstes, die *Rhizodermis,* als Abschluß- und Absorptionsgewebe dient, meist jedoch frühzeitig abstirbt.

Ihre Funktion wird von der Exodermis übernommen, der äußersten Schicht der *primären Rinde.* Die primäre Rinde gliedert sich von außen nach innen in folgende Teile:

(1) *Exodermis:* ein einschichtiges, sekundäres Abschlußgewebe,

(2) *Außenrinde:* Sie ist interzellularenfrei, ihre Zellen sind unregelmäßig verteilt, und sie ist meist geringer mächtig als die anschließende

(3) *Innenrinde:* Diese ist entweder in streng radialen Zellreihen angeordnet, wobei 4spitzige Interzellularen entstehen (Rindentyp II nach Goller), oder die Zellen sind unregelmäßig verteilt mit 3spitzigen Interzellularen (Rindentyp I); im letzteren Fall ist die Abgrenzung von der Außenrinde oft schwer;

(4) *Endodermis:* Diese 1reihige Zellschicht mit dem Caspary-Streifen wird sekundär durch Auflagerung von Endodermin, Lignin und anderer Stoffe auf die Zellwände verstärkt. Je nachdem an welchen Wandflächen die Auflagerung erfolgt, entstehen unterschiedliche Verdickungstypen ("U-Scheide", "O-Scheide"). Einzelne Durchlaßzellen werden von der Auflagerung ausgespart.

Der gesamte Bereich innerhalb der primären Rinde wird als Zentralzylinder bezeichnet. Dessen äußerste Schicht, der Perizykel (auch: Perikambium), ist ein ein- bis mehrschichtiges Gewebe, dessen Zellen bei manchen Gräsern lange teilungsaktiv bleiben, bei manchen werden sie schon früh sekundär verdickt. Aus dem Perizykel heraus entstehen die Seitenwurzeln.

Den gesamten Innenbereich des Zentralzylinders nimmt das einzige Leitbündel der Gräser ein, in dessen parenchymatischem Grundgewebe die Xylem- und Phloemelemente eingelagert sind. Sie sind nach Goller meist alternierend in Kreisform angeordnet. Die Zahl der Elemente korreliert mit Alter und Durchmesser der Wurzel. Die Phloemelemente bestehen aus 4-6(-10) Zellen, sie sind kleiner als die Xylemgefäße.

In der Tribus Festuceae, in die Goller auch die Gattung *Brachypodium* stellt, herrscht der Rindentyp I vor, der durch unregelmäßig angeordnete Zellen der Innenrinde mit 3spitzigen Interzellularen gekennzeichnet ist. Die primäre Rinde geht bei älteren Wurzeln der Festuceen meist zugrunde, mit Ausnahme der Endodermis und der eventuell vorhandenen verdickten Innenrindenschichten, die danach die Abschlußfunktion übernehmen. Die Endodermis ist meist U-förmig verdickt, der Perizykel einschichtig. Im Zentralzylinder sind meist 2-6 Metaxylemgefäße vorhanden. Die Phloemgruppen der Festuceen bestehen in der Regel aus 4 Zellen: einer kleinen Protophloemzelle, einer großlumigen Metaphloemzelle und 2 Geleitzellen. *B. pinnatum* bildet nach Goller durch das Vorhandensein von zusätzlichen Phloemparenchymzellen eine Ausnahme.

Die Verhältnisse in der *Tribus Triticeae* sind ähnlich: Auch hier geht die primäre Rinde bis auf die verstärkten Schichten bald zugrunde. Der Perizykel ist einschichtig, die Endodermiszellen sind U-förmig verdickt.

Bau der Wurzel bei Brachypodium (Abb. 9). — Die an *Brachypodium* durchgeführten wurzelanatomischen Untersuchungen führten in mehreren Punkten zu Ergebnissen, die von den Charakterisierungen Gollers abweichen (Tab. 1).

Allen *Brachypodium*-Arten gemeinsam ist die unregelmäßige Anordnung der Innenrinde, die aus 3-8 Zellschichten besteht und die von 3spitzigen Interzellularen durchbrochen ist. Dies entspricht dem Rindentyp I der Festuceen und Triticeen. Die Rhizodermis und die 1- bis 2schichtige (bei *B. arbuscula* 4- bis 5schichtige) Außenrinde war bei mehreren untersuchten Wurzeln bereits zugrunde gegangen.

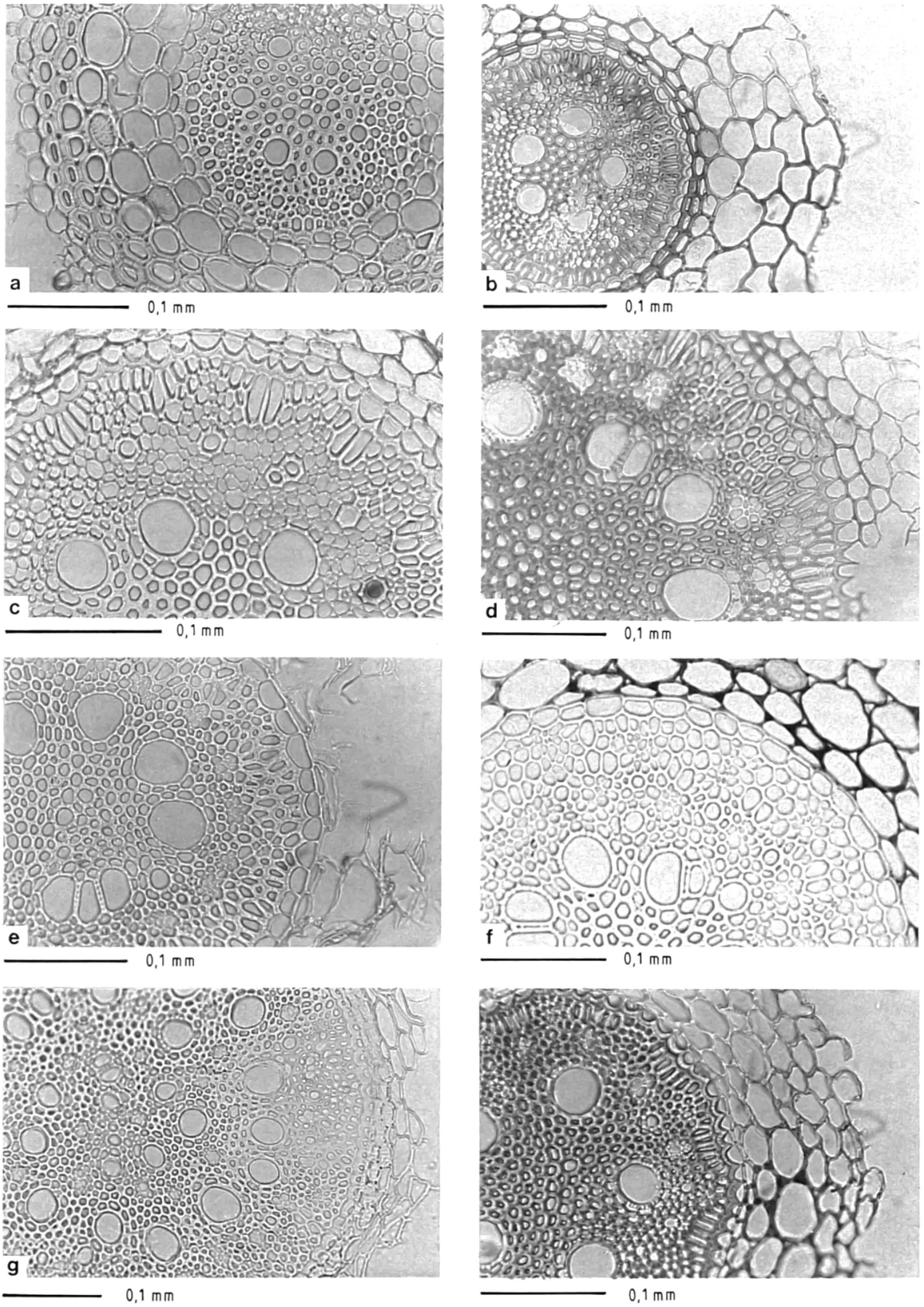


Abb. 9. — Wurzelquerschnitte verschiedener *Brachypodium*-Arten. — **a:** *B. distachyon (Schp 2337)*, **b:** *B. pinnatum (Schp 2742)*, **c:** *B. rupestre (Schp us-82)*, **d:** *B. phoenicoides (Schp 2196)*, **e:** *B. retusum (Schp 2692)*, **f:** *B. boissieri (Schp 2413)*, **g:** *B. arbuscula (Lobin 741)*, **h:** *B. sylvaticum (Schp us-237)*.
B. arbuscula fällt durch die große Anzahl von Xylemgefäßen auf, die nicht ringförmig, sondern über den Querschnitt zerstreut angeordnet sind. Außerdem besitzt diese Art einen mehrschichtigen Perizykel.

Tab. 1. — Übersicht der wichtigsten wurzelanatomischen Merkmale.

U = U-förmige Verdickung, O = O-förmige Verdickung, kr = kreisförmig, ze = zerstreut.
ARB = *B. arbuscula*, RET = *B. retusum*, BOI = *B. boissieri*, PHO = *B. phoenicoides*, RUP = *B. rupestre*, PIN = *B. pinnatum*, SYL = *B. sylvaticum*, DIS = *B. distachyon*.

Merkmal	ARB	RET	BOI	PHO	RUP	PIN	SYL	DIS
Zahl der Außenrinde-schichten	3-5	2	1-3	1-2	1-2	1-2	2	1-2
Verdickungs-Typ der Endodermis	U	U/O	O	U	U	U	U	U
Zahl der Perizykel-schichten	3-4	2-3	2-3	1-2	1-2	1-2	1-2	1
Zahl der Xylemgefäße	25-28	7-9	4-9	5-8	5-8	5-8	5-6	4-5
Zahl der Phloemzellen	7-15	4-6	4-5	8-11	5-10	5-10	5-7	4-5
Anordnung der Xylem- und Phloemgefäße	ze	kr	kr	kr	kr	kr	kr	kr

Bei den meisten *Brachypodium*-Arten sind die Zellwände der Endodermiszellen U-förmig verdickt, die zentrifugale Zellwand bleibt dabei von Verdickungen frei. *B. retusum* und *B. boissieri* weichen hiervon ab: Sie zeigen auch an der Außenwand eine geringfügige Verdickung. Mit Ausnahme einiger Gattungen herrscht nach Goller bei Festuceen und Triticeen die U-förmige Verdikkung vor. Daß der Verdickungstyp innerhalb der Gattung verschieden ist, war bisher nicht bekannt.

Das Vorhandensein einer Kammerung der longitudinal gestreckten Endodermiszellen in mehrere Kompartimente mit eigenem Zellkern, wie sie von Goller für *B. sylvaticum* beschrieben und in der Tribus Festuceae für verbreitet gehalten wird, konnte nicht nachgeprüft werden, da mit Herbarmaterial gearbeitet wurde.

Die Zahl der Perizykelschichten ist bei den verschiedenen Arten unterschiedlich groß, sie reicht von 1-4 Schichten (Tab. 1). Bei *B. arbuscula* ist der Perizykel mit 3-4 Schichten besonders mächtig. Die Zahl der Perizykelschichten wird von Goller für die Gattung *Brachypodium* mit 2 angegeben.

Die Xylem- und Phloemgefäße des Zentralzylinders sind alternierend in Kreisform angeordnet, bei *B. retusum* fand sich zusätzlich eine zentral gelegene Xylemgruppe. Die Zahl der großen Xylemgefäße beträgt bei den meisten Arten zwischen 4 und 10. *B. arbuscula* nimmt in Anzahl und Anordnung eine Sonderstellung ein: Hier wurden bis zu 28 Xylemgefäße gezählt, die zudem unregelmäßig über den ganzen Querschnitt verteilt sind. Auch die Phloemelemente sind bei *B. arbuscula* nicht ringförmig sondern zerstreut angeordnet. In diesem Punkt stellt die Art innerhalb der Poaceae eine Ausnahme dar: Lediglich *Bromus condensatus, B. erectus* und *Festucopsis serpentini* zeigen eine ähnliche Phloemanordnung (GUTH 1990). Auch bei der Zahl der Phloemzellen zeigen sich Unterschiede zwischen den Arten: *B. phoenicoides* und *B. arbuscula* liegen mit 8-11 beziehungsweise 7-15 Zellen pro Phloemgruppe deutlich über den bei Gramineen üblichen 4-6 Zellen. Das Parenchym des Zentralzylinders ist bei allen *Brachypodium*-Arten interzellularenfrei und stark verdickt.

B. arbuscula weicht in vielen Merkmalen des Wurzelaufbaus von den übrigen Arten der Gattung ab: Außenrinde, Perizykel, Xylem und Phloem sind deutlich stärker entwickelt als bei den anderen Arten, sie weisen mehr Schichten beziehungsweise Elemente auf. Zudem sind nur bei dieser Art sowohl die Phloem- als auch die Xylemelemente zerstreut angeordnet. Vielzahl und Unregelmäßigkeit in der Anordnung der Elemente sind nach HUBBARD (1948) als ursprüngliche Merkmalsausprägungen zu bewerten. Neben dem Wurzelaufbau ist der Kanarenendemit *B. arbuscula* noch durch weitere als ursprünglich anzusehende Merkmalsbereiche gekennzeichnet (Kap. 2.4).

1.5.2 Blattspreite

Blattquerschnitt (Abb. 10). — In der Regel sind Leitbündel 1. und 2. Ordnung vorhanden, die primären Leitbündel besitzen 2-3 großlumige Gefäße, die den sekundären fehlen. Nur bei *B. phoenicoides* lassen sich Leitbündel 1., 2. und 3. Ordnung unterscheiden: Die primären haben 2-3 große Gefäße und einen rechteckigen Umriß, die sekundären sind ebenfalls rechteckig, aber ohne große Gefäße, die tertiären sind niedriger als die übrigen, im Umriß halbrund oder spitz zulaufend und haben ebenfalls keine großen Gefäße.

Die Blattspreiten von *B. pinnatum*, *B. rupestre*, *B. sylvaticum* und *B. distachyon* sind nur flach gewellt, sie sind 0,1-0,14 mm dick. Die Spreiten der mediterranen Arten *B. arbuscula*, *B. retusum* und *B. boissieri* sind mit 0,13-0,2 mm dicker, ihre Rippen treten auf der Oberseite stark hervor und weisen einen halbkreisförmigen Umriß auf. *B. phoenicoides* hat mit 0,2-0,27 mm die stärksten Spreiten, der Umriß der Rippen ist an den primären und sekundären Leitbündeln rechteckig. Die Unterseite der Blattspreiten ist immer flach, *B. distachyon*, *B. pinnatum*, *B. rupestre* und *B. sylvaticum* haben eine ausgeprägte Mittelrippe, bei *B. phoenicoides*, *B. retusum*, *B. boissieri* und *B. arbuscula* ist keine deutliche Mittelrippe ausgebildet. Die stark hervortretenden Rippen der mediterranen Arten können als Schutz gegen Austrocknung verstanden werden: In den windgeschützten Räumen zwischen den Rippen, in denen die Spaltöffnungen liegen, ist ein Gasaustausch bei eingeschränktem Wasserverlust möglich. Als einjährige Art, die nur in der klimatisch günstigen Jahreszeit wächst, ist *B. distachyon* auf solche Anpassungen nicht angewiesen.

Die Außenwände der Epidermiszellen der Blattunterseite aller Arten sind verdickt, bei *B. phoenicoides*, *B. retusum*, *B. boissieri* und *B. arbuscula* sind auch alle übrigen Epidermiszellwände verdickt. Auch dies stellt eine Anpassung zum Schutz gegen Austrocknung dar. Die Epidermiszellen der Spreitenoberseite sind unverdickt.

Die Spaltöffnungen auf der Spreitenoberseite von *B. phoenicoides*, *B. retusum* und *B. arbuscula* sind in die Epidermis eingesenkt, sie liegen hier auf Höhe der Basis der benachbarten Epidermiszellen. Bei den übrigen Arten, auch bei *B. boissieri*, schließen sie mit der Blattoberfläche ab. Auf der Spreitenoberseite liegen in jedem Intercostalfeld 4-7 bulliforme Zellen, die größeren sind 4-10mal so hoch wie die übrigen Epidermiszellen, bei *B. boissieri* sind sie dagegen den übrigen Epidermiszellen fast gleichgestaltet.

Die innere Bündelscheide ist stets geschlossen, sie besteht aus einem Ring von Zellen mit allseits verdickten Zellwänden. Die äußere Bündelscheide der primären Leitbündel ist meist geschlossen, an den sekundären und tertiären Leitbündeln ist sie oft zur Spreitenunterseite hin unterbrochen. Die Zellen der äußeren Bündelscheide unterscheiden sich von den benachbarten Parenchymzellen durch ihre regelmäßige Form und Anordnung, ihre Zellwände sind unverdickt.

Allseitig verdickte Sklerenchymzellen finden sich vor allem über und unter den Leitbündeln: Blattunterseite und Leitbündel sind immer durch eine breitdreieckige Gruppe von Sklerenchymzellen verbunden. Leitbündel und Blattoberseite sind nur an den primären Leitbündeln mit einer durchgehenden Sklerenchymgruppe verbunden. Bei *B. pinnatum*, *B. rupestre*, *B. sylvaticum*, *B. distachyon* ist letztere rechteckig-balkenförmig ausgebildet, bei *B. phoenicoides*, *B. retusum* und *B. boissieri* T-förmig. An den sekundären und tertiären Leitbündeln ist das Sklerenchym unter der adaxialen Epidermis häufig auf eine kleine Zellgruppe beschränkt und eine durchgehende Sklerenchymverbindung zwischen Ober- und Unterseite der Blattspreite besteht nicht. Bei *B. arbuscula* ist die adaxiale Sklerenchymgruppe vom Leitbündel immer, also auch an den primären Leitbündeln, durch mehrere dünnwandige chlorophyllfreie Zellen getrennt, deren Lumen etwas größer ist als das der umgebenden Parenchymzellen.

B. phoenicoides, B. retusum und *B. boissieri* besitzen darüber hinaus periepidermale Sklerenchymlagen zwischen den Leitbündeln. Bei *B. phoenicoides* und *B. boissieri* ist über der abaxialen Epidermis eine geschlossene ein- bis mehrreihige Sklerenchymschicht ausgebildet, bei *B. retusum* ist diese Schicht vielfach unterbrochen und nur in Ausnahmefällen annähernd geschlossen. Die Spreitenränder aller Arten sind mit Sklerenchym ausgefüllt.

Das Grundparenchym wird von dünnwandigen, chlorophyllhaltigen Zellen mit unregelmäßigem Umriß gebildet. Im anatomischen Präparat sind diese Zellen häufig gequetscht oder kollabiert.

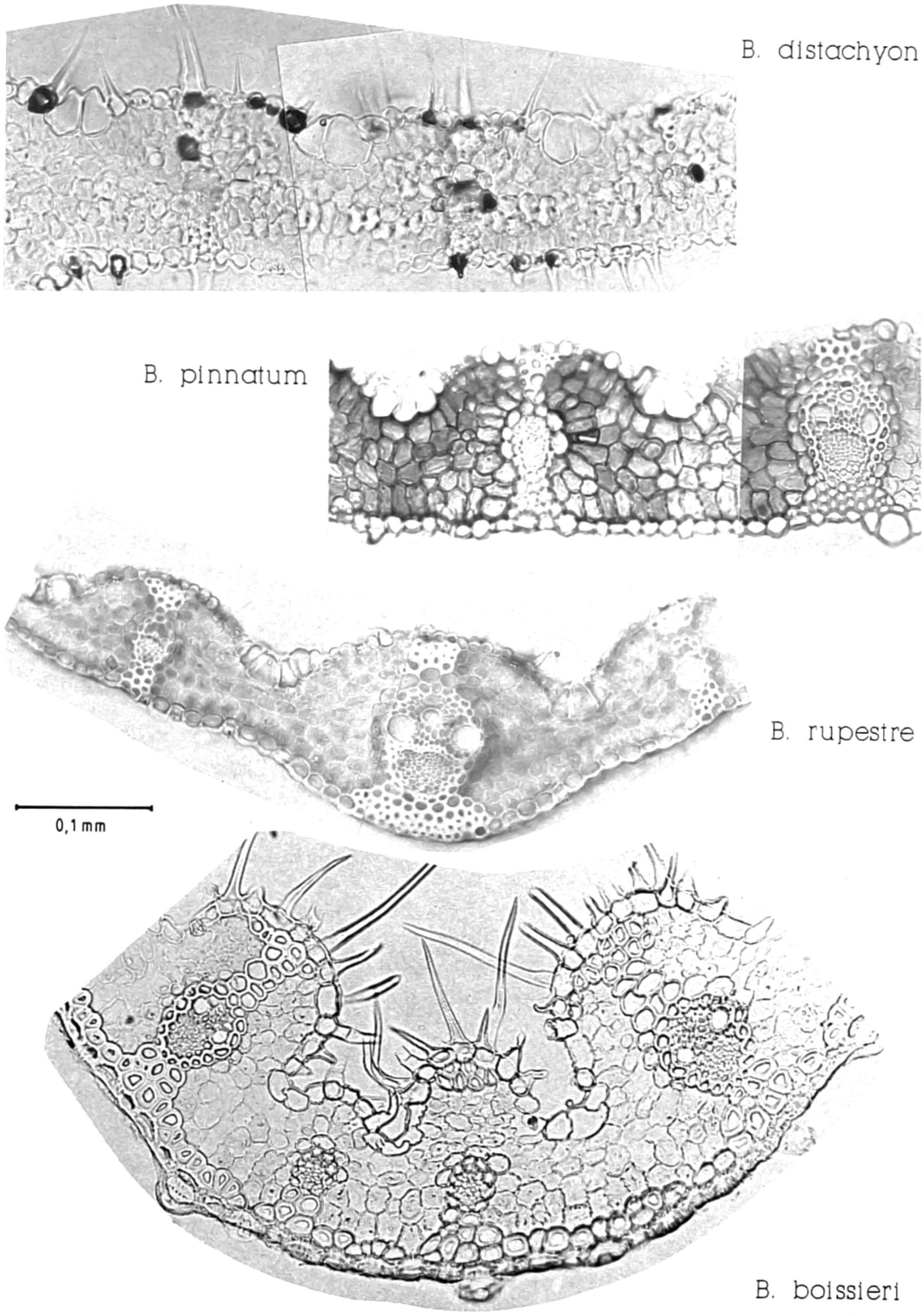
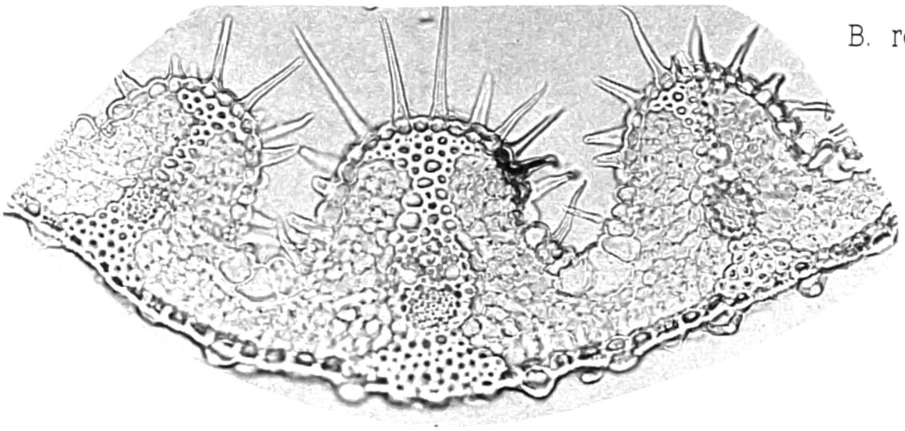
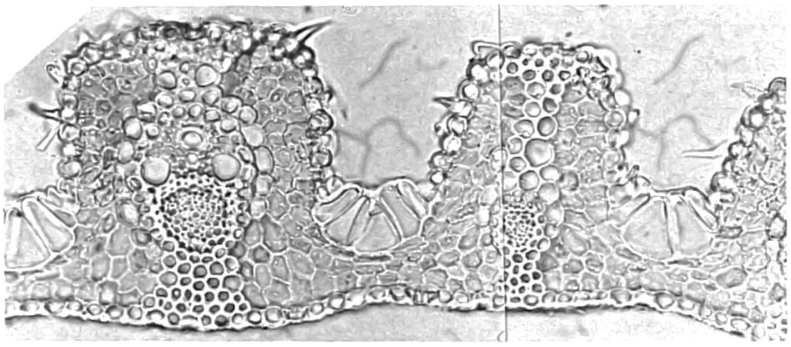


Abb. 10. — Querschnitte durch Blattspreiten von Erneuerungssprossen. — *B. distachyon (Merxmüller 22358), B. pinnatum (Schp 1624), B. rupestre* (*Melzer s.n.,* 21.VI.1971), *B. phoenicoides (Schp 2623), B. boissieri (Schp 2419), B. retusum (Buttler s.n.,* 5.VI.1963), *B. arbuscula (Kuhbier & Finschow s.n.,* 15.III.1985), *B. sylvaticum* subsp. *sylvaticum (Scholz 1979019).*
Die Rippen der Blattspreiten von *B. distachyon*, *B. pinnatum*, *B. rupestre* und *B. sylvaticum* treten nur wenig hervor. Ihr Festigungsgewebe ist auf einen balkenförmigen Sklerenchymstrang an den Leitbündeln beschränkt. *B. retusum, B. boissieri* und *B. arbuscula* haben im Umriß halbkreisförmige Blattspreiten. Bei *B. phoenicoides* sind die Rippen rechteckig. Das Sklerenchym an den Leitbündeln ist bei diesen mediterranen Arten meist T-förmig ausgebildet, oft ist zudem eine periepidermale Sklerenchymschicht vorhanden.



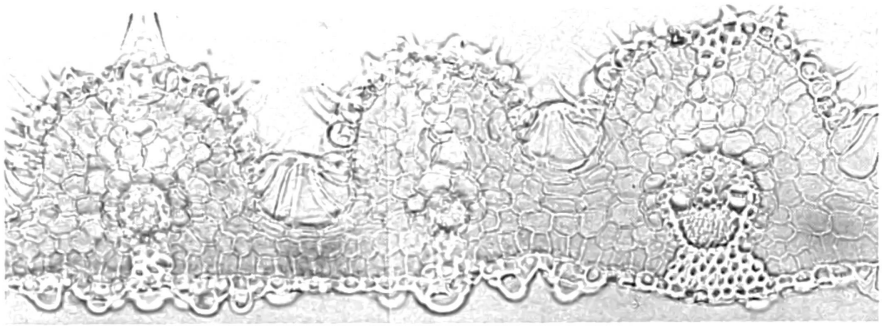
B. retusum

B. phoenicoides

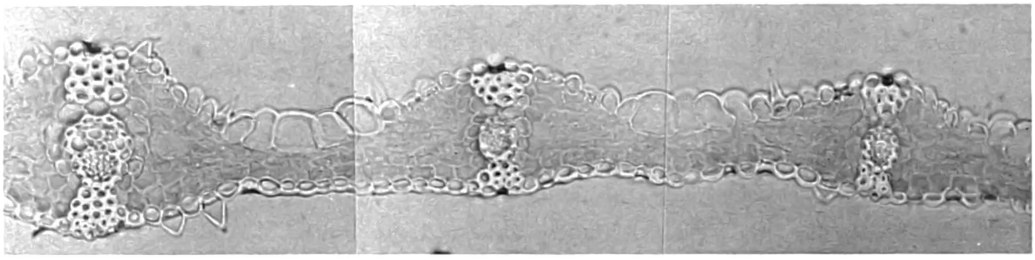


0,1 mm

B. arbuscula



B. sylvaticum subsp. sylvaticum



Blattaufsicht. — Die *Spreitenoberseite* ist deutlich in Costalfelder und Intercostalfelder gegliedert.

In den Costalfeldern sind Langzellen und Kurzzellen vorhanden, die Langzellen überwiegen. Die Zellen sind rechteckig, ihre Zellwände dünn und glatt oder etwas gewellt und verdickt. Die Kieselkörper sind im Umriß oval, linsen-, knoten- oder hantelförmig, sie werden oft von einer linsenförmigen Kurzzelle begleitet. Zur Bezeichnung der Kieselzelltypen vergleiche Tabelle 2.

Tab. 2. — Kieselzelltypen une ihre Bezeichnungen.

Zelform	in der vorliegenden Arbeit benutzte Bezeichnungen der Kieselzellen	Bezeichnungen nach GROB (1896) —: keine Angabe bei GROB
	sichelförmig	—
	linsenförmig	—
	kurz rechteckig	—
	rund, rundlich	Kreiszelle
	ellipsenförmig	Ellipsenzelle
	hantelförmig	Hantelzelle
	lang hantelförmig	—
	knotenförmig	Knotenzelle
	kreuzförmig	Kreuzzelle

In den Intercostalfeldern sind die Langzellen breiter (bulliforme Zellen), ihre Zellwände dünnwandig und gerade. Beiderseits der bulliformen Zellen liegen 1-3 Reihen von Spaltöffnungen vom Gramineentyp. Sie sind in der Regel 0,020-0,024 mm lang, *B. phoenicoides*, *B. retusum* und *B. boissieri* haben mit 0,024-0,047 mm besonders große Spaltöffnungen. Kieselkörper treten in den Intercostalfeldern nur bei *B. arbuscula* auf.

Langhaare sind über den Rippen vorhanden oder fehlen, zwischen den Rippen treten sie nie auf, Stachelhaare sind immer vorhanden.

ANATOMIE

Die *Spreitenunterseite von B. distachyon*, *B. pinnatum*, *B. rupestre* und *B. sylvaticum* ist deutlich in Costalfelder und Intercostalfelder gegliedert, bei *B. phoenicoides*, *B. retusum*, *B. boissieri* und *B. arbuscula* ist die Unterseite ungegliedert.

Die Langzellen sind meist rechteckig, gestreckt und schmal, bei *B. retusum*, *B. boissieri* und *B. arbuscula* kurz und breit. Die Kurzzellen sind im Umriß linsenförmig, rund oder quadratisch. *B. distachyon*, *B. pinnatum* und *B. sylvaticum* haben dünne und glatte Zellwände, bei den übrigen Arten sind sie verdickt und gewellt, besonders stark ist die Verdickung bei *B. retusum*, *B. boissieri* und *B. arbuscula*, vor allem die Zellen von *B. boissieri* haben weit ins Zellinnere vorspringenden Zapfen und Leisten.

Tab. 3. — Vorkommen der Kieselzelltypen in der abaxialen Blattepidermis der verschiedenen Arten.

C = Costalfeld, IC = Intercostalfeld, si = sichelförmig, li = linsenförmig, sr = schmal rechteckig, ru = rundlich, el = ellipsenförmig, ha = hantelförmig, kn = knotenförmig, kr = kreuzförmig. Die Epidermis von *B. phoenicoides*, *B. retusum*, *B. boissieri* und *B. arbuscula* ist nicht in Costal- und Intercostalfelder gegliedert.

Spreitenunterseite	C/IC	si	li	sr	ru	el	ha	kr
B. arbuscula				sr				
B. retusum					ru			
B. boissieri		si	li					
B. phoenicoides			li	sr	ru			
B. rupestre	C		li	sr	ru	el		
	IC		li	sr	ru			
B. pinnatum	C		li	sr	ru	el	ha	
	IC		li	sr	ru			
B. sylvaticum	C		li	sr	ru	el	ha	
	IC		li	sr	ru			
B. distachyon	C				ru	el	ha	
	IC							kr

Die Kieselkörper sind im Umriß linsenförmig, rund, oval oder hantelförmig, bei *B. distachyon* zwischen den Rippen kreuzförmig. Bei *B. rupestre* treten nie hantelförmige Kieselzellen auf, die Art ist in diesem Merkmal gut von *B. pinnatum* unterschieden (Tab. 3). Die Kieselzellen werden meist von einer rechteckigen oder linsenförmigen Kurzzelle begleitet, bei *B. arbuscula* sind auch Dreiergruppen aus Kiesel-, Kurz- und Kieselzelle häufig. Kurzzellen und Kieselzellen überlagern einander häufig, so daß in der Blattaufsicht die Zellform nur schwer zu erkennen ist. Ein Längsschnitt durch die Epidermis macht diesen Sachverhalt deutlich (Abb. 11).

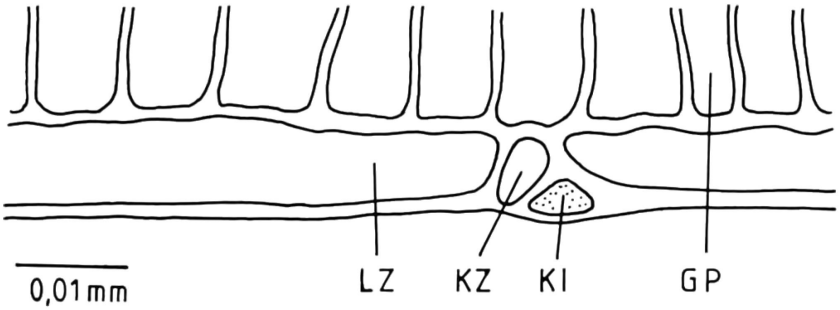


Abb. 11. — Anordnung von Kurz- und Kieselzellen in der abaxialen Epidermis. Längsschnitt durch eine Blattspreite von *B. rupestre*. — **GP** = Grundparenchym, **KI** = Kieselzelle, **KZ** = Kurzzelle, **LZ** = Langzelle. — *(Schp 1769)*.
Kurz- und Kieselzelle liegen teilweise übereinander. In der Aufsicht der Epidermis ist daher nicht immer gut zu erkennen, daß es sich um zwei Zellen handelt.

Spaltöffnungen fehlen der Spreitenunterseite meist, oder sie treten nur vereinzelt in kurzen Reihen auf. Langhaare sind auf der Spreitenunterseite nur bei *B. distachyon* vorhanden, Stachelhaare treten dagegen verbreitet auf, bei *B. rupestre* und *B. phoenicoides* fehlen sie zwischen den Rippen.

1.6 CHROMOSOMENZAHLEN

Allgemeines.

Die Besonderheit der Gattung *Brachypodium*, kleine Chromosomen zu besitzen, ist der Grund, daß in der vorliegenden Untersuchung auf die Erstellung von Karyogrammen verzichtet wurde. Auch die in der Literatur vorliegenden Daten beziehen sich fast ausschließlich auf Chromosomenzahlen, nicht auf Karyogramme.

Die Gattung *Brachypodium* ist durch den Besitz unterschiedlicher Chromosomengrundzahlen gekennzeichnet. Im Laufe der letzten 50 Jahre, beginnend mit den ersten cytotaxonomischen Arbeiten von AVDULOV (1931) und KATTERMANN (1931), mußte die Einschätzung der Grundzahlen immer wieder korrigiert werden, je mehr Zahlenmaterial aus der Gattung zur Verfügung stand (Tab. 4).

Tab. 4. — Chromosomengrundzahlen nach Einschätzung verschiedener Autoren.

AVDULOV (1931)	$x = 9, 15$
DARLINGTON & WYLIE (1955), DECKER (1964)	$x = 7, 9, 15$
STEBBINS & CRAMPTON (1961)	$x = 7, 9$
HUBBARD (1948), HILU & WRIGHT (1982)	$x = 7, 9, 10$
SMITH (1980), CONERT (1983), CLAYTON & RENVOIZE (1986)	$x = 5, 7, 9$

AVDULOV (1931) hat in seiner karyosytematischen Studie zwei Arten untersucht und fand kleine Chromosomen mit $x = 9$ *(B. sylvaticum)* und $x = 15$ *(B. distachyon)*. Er hält $x = 9$ für die eigentliche Grundzahl der Gattung *Brachypodium*, "da dieselbe schon vielmals in Verbindung mit kleinen Chromosomen gefunden wurde. Die Zahl 15 ist bei Br. distachyum offenbar eine abgeleitete" (S. 391). Aufgrund des abweichenden Karyotypus von *B. distachyon* hält Avdulov die Aufstellung einer eigenen Gattung *Trachynia* für gerechtfertigt.

Auch KATTERMANN (1931: 27) wies auf die auffällige Kleinheit der Chromosomen hin, "die der Beobachtung einige Schwierigkeiten bereiten". Er untersuchte meiotische Teilungen in den Pollenmutterzellen der Antheren und stellte für *B. pinnatum* $n = 14$ fest. Neben 12 bivalenten Chromosomen war auch ein quadrivalenter Chromosomenkomplex vorhanden, beziehungsweise in anderen Fällen ein trivalenter Komplex und ein univalentes, ungepaartes Chromosom.

TATEOKA (1956: 151) bemerkt in Bezug auf die für *B. sylvaticum* ($2n = 18$), *B. pinnatum* ($2n = 28$) und *B. distachyon* ($2n = 30$) festgestellten Zahlen: "These chromosome numbers suggest the evolution of these species through aneuploidy, and the real basic number is difficult to estimate". Und: "The divergent numbers [in this genus] may have arisen from some structural changes and additions of chromosomes during the evolution of the species" (TATEOKA 1962a: 79). Er stellt die bemerkenswerten Unterschiede in der Größe der Chromosomen von *Brachypodium* und *Agropyron* heraus. Auch das Fehlen von intergenerischen Bastarden zwischen *Brachypodium* und den Hordeae (Triticeae) weist seiner Ansicht nach darauf hin, daß diese beiden Gruppen stärker voneinander getrennt sind als die Hordeae untereinander. Morphologische Ähnlichkeiten zwischen Vertretern beider Gruppen führt Tateoka auf konvergente Evolution zurück. Auf intergenerische Bastarde in der Tribus Triticeae geht BOWDEN (1967) näher ein, hier auch weitere Literatur zu diesem Thema.

Aufgrund der verschiedenen Chromosomengrundzahlen und der Unterschiede in Größe und Morphologie der Chromosomen halten LÖVE & LÖVE (1961b) die Aufspaltung von *Brachypodium* in mehrere Gattungen für gerechtfertigt: Neben den Gattungen *Trachynia* und *Brachypodium* s. str. erheben sie die Sektion *Leptorachis* NEVSKI zur Gattung *Brevipodium* Löve & Löve, die nur die Art *B. sylvaticum* enthält (Kap. 1.9.7).

KOŽUHAROV & al. (1974) besprechen eine Reihe neuer und ungewöhnlicher Chromosomenzahlen, die bereits ein Jahr zuvor veröffentlicht wurden (KOŽUHAROV & PETROVA 1973) und die die sekundäre Evolution der Gattung auf der Balkan-Halbinsel belegen sollen (Tab. 5).

Tab. 5. — Chromosomenzahlen nach KOŽUHAROV & PETROVA (1973) und KOŽUHAROV, PETROVA & STOEVA (1974).

B. distachyon	$2n$ = 10
B. pinnatum	$2n$ = 14, 16, 28
B. glaucovirens	$2n$ = 16
B. sylvaticum	$2n$ = 18, 28, 44 (= 42 + 2B), 56

Aus den Ausführungen zu *B. glaucovirens* (KOŽUHAROV & al. 1974: 18) wird deutlich, daß den Autoren die Abgrenzung von *B. sylvaticum* und *B. pinnatum* Schwierigkeiten bereitet. Die publizierte Zahl $2n$ = 16 für *B. glaucovirens* ist daher mit Vorsicht zu bewerten: Es könnte sich bei diesen Pflanzen auch um *B. pinnatum* oder *B. rupestre* gehandelt haben. Ähnliche Zweifel sind auch bei der Bewertung der Zahlen von *B. sylvaticum* s.str. angebracht. Die Bitte um Ausleihe der Belege zur Überprüfung blieb leider unbeantwortet.

GRIME & MOWFORTH (1982) interpretieren die Genomgröße von Pflanzen als Anpassung an ihre Lebensbedingungen. Pflanzen warm-trockener Klimate haben besonders große Genome: Sie nutzen die kurze Vegetationsperiode vor allem zum schnellen Zellwachstum großer Zellen, die in der vorausgehenden trockenen Jahreszeit angelegt wurden. Für Pflanzen temperater Klimate bringt eine solche Trennung von Zellteilung und Zellwachstum keinen Vorteil. Entsprechend weist das mittel- und kontinentaleuropäisch verbreitete *B. pinnatum* mit 2,3 pg DNA pro 10 Zellkerne einen vergleichsweise geringen Wert auf. Leider ist keine der mediterran verbreiteten *Brachypodium*-Arten in diese Untersuchung einbezogen worden.

Wie in vielen anderen untersuchten Fällen, zeigt sich auch in der Gattung *Brachypodium*, daß die Länge der Stomata mit dem Ploidiegrad zunimmt. In Tabelle 6 wird dieser Zusammenhang mit den für die *Brachypodium*-Arten zur Verfügung stehenden Daten veranschaulicht. Lediglich *B. distachyon* paßt nicht ganz in die linerae Beziehung: Obwohl diese Art auch in der hexaploiden Stufe vorkommt, wurden überwiegend geringe Stomalängen gemessen. Vermutlich befand sich unter dem von mir anatomisch untersuchten Material keine hexaploide Pflanze, so daß große Längen nicht vorkamen.

In ihrer Gesamtschau der Gräser fassen CLAYTON & RENVOIZE (1986) die cytologischen Befunde in der Gattung *Brachypodium* so zusammen: "Cytologically the genus is a hotch-potch"

Tab. 6. — Zusammenhang zwischen Stomalänge und Ploidiegrad.

Art	Länge Spaltöffnung (mm)	Ploidiegrad		
B. boissieri	0,028-0,036(-0,044)			6*x*
B. retusum	0,032-0,036(-0,047)		4*x*	6*x*
B. phoenicoides	0,024-0,028(-0,044)		4*x*	
B. distachyon	0,024-0,0323	2*x*	4*x*	6*x*
B. pinnatum	0,02-0,0243	2*x*	4*x*	
B. rupestre	0,02-0,0243	2*x*	4*x*	
B. arbuscula	0,02-0,0243	2*x*		
B. sylvaticum	0,02-0,0243	2*x*		

(S. 150). Als Grundzahlen werden $x = 5$, 7 und 9 und *B. mexicanum* mit $2n = 38$ genannt und auf die Kleinheit der Chromosomen als außergewöhnliches Merkmal im Vergleich zu den Triben Triticeae und Bromeae verwiesen.

Stellt man alle in der Gattung *Brachypodium* nachgewiesenen Chromosomenzahlen zusammen, ergibt sich eine fast lückenlose Reihe von $2n = 19$ bis $2n = 46$ (Tab. 7). Eine Denkmöglichkeit, wie diese Zahlenreihe erklärt werden könnte, sind Genomveränderungen auf der diploiden Stufe, die zu einer sukzessiven Erhöhung der Chromosomenzahl in einer aufsteigenden Dysploidreihe geführt haben könnten. Gegen diese Annahme spricht allerdings die Beobachtung, daß keine der Arten und Artengruppen für sich genommen eine zusammenhängende Zahlenreihe aufweist, die durch eine schrittweise aufsteigende Dysploidie ausgehend von einer primären Grundzahl zu erklären wäre. Vielmehr kann von einer einzigen primären Grundzahl überhaupt nicht gesprochen werden, wie weiter unten dargelegt wird.

Tab. 7. — Zusammenstellung der Chromosomenzahlen der Gattung *Brachypodium* in aufsteigender Reihenfolge. Die unsicheren Zählungen wurden weggelassen.

Taxon $2n =$	10	14	16	18	20	27	28	30	31	32	36	38	40	42	46
B. arbuscula				◆											
B. retusum						◆	◆		◆	◆	◆		◆	◆	
B. boissieri														◆	◆
B. phoenicoides							◆				◆				
B. rupestre		◆		◆			◆				◆				
B. pinnatum		◆	◆	◆	◆		◆								
B. sylvaticum		◆		◆											
B. flexum				◆											
B. distachyon	◆				◆		◆	◆							
B. mexicanum												◆		◆	

Wegen des Fehlens von vergleichenden karyologischen Studien kann in der Gattung *Brachypodium* keine Analyse vorgelegt werden, wie sie BOLLIGER (1982) für die Gattung *Pulmonaria* erstellt hat. In dieser Gattung liegt ebenfalls eine fast lückenlose Reihe dysploider Zahlen vor. Bolliger legt überzeugend dar, daß die meisten abgeleiteten Zahlen unabhängig voneinander in verschiedenen Formenkreisen der Gattung entstanden sind.

Dies ist vermutlich auch in der Gattung *Brachypodium* der Fall. In Tabelle 8 wurde der Versuch unternommen, die verschiedenen Chromosomenzahlen nach ihrem vermuteten Ploidiegrad zu ordnen. Auch wenn die Stellung mancher Zahlen fraglich ist, wird doch deutlich, daß die Zahlenreihen der verschiedenen Arten unterschiedliche Entwicklungslinien darstellen, die vermutlich durch Polyploidisierung und Hybridisierung differenter Chromosomensippen entstanden sind.

Für die acht Arten der Gattung *Brachypodium* sind bisher 35 verschiedene Chromosomenzahlen bekannt geworden. Die bisher in der Literatur veröffentlichten und die im Rahmen dieser Arbeit ermittelten Chromosomenzahlen sind in den Tabellen 9 bis 25 nach Arten getrennt zusammengestellt und werden im begleitenden Text besprochen. Eine Überprüfung des publizierten Materials konnte nur in zwei Fällen vorgenommen werden (S. 41, Tab. 15: D; S. 45, Tab. 21: G). In den übrigen Fällen mußte die Bestimmung der erwähnten Pflanzen unkritisch übernommen werden.

Tab. 8. — Zusammenfassung der veröffentlichten und selbst ermittelten Chromosomenzahlen in der Gattung *Brachypodium* und ihr vermuteter Ploidiegrad.

Taxon	*x*		2*x*		4*x*		6*x*		8*x*
B. arbuscula	9		*18*						
B. retusum	7			27	*28*		42		
	9				36				
	?					***31***			
	?					*32*			
	?					*40*			
B. phoenicoides	7				*28*				
	9				36				
B. boissieri	7						*42*	***46***	
B. rupestre	7		14		*28*				
	9		*18*		36				
B. pinnatum	7		14		*28*				
	9	16	*18*	20	(36)				
B. sylvaticum	7		14		(28)			(44 [A])	(56)
	9	(16)	*18*						
B. distachyon	5		10		20		30		
	7				28 [B]				
B. flexum	9		18						
B. mexicanum	?					38	42		

kursiv: durch eigene Zählungen bestätigte Zahl; ***kursiv & fett:*** neue, bisher nicht beobachtete Zahl; (eingeklammert): Zahl zweifelhaft, da Bestimmung des Materials unsicher, Begründung im Text bei den Arten.

[A] Von KOŽUHAROV & al. (1974) als hyperhexaploid ($2n = 42+2$) interpretiert.

[B] hypohexaploid (ROUX 1957b) oder $x = 7$ (TALAVERA 1978)?

Brachypodium arbuscula.

Die an Material von Teneriffa von mir durchgeführte Zählung ist die dritte für diese Art. Sie bestätigt die beiden bisherigen Zählungen von $2n = 18$, die sich auf Pflanzen von der Insel Gomera beziehen.

Während *B. arbuscula* in der Anatomie der Blattspreite einige Übereinstimmungen mit *B. retusum* und *B. boissieri* zeigt, so daß die Art von SAINT-YVES (1934) nur als Varietät von *B. retusum* aufgefaßt wurde, stimmt sie in der in der Chromosomenzahl mit *B. sylvaticum* überein. Es wurde bereits darauf hingewiesen (Kap. 1.3, 1.5.1), daß *B. arbuscula* eine Reihe von ursprünglichen Merkmalen auf sich vereinigt. Es liegt daher der Schluß nahe, daß die Grundzahl $x = 9$, auf die die Chromosomenzahl von *B. arbuscula* zurückgeht, in der Gattung die ursprüngliche ist.

Tab. 9. — Für *Brachypodium arbuscula* veröffentlichte Chromosomenzahlen.

2*n* =	Veröffentlichung	Herkunft
18	LARSEN (1963) (*B. ramosum* var. *arbuscula*)	Gomera
	ROBERSTON (1981)	Gomera

Der in der Veröffentlichung benutzte Namen des Taxons ist in Klammern angegeben.

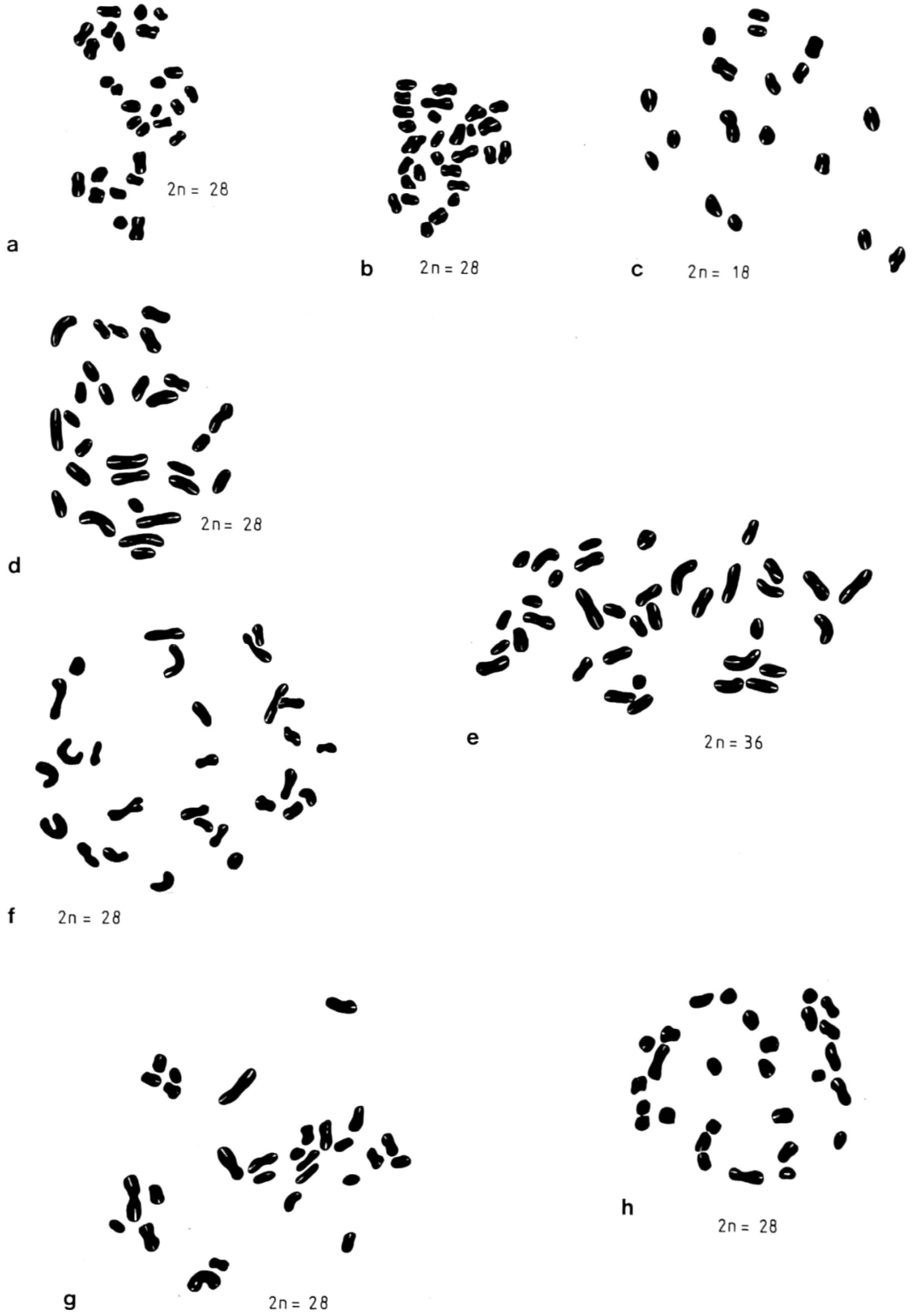
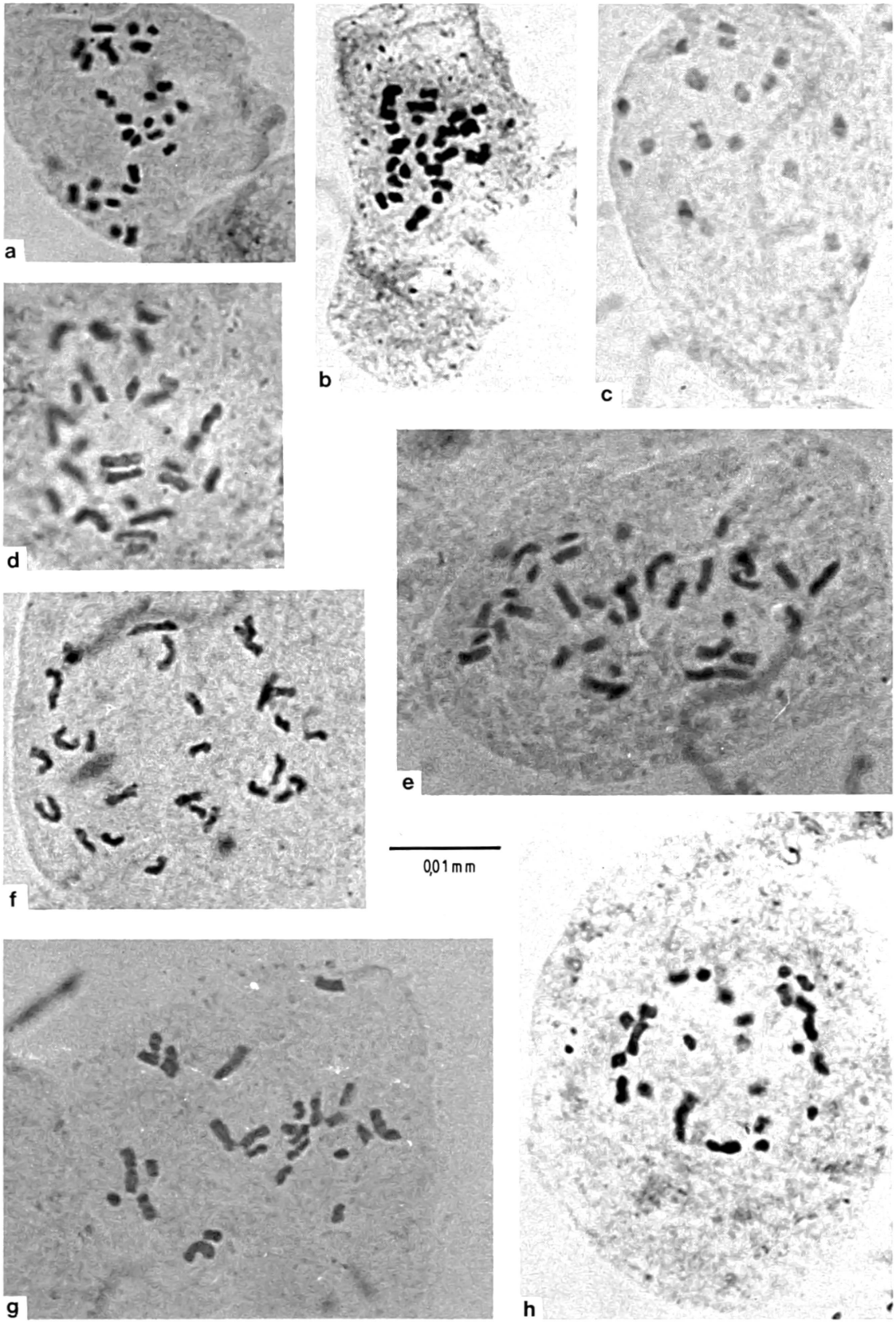


Abb. 12-A. — Metaphaseplatten aus meristematischen Wurzelzellen. — **a-b:** *B. pinnatum*, **a:** $2n = 28$ *(Schp us-238)*, **b:** $2n = 28$ *(Schp us-222)*, **c — e:** *B. rupestre*, **c:** $2n = 18$ *(Schp 1885)*, **d:** $2n = 28$ *(Schp 2886)*, **e:** $2n = 36$ *(Schp us-124)*, **f:** *B. retusum*, $2n = 28$ *(Schp us-86)*, **g-h:** *B. phoenicoides*, **g:** $2n = 28$ *(Schp 2787)*, **h:** $2n = 28$ *(Schp us-135)*.
Für *B. rupestre* wurden die Zahlen $2n = 18$ **(c)** und $2n = 28$ **(d)** ermittelt. Die ebenfalls gezählten $2n = 36$ Chromosomen **(e)** sind durch Endopolyploidisierung in einer Pflanze zustande gekommen, deren diploider Satz $2n = 18$ Chromosomen beträgt (S. 44, Tab. 20, *Schp us-124*).



CHROMOSOMENZAHLEN

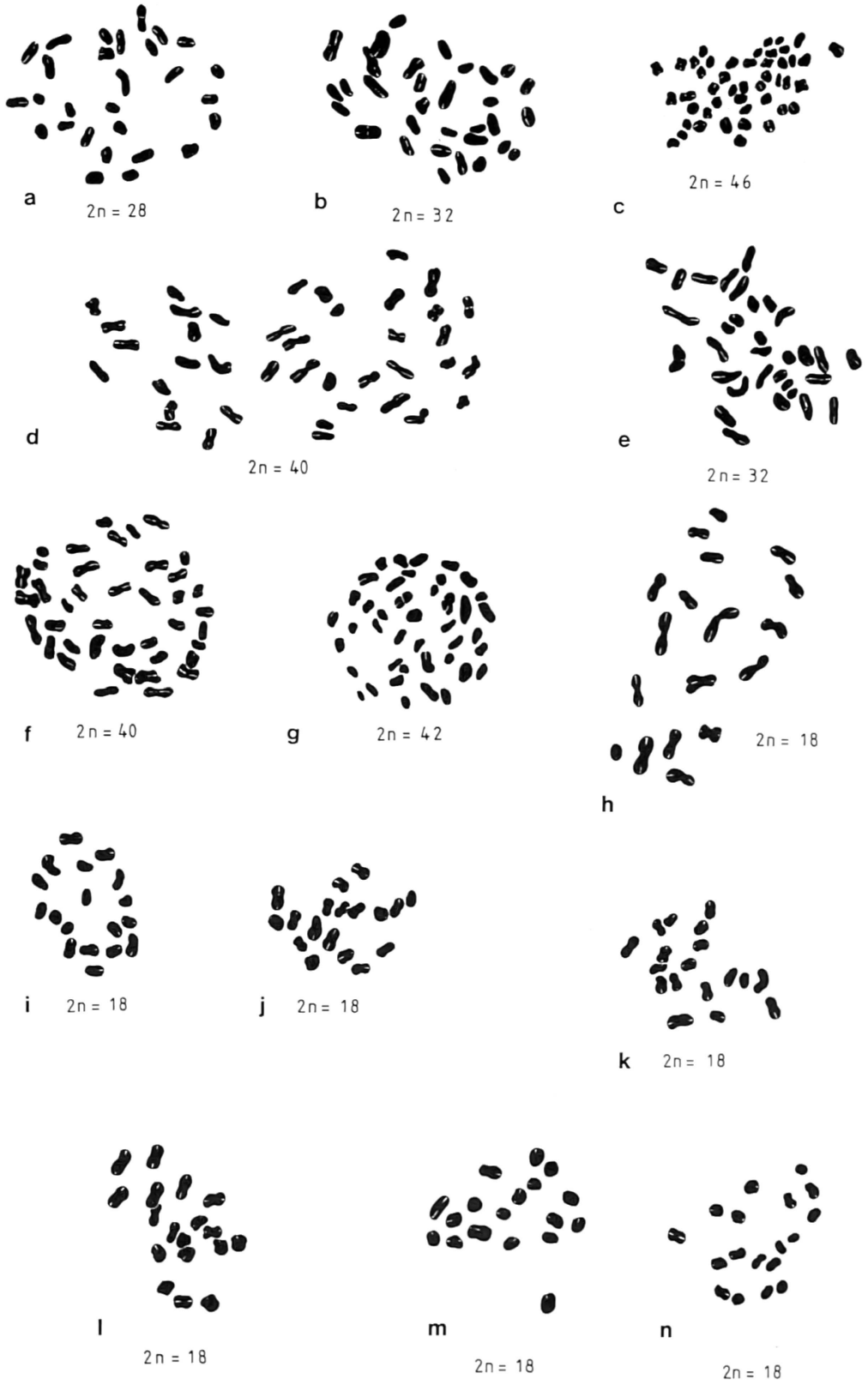
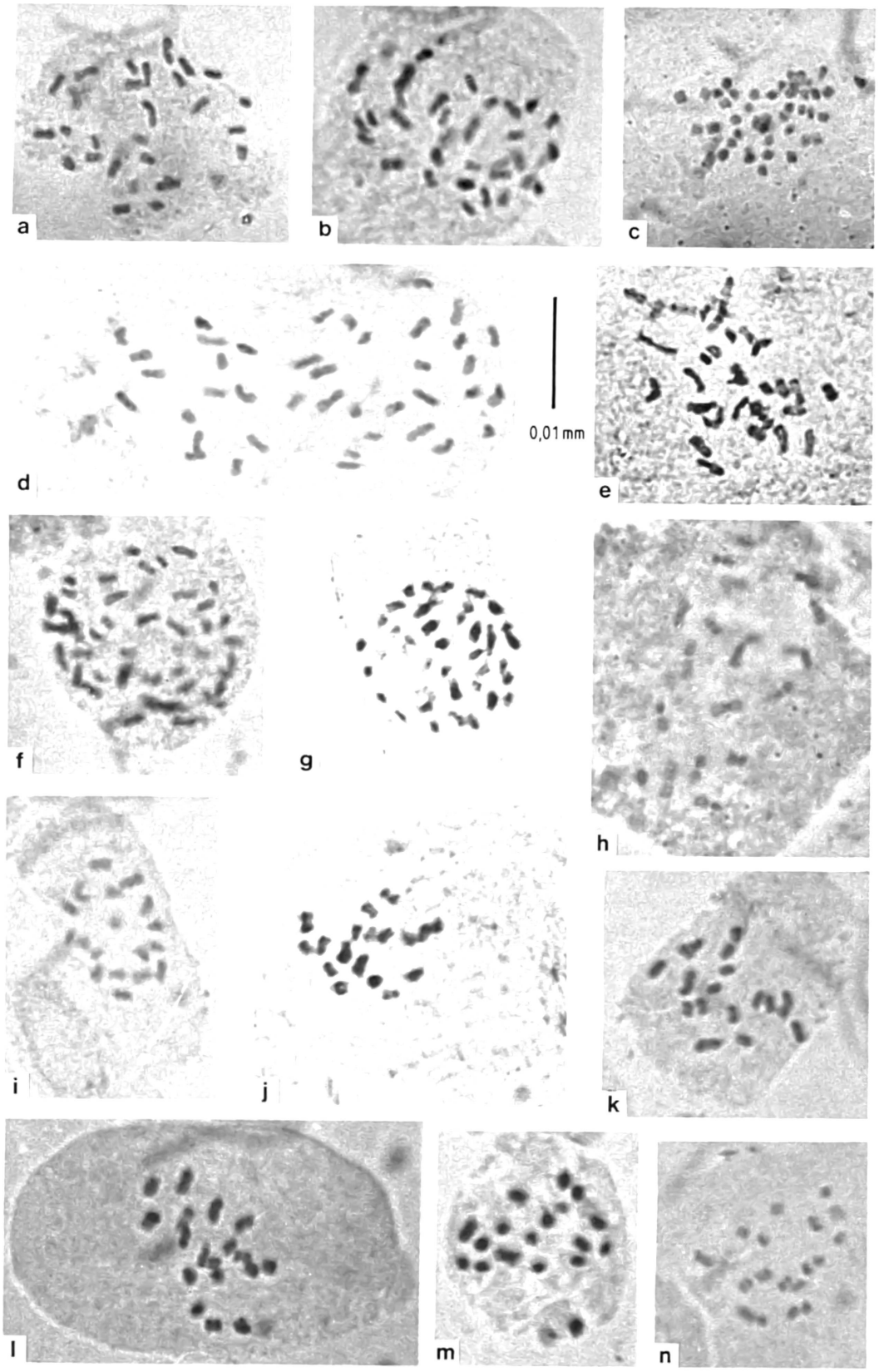


Abb. 12-B. — Metaphaseplatten aus meristematischen Wurzelzellen. — **a-b:** *B. retusum*, **a:** $2n = 28$ *(Schp 2766)*, **b:** $2n = 32$ *(Schp 2284)*, **c:** B. boissieri, $2n = 46$ *(Schp 2419)*, **d-f:** *B. retusum*, **d:** $2n = 40$ *(Schp 2461)*, **e:** $2n = 32$ *(Schp 2192)*, **f:** $2n = 40$ *(Schp 2879)*, **g:** *B. boissieri*, $2n = 42$ *(Schp 2653)*, **h:** *B. arbuscula (BG Bonn 01105)*, $2n = 18$, **i, j, l:** *B. sylvaticum* subsp. *sylvaticum*, $2n = 18$ *(Schp 2778, 2696, us-A107)*, **k, m, n:** *B. sylvaticum* subsp. *creticum*, $2n = 18$ *(Schp 2771, 2774, 2761)*.



CHROMOSOMENZAHLEN

Tab. 10. — Eigene Chromosomenzählungen von *Brachypodium arbuscula*[10]. BG = Botanischer Garten.

2*n* =	Sammelnummer	Herkunft	Abb.
18	*Kriesten II.89*	Teneriffa, Teno-Gebirge (BG Bonn)	12-B, f

Brachypodium retusum.

Die verschiedenen Chromosomenzahlen von *B. retusum* sind meist nur durch wenige Zählungen belegt. Dies trifft sowohl für die veröffentlichten als auch für die von mir ermittelten Zahlen zu. Von den veröffentlichten Zahlen konnten $2n = 28$ und $2n = 32$ durch eigene Zählungen bestätigt werden, $2n = 40$ einer Herkunft aus Spanien ist eine neue Chromosomenzahl für diese Art. Das unzureichende Zahlenmaterial läßt keine Schlüsse zu, welches die vorherrschende Chromosomenzahl von *B. retusum* ist und welche geographische Differenzierungen es gibt.

B. retusum kommt, wie *B. distachyon*, auch in der hexaploiden Ploidiestufe vor ($2n = 42$). Welcher Stufe die Zählungen $2n = 31$, 32 und 40 angehören, ist unklar. Die Zahl $2n = 36$ weist auf $x = 9$ als zweite Basiszahl hin.

Tab. 11. — Für *Brachypodium retusum* veröffentlichte Chromosomenzahlen.

2*n* =	Veröffentlichung	Herkunft
27	NATARAJAN (1978)	Frankreich *
28	KHAN (1984) ROMERO ZARCO & DEVESA (1983) ($n = 14$)	Jugoslawien * Spanien *
32	KHAN (1984) ROBERTSON (1981)[B]	Frankreich, Iran * Frankreich
36	ROUX (1957a)	Frankreich *
42	ROBERTSON (1981)[B]	Frankreich

* Weitere Angaben zur Herkunft sind in der Originalarbeit enthalten.

[B]Die Angaben der Veröffentlichung wurden von C. A. Stace (Leicester, schriftliche Mitteilung) berichtigt.

Tab. 12. — Eigene Chromosomenzählungen von *Brachypodium retusum.*

2*n* =	Sammelnummer	Herkunft	Abb.
28	*Schp us-86* *Schp 2766*	Frankreich, Aude, Trausse (BG Liège) Kreta, Kidhonia, Skines	12-A, f 12-B, a
31/32[C]	*Schp 2692*	Spanien, Zaragoza, Calatayud	
32	*Schp 2192* *Schp 2284*	Spanien, Lérida, Artesa de Segre Spanien, Malaga, Yunquera	12-B, e 12-B, b
40	*Schp 2461* *Schp 2879*	Spanien, Sierra Tejeda, Alcaucín Spanien, Navarra, Estella	12-B, d 12-B, f

[C]Beide Zahlen wurden mehrfach für diese Pflanze ermittelt. BG = Botanischer Garten.

[10]Herbarbelege der cytologisch untersuchten Pflanzan befinden sich in FR und im Herbar Schippmann (im folgenden als "Schp" abgekürzt).

Die von ROBERTSON (1981) für diese Art veröffentlichten Zahlen müssen nach Auskunft von C. A. Stace (Leicester, schriftliche Mitteilung) korrigiert werden: Die beiden Herkünfte haben nicht $2n = 36$, sondern $2n = 32$ beziehungsweise $2n = 42$ Chromosomen.

Brachypodium boissieri

Die von ROBERTSON (1981) für diese Art veröffentlichte Zahl von $2n = 36$ muß nach C. A. Stace (Leicester, schriftliche Mitteilung) in $2n = 42$ verbessert werden. Eigene Zählungen konnten diese Zahl bestätigen und haben außerdem die Zahl $2n = 46$ ergeben. Während $2n = 42$ auch für *B. retusum* ermittelt wurde, ist $2n = 46$ eine Chromosomenzahl, die nur für *B. boissieri* vorliegt.

Neben *B. retusum* und *B. distachyon* ist *B. boissieri* die dritte Art, die in der hexaploiden Ploidiestufe vorkommt ($2n = 42$). Welche Stellung die zweite nachgewiesene Chromosomenzahl einnimmt, ist unklar.

Tab. 13. — Für *Brachypodium boissieri* veröffentlichte Chromosomenzahlen.

$2n$ =	Veröffentlichung	Herkunft
42	ROBERTSON (1981)[B]	Spanien

[B]Die Angaben der Veröffentlichung wurden von Dr. C. A. Stace (Leicester, briefliche Mitteilung) berichtigt.

Tab. 14. — Eigene Chromosomenzählungen von *Brachypodium boissieri* (SCHIPPMANN 1990).

$2n$ =	Sammelnummer	Herkunft	Abb.
42	*Schp 2459*	Spanien, Sierra Tejeda, Alcaucín	
	Schp 2653	Spanien, Sierra Nevada, Dornajo	12-B, g
46	*Schp 2419*	Spanien, Sierra Nevada, El Purche	

Tab. 15. — Für *Brachypodium phoenicoides* veröffentlichte Chromosomenzahlen.

$2n$ =	Veröffentlichung	Herkunft
28	FERNANDES & QUEIRÓS (1969) (*B. phoenicoides* var. *mucronatum*)	Portugal *
	KHAN (1984)	Ga, Ge, Hs, Lu *
	MIMEUR (1950)	ohne Angabe
	NATARAJAN (1978)	Frankreich *
	QUEIRÓS (1973) (*B. phoenicoides* var. *mucronatum*)	Portugal *
	ROBERTSON (1981)	Ga, Ge (DDR[B,D]), Lu
	TATEOKA (1956)	ohne Angabe (BG)
36	KHAN (1984)	Spanien *
	NATARAJAN (1978)	Frankreich *

Der in der Veröffentlichung benutzte Namen des Taxons ist in Klammern angegeben. Länderkürzel nach "Flora Europaea" (TUTIN & al. 1980) und "Med-Checklist" (GREUTER & al. 1984). * = Weitere Angaben zur Herkunft sind in der Originalarbeit enthalten. BG = Botanischer Garten.

[B]Die Angaben der Veröffentlichung wurden von C. A. Stace (Leicester, briefliche Mitteilung) berichtigt.

[D]Die Bestimmung der Pflanze aus der DDR wurde überprüft.

Brachypodium phoenicoides.

Bei der kritischen Bewertung veröffentlichter Chromosomenzahlen von *B. phoenicoides* muß mit der Möglichkeit von Verwechslungen mit *B. rupestre* gerechnet werden. Das Zahlenmaterial

für diese Art ist sehr homogen: $2n = 28$ ist die vorherrschende Chromosomenzahl. Nur die Zählungen $2n = 36$ von NATARAJAN (1978) aus der Gegend um Montpellier und von KHAN (1984) aus Jaen in Spanien weichen hiervon ab.

Es ist auffällig, daß das Verbreitungsgebiet von *B. phoenicoides* in Südwesteuropa mit dem Teilareal von *B. rupestre* zusammenfällt, in dem ebenfalls die Chromosomenzahl $2n = 28$ vorherrscht. FERNANDES & QUERÓS (1969) stellten zudem Ähnlichkeiten zwischen den Karyotypen von *B. pinnatum* und *B. phoenicoides* fest, die beide 4 kurze und 10 lange Chromosomenpaare besitzen. In cytologischer Hinsicht gibt es also Beziehungen zwischen *B. phoenicoides*, *B. pinnatum* und *B. rupestre*, die in dem mit der Detrended-Correspondence-Analyse ermittelten Ähnlichkeitsverhältnissen nicht zum Ausdruck kommen (Abb. 17, S. 68).

Auch zwei Vorkommen in Mitteleuropa weisen $2n = 28$ Chromosomen auf. Bei der von W. Zahlheimer in Südbayern entdeckten Population von *B. phoenicoides* handelt es sich um ein Vorkommen in einem Halbtrockenrasen, das, wenn nicht natürlich, so doch auf jeden Fall fest eingebürgert ist. Die Pflanze aus der DDR ("B55" aus ROBERTSON 1981, dort fälschlich als *B. pinnatum* publiziert), die freundlicherweise von C. A. Stace, Leicester, zur Verfügung gestellt wurde, ist angeblich eine Wildaufsammlung aus der Gegend um Erfurt. Die Verläßlichkeit dieser Herkunftsangabe wird in Kapitel 2.7 (S. 134) besprochen.

Tab. 16. — Eigene Chromosomenzählungen von *Brachypodium phoenicoides*.

$2n =$	Sammelnummer	Herkunft	Abb.
28	*Schp 2787*	Deutschland, Bayern, Ebersberg	12-A, g
	Schp us-135	Frankreich, Aix-en-Provence	12-A, h

Brachypodium pinnatum.

Bei der Bewertung der veröffentlichten Chromosomenzahlen von *B. pinnatum* muß berücksichtigt werden, daß *B. rupestre* in der Vergangenheit oft nicht von *B. pinnatum* unterschieden worden ist.

$2n = 28$ ist die am häufigsten für *B. pinnatum* ermittelte Chromosomenzahl. Die hiervon abweichenden Zählungen $2n = 14$, 16 und 20 stammen alle aus dem osteuropäischen und pontischen Raum. Diese Bestimmungen können als verläßlich gelten, da es in diesen Gebieten keine Vorkommen von *B. rupestre* gibt, mit denen Verwechslungen möglich wären (nächste Vorkommen auf der Krim). Die bei meinen Untersuchungen neu festgestellte Chromosomenzahl $2n = 18$ stammt ebenfalls von Pflanzen aus dem östlichen Arealteil der Art, genaue Angaben der Herkunft zu dieser vom Botanischen Garten Moskau zur Verfügung gestellten Wildaufsammlung liegen leider nicht vor.

In Mittel- und Nordeuropa herrscht die Zahl $2n = 28$ vor. Wegen des sympatrischen Vorkommens von *B. rupestre* in diesem Raum müssen die veröffentlichten Angaben mit Vorsicht beurteilt werden. Dies gilt vor allem für die Angaben von *B. pinnatum* aus Frankreich, wo *B. rupestre* häufiger ist als *B. pinnatum*.

Mit Sicherheit handelt es sich bei der Angabe aus Portugal um *B. rupestre* (FERNANDES & QUEIRÓS 1969), da *B. pinnatum* auf der Iberischen Halbinsel nicht vorkommt. Dies trifft wahrscheinlich auch auf die einzige Angabe von $2n = 36$ für *B. pinnatum* zu, die aus Italien stammt: *B. pinnatum* ist aus Italien bisher nur aufgrund einiger Herbarbelege nachgewiesen. Für das in Italien vorherrschende *B. rupestre* wurde von D'OVIDIO & LUCCHESE (1986) mehrfach $2n = 36$ ermittelt.

Während die meisten Pflanzen von *B. pinnatum* mit $2n = 28$ tetraploid auf der Basis $x = 7$ sind, machen die Zählungen $2n = 18$ und $2n = 20$ als zweite Basiszahl $x = 9$ wahrscheinlich.

Bei der Angabe von $2n = 18$, die ROBERTSON (1981) für *B. pinnatum* macht, handelt es sich nach C. A. Stace (Leicester, schriftliche Mitteilung) um einen Druckfehler: Alle diese Herkünfte haben $2n = 28$ Chromosomen, nur B115 hat $2n = 36$. Dennoch ist die Zahl $2n = 18$ durch eigene Untersuchungen und durch KHAN (1984) mehrfach belegt.

Tab. 17. — Für *Brachypodium pinnatum* veröffentlichte Chromosomenzahlen.

2*n* =	Veröffentlichung	Herkunft
14	GUZIK (1984) (fide GOLDBLATT & al. 1988)	
	KOŽUHAROV & PETROVA (1973) (*B. pinnatum* s.lat.)[A]	Bulgarien *
16	KOŽUHAROV & PETROVA (1973)[A] (*B. pinnatum* s.lat.)	Bulgarien *
18	KHAN (1984)	Ge, In, UdSSR *
20	SOKOLOVSKAYA & PROBATOVA (1978)	UdSSR,
	(*B. pinnatum* subsp. *pinnatum*)	Aserbaidschan *
28	FERNANDES & QUEIRÓS (1969)	Portugal *
	GADELLA & KLIPHUIS (1968)	Holland *
	HINDÁKOVÁ *in* MÁJOVSKÝ (1978)	CSSR *
	KATTERMANN (1931) (*n* = 14)	ohne Angabe
	KHAN (1984)	Br, Cs, Ga, Ge, It, Lu, Su, Tu *
	KOŽUHAROV & PETROVA (1973)[A] (*B. pinnatum* s.str.)	Bulgarien *
	LÉVÊQUE & GORENFLOT (1969)	Frankreich
	LÖVE & LÖVE (1944)	Schweden *
	LÖVKVIST *in* WEIMARCK (1963)	Schweden
	MURÍN & FÉRAKOVÁ (1981)	CSSR *
	PETROVA *in* PROKUDIN & al. (1977)	UdSSR
	RYCHLEWSKI *in* POGAN & al. (1983)	Polen *
	ROBERTSON (1981)[B]	Br, Cs, Ga, Ge (DDR), Hu, Lu, Su
	TATEOKA (1954)	ohne Angabe
	TATEOKA (1956)	ohne Angabe (BG)
	TISCHLER (1936)	ohne Angabe
36	KHAN (1984)	Italien, UdSSR *
	ROBERTSON (1981)[B]	Italien

Der in der Veröffentlichung benutzte Namen des Taxons ist in Klammern angegeben. Länderkürzel nach "Flora Europaea" (TUTIN & al. 1980) und "Med-Checklist" (GREUTER & al. 1984). * = Weitere Angaben zur Herkunft sind in der Originalarbeit enthalten. BG = Botanischer Garten.

[A]Die in dieser Arbeit veröffentlichten Zahlen wurden in KOŽUHAROV & al. (1974) nochmals publiziert und ausführlich besprochen.

[B]Die Angaben der Veröffentlichung wurden von C. A. Stace Stace Leicester, briefliche Mitteilung) berichtigt.

Tab. 18. — Eigene Chromosomenzählungen von *Brachypodium pinnatum.*

2*n* =	Sammelnummer	Herkunft	Abb.
18	*Schp us-240*	UdSSR (BG Moskau)	
28	*Schp us-238*	Po, Ryn Reszelski (BG Bydgoszcz)	12-A, a
	Schp us-222	Ge, Baden-Württemberg (BG Berlin-Dahlem)	12-A, b

Länderkürzel nach "Flora Europaea" (TUTIN & al. 1980). BG = Botanischer Garten.

Brachypodium rupestre.

Auch unter den Chromosomenzahlen für diese Art muß mit Fehlbestimmungen der Pflanzen gerechnet werden. So muß die Zählung von 2*n* = 28 aus der UdSSR mit einem Fragezeichen versehen werden. *B. rupestre* wurde vom Gebiet der UdSSR bisher nur von der Halbinsel Krim nachgewiesen, von wo die Zählung 2*n* = 18 vorliegt. Leider gibt die Veröffentlichung von PETROVA (in PROKUDIN & al. 1977) keinen Hinweis auf die genaue Herkunft dieser Pflanze.

D'OVIDIO & LUCCHESE (1986) haben 20 Zählungen von *B. rupestre* veröffentlicht. Die beiden ermittelten Chromosomenzahlen korrelieren nach Aussage der Autoren mit der Wuchsform der Pflanzen: Die Pflanzen mit $2n = 18$ wuchsen horstförmig, während die Pflanzen mit $2n = 36$ ausläuferbildend waren. Für die beiden von mir selbst gesammelten Herkünfte aus den Westalpen, deren Chromosomenzahl mit $2n = 18$ bestimmt wurde (*Schp 1866, Schp 1885,* Tab. 20) trifft dies nicht zu, sie sind deutlich ausläuferbildend.

Populationen von *B. rupestre* mit der Chromosomenzahl $2n = 28$ finden sich vor allem in Südfrankreich und auf der Iberischen Halbinsel, Populationen mit $2n = 18$ und $2n = 36$ wurden bisher nur in den Alpen und auf der Apenninen-Halbinsel nachgewiesen. Es deutet sich hier eine geographische Differenzierung an, zu deren Erhärtung es aber weiterer Zählungen bedarf.

Die Ergebnisse legen den Schluß nahe, daß *B. rupestre* mit $x = 9$ und $x = 7$ zwei verschiedene Chromosomengrundzahlen besitzt, und daß diploide und tetraploide Populationen auf der Basis beider Grundzahlen auftreten.

Tab. 19. — Für *Brachypodium rupestre* veröffentlichte Chromosomenzahlen.

$2n$ =	Veröffentlichung	Herkunft
14	KOŽUHAROV & NIKOLOVA (1975) (fide GOLDBLATT 1981)	
18	D'OVIDIO & LUCCHESE (1986) PETROVA *in* PROKUDIN & al. (1977)	Italien * UdSSR, Krim *
28	ZHUKOVA *in* TZVELEV (1976) (*B. pinnatum* subsp. *rupestre*)	UdSSR
36	D'OVIDIO & LUCCHESE (1986) KHAN (1984)	Italien * Jugoslawien *

Der in der Veröffentlichung benutzte Namen des Taxons ist in Klammern angegeben. * = Weitere Angaben zur Herkunft sind in der Originalarbeit enthalten.

Tab. 20. — Eigene Chromosomenzählungen von *Brachypodium rupestre.*

$2n$ =	Sammelnummer	Herkunf	Abb.
18	*Schp us-124*[E]	Italien, Abruzzen (BG Kew)	12-A, e
	Schp 1866	Schweiz, Samnaun	
	Schp 1885	Italien, Vinschgau, Langtaufertal	12-A, c
28	*Schp us-79*	Frankreich, Lozère, Le Massegros (BG Liège)	
	Schp 2101	Frankreich, Valence, St. Laurent-du-Pape	
	Schp 2506	Portugal, Viseu, Castro Daire	
	Schp 2886	Spanien, Lugo, Pass Pedrafita	12-A, d
	Schp 2887	Spanien, La Coruña, Arzua	
	Schp 2888	Spanien, Galizien, Muros	

[E]Für dieselbe Pflanze habe ich mehrfach auch $2n = 36$ ermittelt (Endopolyploidie).

Brachypodium sylvaticum.

Diese Art ist in der Literatur und durch eigene Zählungen am besten belegt. Die Chromosomenzahl von $2n = 18$ ist dabei am häufigsten ermittelt worden. Auch für das mit *B. sylvaticum* verwandte *B. flexum* ist $2n = 18$ gezählt worden (THOMAS in DARLINGTON & WILIE 1955, ohne Angabe der Herkunft, TATEOKA 1965, aus Tansania).

POGAN & RYCHLEWSKI (1980) sprechen die Vermutung aus, daß sich alle von $2n = 18$ abweichenden Chromosomenzahlen, die für *B. sylvaticum* veröffentlicht wurden (MEHRA &

Tab. 21. — Für *Brachypodium sylvaticum* veröffentlichte Chromosomenzahlen.

2*n* =	Veröffentlichung	Herkunft
14	HSU (1971) (*B. sylvaticum* var. *luzoniense*)	Taiwan *
16	KOŽUHAROV & PETROVA (1973)[A] (*B. glaucovirens*)	Bulgarien *
18	AVDULOV (1931)	ohne Angabe
	BALTISBERGER & LEUCHTMANN (1991)	Albanien *
	BARKSAY *in* LÖVE & LÖVE (1961a) (*Brevipodium sylvaticum*)	Ungarn
	CHOPANOV & YURTSEV (1976)	UdSSR, Turkmenien *
	FÉRAKOVÁ (1972)	CSSR *
	FERNANDES & QUEIRÓS (1969) (*Brevipodium sylvaticum*)	Portugal *
	GARDÉ (1951)	ohne Angabe
	GUZIK (1984) (fide GOLDBLATT & al. 1988)	
	HEDBERG & HEDBERG (1961)	England *
	HINDÁKOVÁ *in* MÁJOWSKÝ (1970)	CSSR *
	KHAN (1984) (z. T. unter *Brachypodium glaucovirens*)	Be, Br, Cs, Da, Ga, Ge, Gr, He, Hs, Hu, In, Iq, It, Ju, Lu, No, Tu *
	KOŽUHAROV & KUZMANOV (1970) (*Brevipodium sylvaticum*)	Bulgarien *
	KOŽUHAROV & PETROVA (1973)[A] (*Brachypodium sylvaticum* s.str.)	Bulgarien *
	LARSEN (1960)	Teneriffa *
	LÖVE & LÖVE (1961b)	ohne Angabe
	LÖVE & LÖVE (1982) (*Brevipodium sylvaticum*)	Italien *
	LUQUE & al. (1984) (*n* = 9)	Spanien *
	MATSUMARA & SAKAMOTO (1956) (*Brachypodium sylvaticum* var. *luzoniense*)	Nepal
	MEHRA (1982) (fide GOLDBLATT 1985) (*n* = 9)	
	MEHRA & REMANANDAN (1973) (*n* = 9)	Indien *
	MEHRA & SHARMA (1975) (*n* = 9)	Indien *
	MEHRA & SHARMA (1977) (*n* = 9)	Indien *
	MURÍN *in* MÁJOVSKÝ (1978) (*Brevipodium sylvaticum* subsp. *sylvaticum*)	CSSR *
	ONO & TATEOKA (1953)[F]	Japan
	ONO & TATEOKA (1953)[F] (*Brachypodium sylvaticum* var. *miserum*)	Japan
	PARKASH (1979) (fide GOLDBLATT 1985) (*n* = 9)	
	PETROVA *in* PROKUDIN & al. (1977)	UdSSR, Charkow *
	POGAN & RYCHLEWSKI (1980)	Polen *
	PROBATOVA & SOKOLOVSKAYA (1982) (*B. sylvaticum* subsp. *kurilense*)	UdSSR, Kurilen *
	ROBERTSON (1981)	Be, Br, Cs, Da, Ga, Ge (DDR), Gr, He, Hu, It, Lu, Po, Su
	SAXENA & GUPTA (1970) (*n* = 9)	Indien *
	SCHNACK & COVAS (1947) (fide LÖVE & LÖVE (1961a)	
	SOKOLOVSKAYA & PROBATOVA (1976) (*B. sylvaticum* subsp. *sylvaticum*)	UdSSR, Kurilen *
	SOKOLOVSKAYA & PROBATOVA (1978) (*B. sylvaticum* subsp. *sylvaticum*)	UdSSR, Azerbajdzan *
	STRID & FRANZÉN (1981)	Griechenland *
	STRID & FRANZÉN (1983) (*B. pinnatum*)[G]	Griechenland
	TATEOKA (1953) (*B. sylvaticum* var. *luzoniense*)	ohne Angabe
	TATEOKA (1956) (*B. sylvaticum* var. *multiflorum*)	ohne Angabe (BG)
	TATEOKA (1956) (*B. sylvaticum* var. *luzoniense*)	ohne Angabe (BG)
	TISCHLER (1936)	ohne Angabe
28	MEHRA & SOOD (1974) (*n* = 14)	Indien *
	MEHRA & SOOD (1975) (*n* = 14 + 1B)	Indien *
	KOŽUHAROV & PETROVA (1973)[A] (*B. sylvaticum* s.lat.)	Bulgarien *
44[H]	KOŽUHAROV & PETROVA (1973)[A] (*B. sylvaticum* s.lat.)	Bulgarien *
56	KOŽUHAROV & PETROVA (1973)[A] (*B. sylvaticum* s.lat.)	Bulgarien *

Der in der Veröffentlichung benutzte Namen des Taxons ist in Klammern angegeben. Länderkürzel nach "Flora Europaea" (TUTIN & al. 1980) und "Med-Checklist" (GREUTER & al. 1984). * = Weitere Angaben zur Herkunft sind in der Originalarbeit enthalten. BG = Botanischer Garten.

[A]Die in dieser Arbeit veröffentlichten Zahlen wurden von KOŽUHAROV & al. (1974) nochmals publiziert und ausführlich besprochen.

[F]Im Text die Angabe "$2n$ = 19", die Abbildungen zeigen jedoch 18 Chromosomen.

[G]Als *B. pinnatum* publiziert, Beleg ist *B. sylvaticum* (*Strid 12470*).

[H]Von KOŽUHAROV & al. (1974) als $2n = 42 + 2$ angegeben.

Tab. 22. — Eigene Chromosomenzählungen von *Brachypodium sylvaticum* subsp. *sylvaticum*.

$2n$ =	Sammelnummer	Herkunft	Abb.
18	*Schp us-13*	Schweden, Skåne, Börringe (BG Lund)	
	Schp us-64	Italien, Marche, Mt. Ceresa (BG Pesaro)	
	Schp us-66A	Italien, Lucca, Marina di Pietra Santa (BG Liège)	
	Schp us-72	Schweiz, Genf (BG Genf)	
	Schp us-102	Belgien, Liège, Nandrin (BG Liège)	
	Schp us-107	Griechenland, Mt. Parnassos (BG Kew)	12-B, l
	Schp us-111	Großbritannien, Surrey (BG Kew)	
	Schp us-114	Griechenland, Pindus-Gebirge (BG Kew)	
	Schp us-115	Griechenland, Mt. Olympos (BG Kew)	
	Schp us-117	Italien, Toscana, Mt. Pisanino (BG Kew)	
	Schp us-118	Griechenland, Kerkyra (BG Kew)	
	Schp us-121	Griechenland, Ioannina (BG Kew)	
	Schp us-198	Frankreich (BG Madrid)	
	Schp us-201	UdSSR, Priosersk (BG Leningrad)	
	Schp us-211	Deutschland, Rudolstadt (BG Berlin, DDR)	
	Schp us-212	Polen, Trzebinia, Dulowa (BG Krakau)	
	Schp us-224	Türkei, Rize (BG Berlin-Dahlem)	
	Schp us-234	Italien, Lucca, Marina di Pietra Santa (BG Liège)	
	Schp us-237	Spanien (BG Nantes)	
	Schp 1931	Schweiz, Graubünden	
	Schp 2696	Spanien, Llerida, Tremp	12-B, j
	Schp 2756	Kreta, Kidhonia, Fournes	
	Schp 2757	Kreta, Kidhonia, Platanias	
	Schp 2758	Kreta, Kidhonia, Patellari	
	Schp 2760	Kreta, Kidhonia, Maleme	
	Schp 2768	Kreta, Kidhonia, Skines	
	Schp 2770	Kreta, Kidhonia, Meskla	
	Schp 2777	Kreta, Rethymnon, Mili	
	Schp 2778	Kreta, Kidhonia, Therisso	12-B, i

BG = Botanischer Garten.

Tab. 23. — Eigene Chromosomenzählungen von *Brachypodium sylvaticum* subsp. *creticum* (SCHIPMANN 1991).

$2n$ =	Sammelnummer	Herkunft	Abb.
18	*Schp 2761*	Kreta, Kidhonia, Mt. Psilafi	12-B, n
	Schp 2762	Kreta, Kidhonia, Mt. Psilafi	
	Schp 2763	Kreta, Kidhonia, Mt. Psilafi	
	Schp 2763A	Kreta, Kidhonia, Mt. Psilafi	
	2764	Kreta, Kidhonia, Mt. Psilafi	
	Schp 2771	Kreta, Kidhonia, Mt. Gingilos	12-B, k
	Schp us-411	Kreta, Kidhonia, Mt. Gingilos	
	Schp 2774	Kreta, Kidhonia, Mt. Gingilos	12-B, m

SOOD 1974, 1975, KOŽUHAROV & PETROVA 1973), auf andere Arten beziehen. In einem Einzelfall kann dies bestätigt werden: Den von MEHRA & SUNDER (1969) veröffentlichten Zahlen n = 7, 9 und 21 für *B. sylvaticum* liegen offensichtlich Fehlbestimmungen zugrunde. In Abbildung 54 dieser Arbeit ist zu erkennen, daß die Belegpflanzen einen rispigen Blütenstand haben und nicht zu *Brachypodium* gehören. Die obigen Zahlen wurden deshalb nicht in die Tabellen aufgenommen. Wie bereits zu Beginn dieses Kapitels dargestellt, ist auch bei den von KOŽUHAROV & PETROVA (1973) und KOŽUHAROV & al. (1974) vorgelegten Zahlen für *B. sylvaticum* nicht klar, ob es sich bei den untersuchten Pflanzen tatsächlich um dieses Taxon gehandelt hat. Eine Überprüfung der Belege war leider nicht möglich.

Brachypodium distachyon.

Für *B. distachyon* wurden $2n$ = 10, 20, 28 und 30 Chromosomen gezählt, das heißt, auf der Basiszahl x = 5 haben sich diploide, tetraploide und hexaploide Populationen herausgebildet. Geographische Schwerpunkte der verschiedenen Ploidiestufen sind nicht erkennbar. Die durch die Zählung $2n$ = 10 festgestellte Basiszahl x = 5 ist neben x = 4 in der Gattung *Airopsis* eine der niedrigsten in der Familie der Poaceae.

ROUX (1957b) bezeichnet die von der polyploiden Reihe abweichende Zählung von $2n$ = 28 (MIMEUR 1950) als "hypodiploide" Abweichung. FERNANDES & QUEIRÓS (1969) halten die Zählung von $2n$ = 28 für nicht korrekt, da kleine Chromosomen häufig aneinanderhängen und so kleinere Zahlen vortäuschen. Allerdings ist diese Zählung in späteren Jahren mehrfach bestätigt worden (Tab. 24).

Tab. 24. — Für *Brachypodium distachyon* veröffentlichte Chromosomenzahlen.

$2n$ =	Veröffentlichung	Herkunft
10	KHAN (1984)	Türkei, Frankreich *
	KOŽUHAROV & PETROVA (1973)[A]	Bulgarien *
	PETROVA *in* PROKUDIN & al. (1977)	UdSSR, Krim *
	ROUX (1957b)	Frankreich *
	SOKOLOVSKAYA & PROBATOVA (1978)	UdSSR, Dagestan *
20	TALAVERA (1978) (n = 10)	Spanien *
28	GOULD & SODERSTRÖM (1970)	Tunesien *
	KLIPHUIS & WIEFFERING (1972)	Frankreich *
	MIMEUR (1950)	ohne Angabe
	SOKOLOVSKAYA & PROBATOVA (1978)	UdSSR, Turkmenien *
30	AVDULOV (1931)	ohne Angabe
	BALTISBERGER & LEUCHTMANN (1991)	Albanien *
	CHOPANOV & YURTSEV (1976) (*Trachynia distachya*)	UdSSR, Turkmenien *
	DELAY (1947)	ohne Angabe
	FERNANDES & QUEIRÓS (1969) (*Trachynia distachya*)	Portugal *
	HUMPHRIES & al. (1978) (*Trachynia distachya*)	Marokko *
	KHAN (1984)	Af, Gr, In, Iq, Lu, Ma, Uruguay, Südafr. *
	LÖVE & LÖVE (1961b)	ohne Angabe
	QUEIRÓS (1974) (*Trachynia distachya*)	Portugal *
	ROBERTSON (1981)	Portugal
	SOKOLOVSKAYA & PROBATOVA (1978)	UdSSR, Turkmenien *
	TATEOKA (1954)	ohne Angabe
	TATEOKA (1956)	ohne Angabe (BG)

Der in der Veröffentlichung benutzte Namen des Taxons ist in Klammern angegeben. Länderkürzel nach "Flora Europaea" (TUTIN & al. 1980) und "Med-Checklist" (GREUTER & al. 1984). * = Weitere Angaben zur Herkunft sind in der Originalarbeit enthalten. BG = Botanischer Garten.

[A]Die in dieser Arbeit veröffentlichten Zahlen wurden in KOŽUHAROV & al. (1974) nochmals publiziert und ausführlich besprochen.

Nach Meinung von KOŽUHAROV & al. (1974) gibt es keinen Grund, die Zählung von MIMEUR (1950) anzuzweifeln. Das Auftreten von $x = 7$ als zweiter Basiszahl neben der Grundzahl $x = 5$ spricht nach Auffassung dieser Autoren gegen die Abtrennung von *B. distachyon* in eine eigene Gattung, die ja häufig mit der von $x = 7$ abweichenden Grundzahl begründet wird.

Auch TALAVERA (1978) hält $x = 5$ und $x = 7$ als verschiedene Grundzahlen von *B. distachyon* für wahrscheinlich. Er spricht die Vermutung aus, daß $x = 5$ die abgeleitete Zahl ist: "El número básico de la tribu y del género es $x = 7$" (S. 137). FERNANDES & QUEIRÓS (1969) halten dagegen $x = 5$ für die ursprüngliche Grundzahl der Gattung *Brachypodium*, von der sich alle anderen Zahlen durch Polyploidie und Aneuploidie abgeleitet haben sollen. Demnach wäre $2n = 18$ von *B. sylvaticum* eine hypotetraploide Zahl, $2n = 28$ hypohexaploid, und die $2n = 38$ von *B. mexicanum* hypooctoploid zu einer noch nicht nachgewiesenen octoploiden Form mit $2n = 40$. Es fällt allerdings schwer, sich vorzustellen, daß sich die ursprüngliche Basiszahl der Gattung gerade bei ihrem abgeleitetsten Vertreter erhalten hat, noch dazu in drei aufeinanderfolgenden Ploidiestufen. Unabhängig von der Diskussion der Basiszahlen wird deutlich, daß es von *B. distachyon* diploide, tetraploide und hexaploide Populationen gibt.

B. mexicanum

TATEOKA (1962a) stellt für *B. mexicanum* die Zahl $2n = 38$ fest, die auch später von REEDER (1967, 1971) mehrfach bestätigt wurde. Während sich diese Zahl auf keine der bekannten Grundzahlen zurückführen läßt, gibt die Zählung $2n = 42$ von KHAN (1984) einen Hinweis auf $x = 7$ als Basiszahl für *B. mexicanum*. Dies wäre neben *B. retusum* und *B. boissieri* eine weitere Art mit hexaploidem Chromosomensatz.

Tab. 25. — Veröffentlichte Chromosomenzahlen von *Brachypodium mexicanum*.

$2n$ =	Veröffentlichung	Herkunft
38	POHL & DAVIDSE (1971)	Mexiko *
	REEDER (1967)	Mexiko *
	REEDER (1971)	Mexiko *
	TATEOKA (1962a)	Mexiko *
42	KHAN (1984)	Mexiko *

Die Veröffentlichungen sind in alphabetischer Reihenfolge aufgeführt. * = Weitere Angaben zur Herkunft sind in der Originalarbeit enthalten.

1.7 VERBREITUNG DER GATTUNG BRACHYPODIUM

Die Gattung *Brachypodium* hat einen eurasiatischen Verbreitungsschwerpunkt mit Teilarealen in Mittelamerika und Afrika. Die meisten der Arten können aufgrund ihrer Verbreitung als typische Vertreter des paläarktischen Florenunterreichs bezeichnet werden (CLAYTON & COPE 1980). *B. sylvaticum* ist die am weitesten verbreitete Art, ihr Areal ist über weite Strecken mit dem Gattungsareal identisch (Abb. 13).

Die Nordgrenze der Verbreitung in Europa wird von *B. sylvaticum* und *B. pinnatum* gebildet. *B. retusum*, *B. phoenicoides* und *B. distachyon* bilden die Südgrenze mit Teilarealen in den nordafrikanischen Küstengebieten.

Das einjährige *B. distachyon* ist ein circummediterraner Vertreter der Gattung, der bis weit in den Vorderen Orient hinein vorkommt. Allerdings ist diese Art häufig verschleppt worden, so daß das Indigenat vieler Vorkommen aus den Grenzgebieten der Verbreitung zweifelhaft bleiben muß.

In Europa hat die Gattung *Brachypodium* ihr Verbreitungszentrum im Mittelmeergebiet (Abb. 14). Auffällig ist die Häufung der *Brachypodium*-Arten im submediterranen Bereich. Dies stimmt

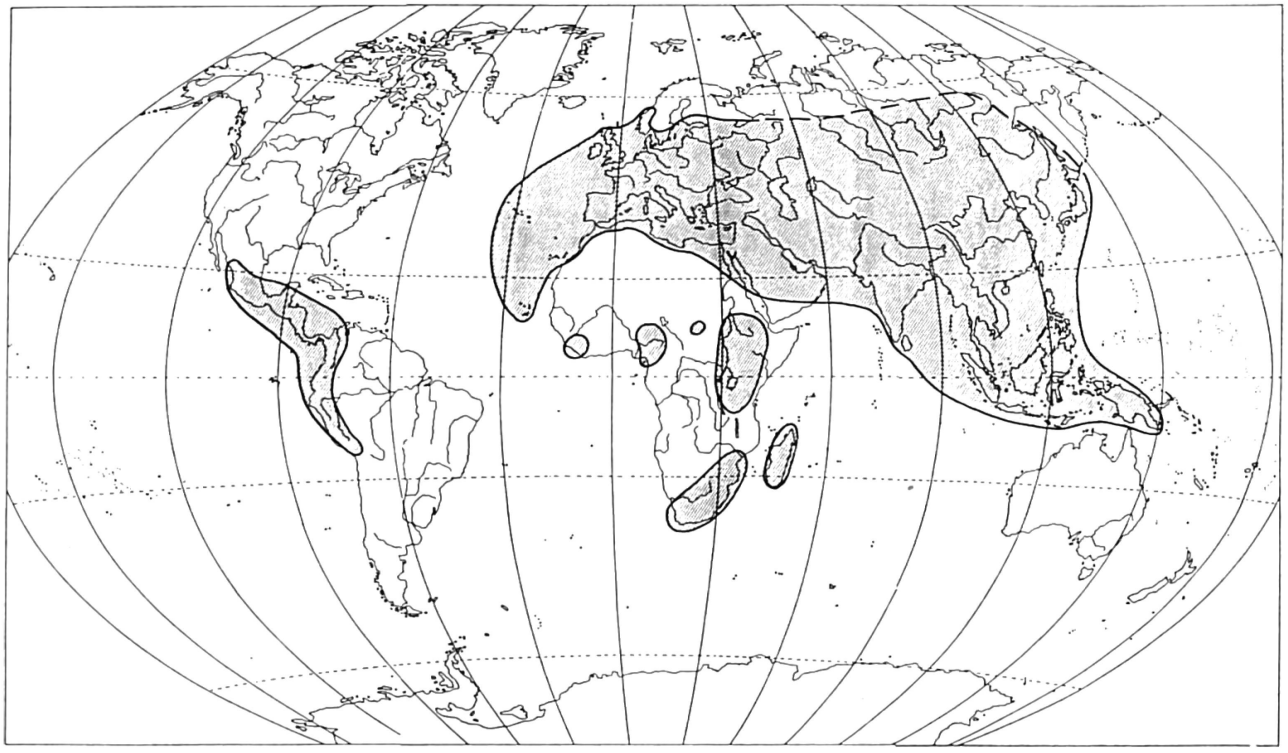
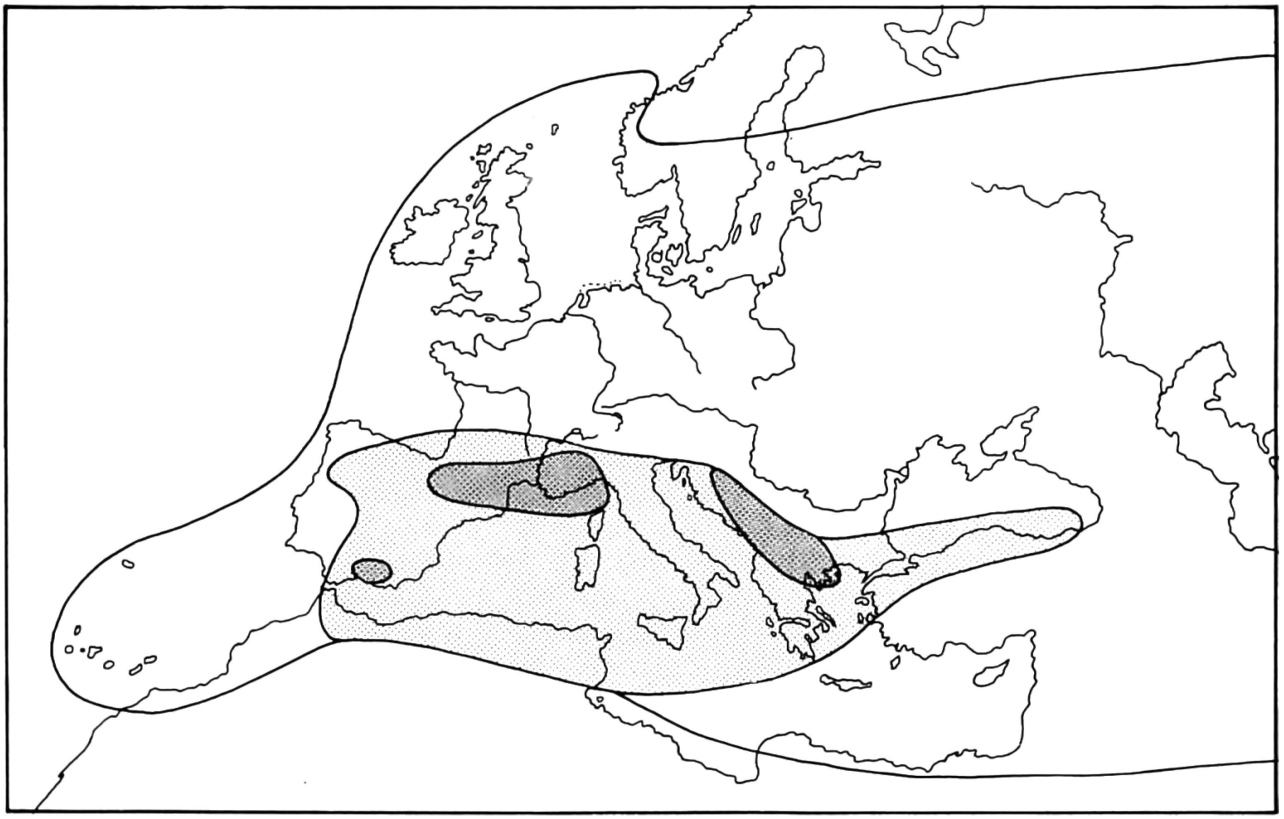


Abb. 13. — Verbreitung der Gattung *Brachypodium*. — Die Karte basiert auf eigenen Daten und auf Angaben in BENNETT (1980), CLAYTON (1970, 1972), HANSEN & SUNDING (1985), HOLTEN (1980), HULTÉN & FRIES (1986), MEUSEL & al. (1965), PERRING & WALTERS (1982), SCHIPPMANN (1988a), SCHOLZ & KÖNIG (1984), TATEOKA (1962b) und WICKENS (1976). Karten der Gattungsverbreitung auch in TATEOKA (1962b) und MAEKAWA (1964).

Abb. 14. — Artenzahlen der Gattung *Brachypodium* in Europa und dem Mittelmeergebiet. — Außenbereich: 1-3 Arten, hellgrau: 4 Arten, dunkelgrau: 5 Arten.
Die Gattung hat ihre höchste Artendichte im submediterranen Bereich am Nordrand des Mittelmeerbeckens. Im Südosten Spaniens liegt das Verbreitungsgebiet des Endemiten *B. boissieri*.



mit allgemeinen Erhebungen überein, die S. Pignatti (Rom) für die europäische Flora durchgeführt hat: Der größte Florenreichtum herrscht am nördlichen Rand des Mittelmeergebiets (Vortrag 6. OPTIMA-Kongress, Delphi, 15.IX.1989). Eine Erklärung hierfür ist in der klimatischen Gunst der submeridionalen Zone zu suchen, die warme Temperaturen mit ausreichendem Feuchtigkeitsangebot verbindet.

Sechs der acht europäischen Arten sind in der Westmediterraneis verbreitet *(B. distachyon, B. rupestre, B. phoenicoides, B. retusum, B. boissieri, B. sylvaticum).* Aus dem Vorkommen der beiden Endemiten im westlichen Mittelmeergebiet *(B. boissieri)* und auf den Kanarischen Inseln *(B. arbuscula)* darf allerdings nicht geschlossen werden, daß das Ursprungszentrum der Gattung in der Westmediterraneis lag. Die Kanarischen Inseln sind geologisch zu jung, um als Entfaltungszentrum infrage zu kommen. Weiter ist nicht geklärt, ob das kleine Areal von *B. boissieri* ein reliktäres, altes Vorkommen oder eine junge Entwicklung ist (zum Erklärungswert von Endemiten siehe CLAYTON 1981).

Einzelheiten der Verbreitung der europäischen *Brachypodium*-Arten werden im speziellen Teil besprochen (Kap. 2). In Tabelle 26 sind die *Brachypodium*-Taxa mit außereuropäischer Verbreitung aufgelistet. Eine endgültige taxonomische Bewertung dieser Sippen wird im Rahmen dieser Arbeit nicht vorgenommen.

Lateinamerika. — TATEOKA (1968) nennt zwei Arten für Mittel- und Südamerika, *B. mexicanum* und *B. pringlei*, die von Mexiko über die Gebirge Mittelamerikas und die nördlichen Anden südlich bis nach Bolivien vorkommen. *B. columbianum* wird von PILGER (1900) in die Nähe von *B. mexicanum* gestellt, das Gleiche gilt für *B. latifolium* und *B. subulatum* (FOURNIER 1886, POHL 1980), möglicherweise auch für *B. andinum*.

Ungeklärt ist die Frage, wie das Teilareal der Gattung in Mittelamerika entstanden ist. Hierfür können sowohl langsame Verschiebungen von Arealgrenzen im Verbande ganzer Pflanzengesellschaften als auch Transporte über weite Entfernungen über wenige Verbreitungsschritte verantwortlich gewesen sein (WEBERLING 1968).

Gräser sind durch fossile Nachweise bereits aus der ausgehenden Kreide, mit Sicherheit aus dem Alt-Tertiär belegt, aus einer Zeit, in der Alte und Neue Welt noch nicht so weit voneinander getrennt waren wie heute (GOULD 1968, CLAYTON 1975a, 1976, 1981). Es gibt verläßliche Hinweise darauf, daß zumindest im frühen Tertiär Wege des Diasporenaustauschs zwischen Eurasien und Amerika bestanden (CLAYTON 1981, CLAYTON & RENVOIZE 1986). TATEOKA (1968) nimmt an, daß die montane Flora von Mexiko und Guatemala sehr alt ist. Er weist auf den hohen Anteil an Endemiten unter den Gräsern Mittelamerikas hin (75,8%). Das Vorkommen von Arten in dieser Region mit ausgesprochen primitiver Merkmalsausprägung und wahrscheinlich hohem Alter wie *Metcalfia mexicana* und *Trisetum virletii* stützt diese Annahme. Die mittelamerikanischen Taxa von *Brachypodium* haben ihr heutiges Vorkommen in einer mesophytischen Vegetation, in der eine Reihe von Elementen der arktotertiären Flora auftritt ("microthermic grasslands" nach BURKART 1975). Es ist anzunehmen, daß die *Brachypodium*-Arten Mittelamerika sehr früh gemeinsam mit diesen arkto-tertiären Elementen erreicht haben (TATEOKA 1968). Gut vereinbar mit dieser Annahme ist das hohe Alter der Gattung *Brachypodium* (Kap. 1.8, S. 62 f).

Wenn man annimmt, daß *Brachypodium*-Arten Teil der arkto-tertiären Flora waren, die von Eurasien über Grönland und Neufundland nach Nordamerika reichte, besteht eine Möglichkeit der Entstehung des mittelamerikanischen Teilareals in der Abwanderung von Arten nach Süden als Reaktion auf Klimaverschlechterungen (CHANEY 1947, TATEOKA 1968, WEBERLING 1968). In diesem Fall müssen wir ein späteres Aussterben möglicher nordamerikanischer *Brachypodium*-Populationen annehmen, für deren früheres Vorhandensein es allerdings keinerlei Hinweise gibt.

Eine zweite Möglichkeit besteht in einem Austausch über den noch schmalen Mittelatlantik mit seinen in damaliger Zeit zahlreichen Inselgruppen (RAVEN 1972, RAVEN & AXELROD 1974). Nach CLAYTON (1981) betrug der Abstand zwischen den Kontinenten Afrika und Südamerika im Paläozän nur etwa 800 km. Diese Annahme steht mit dem Hinweis TATEOKAs (1968) in Einklang, daß die mittelamerikanische Gräserflora größere Beziehungen zu Südamerika als zu Nordamerika aufweist. Auch CLAYTON (1970) weist auf die große Ähnlichkeit von *B. mexicanum* mit *B. flexum* aus Afrika hin.

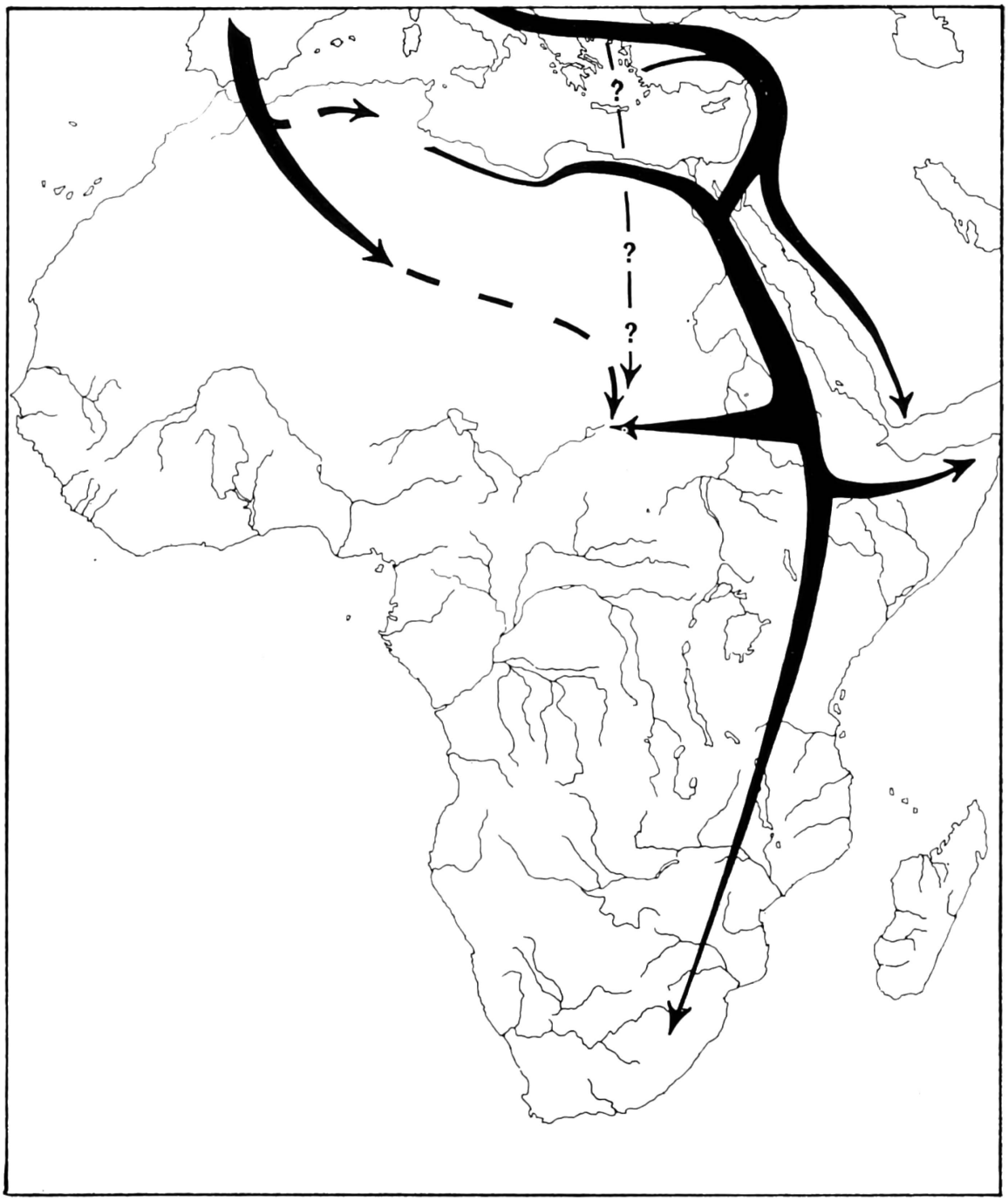


Abb. 15. — Wanderungswege der Pflanzen borealer Herkunft in Afrika (aus WICKENS 1976).
Auf diesen Wegen eingewanderte Populationen von *B. sylvaticum* können der Ausgangspunkt einer Radiation gewesen sein, die zu den heutigen, mit *B. sylvaticum* nahe verwandten Arten geführt hat. Vergleiche auch Abbildung 13, S. 49.

Tab. 26. — Namen und Verbreitungsgebiete der nichteuropäischen Taxa der Gattung *Brachypodium*

Taxon	Vorkommen	Literatur
Lateinamerika		
B. andinum Hackel ex Sodiro	Ecuador	fide CHASE & NILES (1962)
B. columbianum Pilger	Kolumbien	PILGER (1900)
B. latifolium E. Fournier	Mexiko	FOURNIER (1886), POHL (1980)
B. mexicanum (Roem. (Schult.) Link	Mexiko	LINK (1827), POHL (1980)
B. pringlei Scribner ex Beal	Mexiko	BEAL (1896)
B. subulatum E. Fournier	Mexiko	FOURNIER (1886), POHL (1980)
Afrika		
B. bolusii Stapf	Südafrika	THISELTON-DYER (1897-1900)
B. diaphanum (Steud.) Cufodontis	Äthhiopien	CUFODONTIS (1968): von *B. flexum* abgegrenzt, ähnlich *B. sylvaticum*
B. flexum Nees	Süd- und Ostafrika	NEES VON ESENBECK (1841)
B. fontanesii Nees ex J. D. Hooker	Südafrika	HOOKER (1896-1897)
B. fontanesianum Nees	Südafrika	NEES VON ESENBECK (1841)
B. humbertianum Camus	Madagaskar	CAMUS (1955): ähnlich *B. bolusii*
B. madagascariense Camus & Perrier	Madagaskar	CAMUS (1922)
B. perrieri Camus	Madagaskar	CAMUS (1922): verglichen mit *B. bolusii*
B. pubescens K. Schum. ex Engler	Ostafrika	Ind. Kew.: = *Bromus russoriensis*
B. quartinianum (A. Rich.) Hack. ex Engl.	Äthiopien	ENGLER (1892): verwandt mit *B. flexum*
B. schimperi (Hochstetter) Chiovenda	Äthiopien	CHIOVENDA (1919)
B. schumannianum Pilger	Tansania	FRIES & FRIES (1927)

Asien		
B. chinense S. L. Moore	China, Kiukiang	MOORE (1875)
B. ciliare (Trin.) Maximowicz	China	MAXIMOWICZ (1879): incl. *B. chinense;* ähnlich *B. japonicum;* CHASE & NILES (1962): = *Agropyron*
B. durum Keng	China, Kansu	Y. KENG (1941)
B. formosanum Hayata	Taiwan	HAYATA (1918): ähnlich *B. sylvaticum*
B. hayatanum Honda	Taiwan	HONDA (1936): incl. *B. formosanum,* ähnlich *B. sylvaticum*
B. involutum Buse	Java	MIQUEL (1851-1854), JANSEN (1953)
B. japonicum Miquel	Japan	MIQUEL (1866); CHASE (1950): = *Agropyron semicostatum* (STEUD.) NEES
B. kawakamii Hayata	Taiwan	HAYATA (1907)
B. kelungense Honda	Taiwan	HONDA (1936): incl. *B. miserum*
B. longearistatum Boissier	Iran	BOISSIER (1846); HOOKER (1896-97): = *Agropyron*
B. longisetum Hitchcock	Neu-Guinea	HITCHCOCK (1936); VELDKAMP & VAN SCHEINDELEN (1989): = *Elymus*
B. manshuricum Kitagawa	China	KITAGAWA (1933); KITAGAWA (1979): ähnlich *B. sylvaticum*
B. pratense Keng	China	Y. KENG (1957), P. C. KENG (1982)
B. pubifolium Hitchcock	Neu-Guinea	HITCHCOCK (1936), JANSEN (1953)
B. schrenkianum (Fisch. & Mey.) Ledeb.	Sibirien	LEDEBOUR (1852-1853): mit Gattung *Catapodium* verglichen; SCHRENK (1845)
B. sylvaticum var. *breviglume* Keng	China	Y. KENG (1957), P. C. KENG (1982)
B. sylvaticum var *gracile* (Weigel) Keng	China	Y. KENG (1941)
B. sylvaticum subsp. *kurilense* Probatova	Kurilen	PROBATOVA & SOKOLOVSKAYA (1982)
B. sylvaticum subsp. *luzoniense* Hackel	Malaysia, Himalaya	HACKEL (1906)
B. syl. var. *miserum* (Thunb.) Koidzumi	Japan	KOIDZUMI (1925, 1930)
B. syl. var. *pseudo-distachyon* J. D. Hook.	Indien, Malaysia	HOOKER (1896-1897)
B. tartaricum Munro ex Aitchison	Afghanistan	AITCHISON (1880)
B. wattii C. B. Clarke	Indien	CLARKE (1889)

Gegen die dritte Möglichkeit einer Zuwanderung aus Ostasien spricht die Tatsache, daß Asien und Noramerika im Alt-Tertiär noch sehr viel weiter voneinander entfernt waren als heute. Dieser Besiedelungsweg gewann erst im jüngeren Tertiär an Bedeutung für die Florenwanderungen (RAVEN 1972).

Atlantische Inseln. — Auch auf den mittelatlantischen Inseln ist *B. sylvaticum* die am weitesten verbreitete Art. Sie kommt auf den Kapverdischen und Kanarischen Inseln, den Azoren und Madeira vor (SCHIPPMANN 1988a). *B. distachyon* tritt auf den Kanarischen und Kapverdischen Inseln auf. Der Kanaren-Endemit *B. arbuscula* ist auf Gomera, Hierro und Teneriffa beschränkt.

Afrika. — Drei der in Europa verbreiteten Arten finden sich mit schmalen Teilarealen an der nordafrikanischen Küste (*B. retusum, B. phoenicoides* und *B. distachyon*).

Die aus Afrika beschriebenen Arten beschränken sich auf die Kapprovinz *(B. bolusii, B. flexum)* und die Gebirge des tropischen Afrikas *(B. flexum, B. diaphanum, B. quartinianum, B. schimperi, B. schumannianum)*. Hinzu kommen drei aus Madagaskar beschriebene Arten: *B. madagascariense*, *B. perrieri*, *B. humbertianum*. Alle afrikanischen und madegassischen Arten sind eng miteinander verwandt und ähneln *B. sylvaticum* (CLAYTON 1970, 1972). Die beiden aus Südafrika beschriebenen Arten *B. fontanesii* und *B. fontanesianum* wurden bereits von HOOKER (1896-1897) in die Synonymie von *B. sylvaticum* gestellt. Von WICKENS (1976) wird *B. sylvaticum* als "boreales Element" für die Gebirge des Jebel Marra angegeben. Wickens nimmt an, daß die in der Gebirgsflora auftretenden Arten paläarktischen Ursprungs, zu denen *B. sylvaticum* gehört, Ostafrika entlang einer Besiedelungsroute von Südosteuropa über Südwestasien parallel zum Roten Meer erreicht haben. Eine Zuwanderung aus Westeuropa über eine Trans-Sahara-Verbindung hält er für weniger wahrscheinlich (Abb. 15). Zu ähnlichen Ergebnissen kommt CLAYTON (1976), der diese Arten zum "mountain element" des "palaearctic subkingdom" rechnet. Allerdings versteht Clayton die heutige Zusammensetzung der Gebirgsflora nicht als das direkte Ergebnis der Einwanderung von Arten. Die komplexe geomorphologische Geschichte des afrikanischen Kontinents bot mit den Resten des Gondwana-Kontinents und den jungen vulkanischen Bildungen vielfältige Gelegenheit zu Neubesiedelungen, Arealverschiebungen und eigener adaptiver Radiation, in deren Verlauf sich auch die *B. sylvaticum* nahestehenden Taxa der Gattung *Brachypodium* entwickelt haben.

Asien. — Von den europäischen Arten kommen *B. sylvaticum*, *B. pinnatum* und *B. distachyon* auch in Asien vor. Das Areal von *B. distachyon* erstreckt sich östlich bis Nordwestindien. Die östlichsten Arealteile von *B. pinnatum* liegen in Ostsibirien.

B. sylvaticum ist in Eurasien weit verbreitet und kommt von Europa bis Japan, südlich bis Sri Lanka und Indonesien vor. Aus Asien sind mehrere infraspezifische Taxa von *B. sylvaticum* beschrieben worden *(B. sylvaticum* subsp. *luzoniense*, var. *breviglume*, var. *gracile* und var. *pseudo-distachyon)*, oder in der Folgezeit als solche bewertet worden *(B. involutum, B. pubifolium, B. wattii)*. Nach VELDKAMP & VAN SCHEINDELEN (1989) lassen sich in Südostasien nur 2 Sippen unterscheiden: *B. sylvaticum* var. *pseudo-distachyon* und var. *pubifolium*. *B. longisetum* aus Neu-Guinea wird neuerdings zu *Elymus* gestellt (VELDKAMP & VAN SCHEINDELEN 1989).

1.8 DIE GATTUNG BRACHYPODIUM IM SYSTEM DER GRAMINEEN

1.8.1 Tribenabgrenzungen in der Vergangenheit

Die meisten Arten, die heute zur Gattung *Brachypodium* gerechnet werden, waren ursprünglich in drei verschiedenen Gattungen untergebracht, da ihre Gemeinsamkeiten zunächst nicht erkannt wurden: *Bromus pinnatus* Linné (1753), *B. distachyos* Linné (1756), *B. retusus* Persoon (1805), *B. rupestris* Host (1809), *Festuca sylvatica* Hudson (1762), *F. phoenicoides* Linné (1767) und *Triticum obtusifolium* Boissier (1838).

LINNÉ (1754) bezeichnete im Gegensatz zu *Festuca* alle Sippen als *Bromus*, deren Deckspelzen unterhalb der Spitze begrannt sind (HARZ 1880-1882). *Brachypodium pinnatum* und *B. distachyon*

besitzen wie auch *B. phoenicoides* aus der Spitze begrannte Deckspelzen, sie sind daher bereits nach Linnés eigener Diagnose in der Gattung *Bromus* falsch untergebracht.

Die meisten Arten erfuhren nach ihrer Erstbeschreibung Umkombinationen in die verschiedenen Nachbargattungen[11]. Erst 1812, fast 60 Jahre nach Linnés "Species plantarum", stellte PALISOT DE BEAUVOIS in seinem "Essai d'une nouvelle agrostographie" die Gattung *Brachypodium* auf und überführte 31 Arten in diese neue Gattung[12]. Darunter befanden sich bereits fünf der heute anerkannten Arten: *Brachypodium distachyon, B. pinnatum, B. retusum, B. sylvaticum* und *B. phoenicoides*. Die 26 restlichen Taxa sind entweder Synonyme dieser Arten oder werden heute zu anderen Gattungen gestellt.

Im Gegensatz zu Linnés künstlichem System versuchte Palisot de Beauvois, ein natürliches System der Gräser zu entwerfen. Er gliederte die Gruppe in Familien, Ordnungen, Triben, Cohorten und Sektionen. Diese Einheiten sind numeriert und tragen keine Namen. Die Gattung *Brachypodium* stellte er zusammen mit *Festuca, Lolium, Agropyron, Triticum, Aegilops, Secale* und *Elymus* in eine Tribus, während die Gattung *Bromus* einer anderen Tribus zugeordnet wurde.

Die Gattung *Brachypodium* wurde nach 1812 rasch von anderen Autoren aufgenommen. Aufgrund der ungewöhnlichen Merkmalskombination wurden allerdings kontroverse Ansichten über ihre Stellung im System der Gramineen vorgebracht. Zur Klärung der systematischen Stellung der Gattung ist es hilfreich aufzuzeigen, wie sich das Verständnis der Gattung in den vergangenen 200 Jahren entwickelt hat. Rückblickend lassen sich drei konkurrierende Auffassungen unterscheiden (Tab. 27): Von manchen Autoren wird *Brachypodium* in eine eigene Tribus gestellt, von anderen mit *Agropyron* und *Elymus* in der Tribus Triticeae zusammengefaßt, besonders im letzten Jahrhundert wurde häufig eine Zuordnung zu den *Poeae* vertreten.

DUMORTIER (1824) gliedert seine "series Scobiflorae" in eine Reihe von Triben und stellt die Gattung *Brachypodium* zu den Triticeae in die Nähe von *Agropyron* und *Elymus* (Tab. 28).

HARZ (1880-1882: 2) kritisiert die unbefriedigende Abgrenzung im Bereich der Gattungen *Bromus, Festuca, Brachypodium* und *Triticum:* "Einzelnen Species war es [...] vorbehalten, in beständiger Wanderung bald diesem, bald jenem Genus beigezählt zu werden." Seines Erachtens wird eine endgültige Gliederung durch die Betrachtung der "Structurverhältnisse im Innern der Samen" möglich. Wichtig ist zum einen der Aufbau der äußersten Schicht des Nucellus: "Während [...] die Ueberreste des Eikerngewebes, die Eikernoberhaut, sonst nur eine sehr geringe, wenig auffallende Dicke erlangen, fand ich dieselbe bei allen echten Arten von *Bromus, Ceratochloa* und *Brachypodium* von ungewöhnlicher Entwicklung, indem deren Querdurchmesser 40 bis 60 Mikr. beträgt, während bei den Früchten aller übrigen Gräser ihre Mächtigkeit meist nur wenige Mikrmm. aufweist" (S. 12). Hinzu kommt als zweites Merkmal, daß diese drei Gattungen immer einfache Stärkekörner aufweisen. Hierauf gründet sich im wesentlichen die neue Tribus Brachypodieae C. O. Harz.

Harz entwirft ein System der Gramineen auf der Grundlage des Baus der Stärkekörner. Die Triben Hordeaceae und Brachypodieae haben einfache Stärkekörner, in den Triben Festuceae und Loliaceae sind sie zusammengesetzt (Tab. 29).

BENTHAM (1881) stellt *Brachypodium* und *Bromus* neben *Festuca* in die Tribus Festuceae und begründet dies damit, daß bei diesen Gattungen die Frucht der Vorspelze anhängt, schränkt dieses Merkmal aber im Nachsatz als nicht konstant in seiner Gültigkeit ein (Tab. 30). *Brachypodium* nimmt seines Erachtens eine vermittelnde Stellung zwischen *Festuca* und *Agropyron* ein: "The spikelets are those of the former though usually longer, and the simple spicate inflorescense is that of *Agropyrum,* except for the rhachis is not articulate [...] and the spikelets are not so closely sessile, usually few and distant" (S. 129). In Ihrem Werk "Genera plantarum" vertreten BENTHAM & HOOKER (1883) dieselbe Ansicht. Sie stellen *Brachypodium* an den Schluß der Subtribus Festuceae und betonen deren Übergangsstellung zwischen Festuceae und Hordeae: "[*Brachypodium*] genus Festucam cum Agropyro arcte connectit" (S. 1202).

---

[11]Als Beispiel sei auf *B. pinnatum* verwiesen (s. S. 150): Die Art wurde nacheinander in die Gattungen *Bromus, Triticum, Festuca* und *Tragus* gestellt, bevor sie ihren Platz in der Gattung *Brachypodium* fand.

[12]Es ist in diesem mit vielen Fehlern und Unstimmigkeiten behafteten Werk oft schwer, die taxonomische Bedeutung und den nomenklatorischen Rang der Neukombinationen zu erfassen. Auf diesen Problemkreis wird in Kapitel 2.1.1 und Tabelle 58 (S. 88-90) eingegangen.

Tab. 27. — Stellung der Gattung *Brachypodium* im System der Gramineen. In der vorliegenden Arbeit wird die Gattung *Brachypodium* in die monotypische Tribus Brachypodieae gestellt (C.2).

A.1	als Gattung der Tribus Festuceae (= Poeae)	BLUFF, NEES & SCHAUER (1836) BENTHAM (1881) BENTHAM & HOOKER (1883) PRAT (1960) STEBBINS & CRAMPTON (1961) GOULD (1968)
A.2	in einer eigenen Subtribus der Tribus Festuceae (= Poeae)	HACKEL (1887) ROUY (1913) AVDULOV (1931) PILGER (1954) MAIRE & WEILLER (1955) TATEOKA (1957) POTZTAL (1964)
B.	als Gattung der Tribus Triticeae	DUMORTIER (1824) ASCHERSON & GRAEBNER (1898-1902) NEVSKI (1934) HILU & WRIGHT (1982) CLAYTON & RENVOIZE (1986)
C.1	in einer eigenen Tribus inclusive *Bromus*	HARZ (1880-1882) HAYEK (1925) SMITH (1969)
C.2	in einer eigenen Tribus exclusive *Bromus*	JACQUES-FÉLIX (1962) TZVELEV (1976) SMITH (1980) CONERT (1983)

Tab. 28. — Stellung der Gattung *Brachypodium* nach DUMORTIER (1824).

supragenerische Taxa (Auswahl)	eingeschlossene Gattungen (Auswahl)
series Scobiflorae	
trib. Triticeae	**Brachypodium,** *Hordeum, Elymus, Lolium, Secale, Agropyron, Triticum, Aegilops*
trib. Festuceae	*Vulpia, Festuca, Schedonurus*
trib. Poaceae	*Glyceria, Poa, Briza*
trib. Bromaceae	*Koeleria, Dactylis, Bromus*

Tab. 29. — Stellung der Gattung *Brachypodium* nach HARZ (1880-1882).

supragenerische Taxa (Auswahl)	eingeschlossene Gattungen (Auswahl)
series Frumentaceae Harz	
trib. Hordeaceae Kunth	*Hordeum, Triticum, Agropyron, Elymus*
trib. Brachypodieae Harz	**Brachypodium,**, *Ceratochloa, Bromus*
series Phragmitiformes Harz	
trib. Festuceae Kunth	*Festuca*
trib. Loliaceae Jessen	*Lolium*

Tab. 30. — Stellung der Gattung *Brachypodium* nach BENTHAM (1881).

supragenerische Taxa (Auswahl)	eingeschlossene Gattungen (Auswahl)
trib. Festuceae	
subtrib. Eufestuceae	**Brachypodium**, *Dactylis, Festuca, Bromus*
trib. Hordeae	
subtrib. Triticeae	*Triticum, Agropyrum, Lolium, Secale*
subtrib. Elymeae	*Hordeum, Elymus*

Die von HACKEL (1887) in Engler & Prantls "Natürlichen Pflanzenfamilien" für *Brachypodium* vorgeschlagene Gliederung ist eine Weiterentwicklung des Benthamschen Systems, die lange Bestand hatte (Tab. 31). Hackel spricht sich für eine Abtrennung von *Bromus* und *Brachypodium* von der Subtribus Eufestuceae aus und faßt sie in der Subtribus Brachypodieae zusammen, für die er folgende Diagnose gibt: "[Ährchen] wie bei den Eufestuceae, aber die Stärkekörner einfach, rundlich, und die äußerste Zellschicht des Nucellus, welche bei den meisten Gr.[äsern] zur Fruchtzeit verschwindet, zu einer mächtigen, dickwandigen Zellenlage entwickelt" (S. 75).

Tab. 31. — Stellung der Gattung *Brachypodium* nach HACKEL (1887).

supragenerische Taxa (Auswahl)	eingeschlossene Gattungen (Auswahl)
trib. Festuceae	
subtrib. Eufestuceae	*Briza, Schismus, Dactylis, Festuca, Poa, Glyceria*
subtrib. Brachypodieae	**Brachypodium**, *Megalachne, Boissiera, Bromus*
trib. Hordeae	
subtrib. Lolieae	*Lolium*
subtrib. Triticeae	*Agropyrum, Triticum*
subtrib. Elymeae	*Hordeum, Elymus*

ASCHERSON & GRAEBNER (1899-1902) betonen die nahe Verwandtschaft von *Brachypodium* mit *Triticum* subgen. *Agropyron,* ohne die Verwandtschaft mit *Bromus* (Tribus Festuceae) ganz abzustreiten. Sie bezeichnen *Brachypodium* salomonisch als "ein in der Tracht sehr gut geschiedenes Mittelglied zwischen den Hordeae und Festuceae" (S. 631). Die Gattungen *Triticum, Agropyron* und *Elymus* wurden von den Autoren zur Großgattung *Triticum* zusammengezogen und mit *Brachypodium* in der Subtribus Hordeinae vereinigt (Tab. 32). Die von Ascherson & Graebner vorgeschlagenen Gliederung geht auf die "Übersicht des natürlichen Systems" zurück, die BRAUN (1864) niedergelegt hat.

Tab. 32. — Stellung der Gattung *Brachypodium* nach ASCHERSON & GRAEBNER (1899-1902).

supragenerische Taxa (Auswahl)	eingeschlossene Gattungen (Auswahl)
trib. Festuceae	
subtrib. Festucinae	*Briza, Glyceria, Festuca*
subtrib. Brominae	*Bromus, Boissiera, Megalachne*
trib. Hordeae	
subtrib. Hordeinae	**Brachypodium**, *Triticum* (mit subgen. *Agropyrum*)
subtrib. Loliinae	*Lolium*

ROUY (1913) stellt *Brachypodium* zwar in die monotypische Subtribus Brachypodieae, beläßt diese aber innerhalb der Festuceae, wo auch *Bromus* und *Festuca* in getrennten Subtriben untergebracht sind (Tab. 33).

HAYEK (1925) setzt sich kritisch mit der Hackelschen Gliederung auseinander und nimmt das Harzsche System wieder auf, ohne sich konkret auf diese Arbeit zu beziehen (Tab. 34). Er kritisiert, daß im Bereich der Tribus Hordeae und Triticeae "mancherlei Unzusammengehöriges zusammen-

Tab. 33. — Stellung der Gattung *Brachypodium* nach ROUY (1913).

supragenerische Taxa (Auswahl)	eingeschlossene Gattungen (Auswahl)
subordo Festucineae Rouy	
trib. Festuceae Bentham	
subtrib. Glycerieae Rouy	*Festuca, Molinia, Briza*
subtrib. Poeae Rouy	*Bromus, Poa, Dactylis, Scleropoa*
subtrib. Brachypodieae Rouy	nur ***Brachypodium***
subordo Secalineae Rouy	
trib. Lolieae Rouy	*Lolium, Secale, Triticum, Agropyron*
subordo Hordeineae Rouy	
trib. Hordeaceae Godron	*Hordeum, Elymus*

geworfen wurde" (S. 251). Seiner Meinung nach wurde der Bau der Stärkekörner als Merkmal zur Tribenumgrenzung zu wenig beachtet.

Tab. 34. — Stellung der Gattung *Brachypodium* nach HAYEK (1925).

supragenerische Taxa (Auswahl)	eingeschlossene Gattungen (Auswahl)
trib. Brachypodieae	***Brachypodium***, *Bromus*
trib. Triticeae	*Hordeum, Triticum, Agropyron, Elymus*
trib. Festuceae	*Festuca*
trib. Lolieae	*Lolium*

In der Tribus Hordeae im Sinne Hackels haben neben anderen *Lolium* und *Nardus* zusammengesetzte Stärkekörner. Einfache Stärkekörner haben dagegen alle mit *Triticum* verwandten Gattungen: *Agropyron, Aegilops, Elymus* und *Hordeum*. Hayek schlägt daher eine Aufspaltung in die Triben Lolieae und Triticeae vor. Die Festuceae haben immer zusammengesetzte Stärkekörner außer *Bromus* und *Brachypodium*. Hayek bezweifelt die von Hackel behauptete enge Verwandtschaft zwischen *Festuca* und *Bromus*. Er hält beide Gattungen für wenig spezialisiert und daher merkmalsarm. Den trennenden Merkmalen wie der unterschiedlichen Insertion der Narben und dem Bau der Stärkekörner komme daher besondere Bedeutung zu. Für Hayek ist die Aufspaltung in Festuceae und Brachypodieae auch deshalb gerechtfertigt, weil sich dadurch klare Beziehungen zu den beiden anderen Triben ergeben: Triticeae und Brachypodieae haben beide einfache Stärkekörner, in den Triben Festuceae und Lolieae sind sie zusammengesetzt; letztere sind zudem durch Gattungsbastarde verbunden.

AVDULOV (1931) bildet innerhalb der alten Hackelschen Tribus Festuceae drei karyosystematische Gruppen, je nach der Chromosomengröße, Grundzahl und Blattanatomie. Er behauptet, daß die einfachen Stärkekörner von *Bromus* (und den Hordeae) in der Ontogenese aus zusammen-

Tab. 35. — Stellung der Gattung *Brachypodium* nach AVDULOV (1931).

supragenerische Taxa	Diagnosen und Gattungen (Auswahl)
trib. Festuceae	
Gruppe 1	Chromosomen groß, $x = 7$, Blattanatomie Typ II, 1. Laubblatt lineal oder pfriemenfömig, Stärkekörner zusammengesetzt; *Bromus, Festuca, Glyceria, Dactylis, Poa*
Gruppe 2	Chromosomen klein, $x = 10$, Blattanatomie Typ I, 1. Laubblatt lanzettlich, diese Gruppe besser zu den Sacchariferae; nur *Diplachne, Eragrostis*
Gruppe 3	Chromosomen klein, $x = 12$, Blattanatomie Typ II; *Centotheca, Phragmites, Arundo* (hierher auch *Oryza, Ehrharta* und *Stipa* von außerhalb der Festuceae), mit Vorbehalt: ***Brachypodium***

gesetzten Körnern entstehen, so daß dies nicht als Unterschied zwischen den Gruppen gewertet werden darf. *Bromus* stellt er daher zusammen mit *Festuca, Poa, Dactylis* und anderen Gattungen in die erste der oben erwähnten Gruppen. Avdulov bezweifelt die Verwandtschaft von *Brachypodium* mit den Festuceae oder Hordeae. Er weist auf Ähnlichkeiten mit den Gattungen hin, die zu seiner Gruppe 3 gehören *(Oryza, Ehrharta, Stipa, Centotheca, Phragmites* und *Arundo).* Daß *Brachypodium* in seiner Chromosomengrundzahl von dieser Gruppe abweicht, hat für ihn nur zweitrangige Bedeutung (Tab. 35).

Diese Einschätzung wird durch die Ergebnisse gestützt, die GROB (1896) erarbeitet hatte. Grob stellte bei seinen blattanatomischen Untersuchungen fest, daß *Brachypodium* Kieselzelltypen besitzt, die schwerpunktmäßig bei tropischen und subtropischen Arten der Paniceen und Andropogoneen auftreten (Hantel- und Knotenzellen).

Ähnliches ergeben auch die Untersuchungen von CUGNAC (1931). Er unterteilt die Gräser in zwei Gruppen, je nachdem ob sie Fructosane besitzen ("graminées lévulifères") oder nicht ("graminées saccharifères"). Während die erste Gruppe vor allem von Arten der Unterfamilie Pooideae gebildet wird, stehen *B. pinnatum* und *B. sylvaticum* (zusammen mit *Phragmites-, Arundo-, Molinia-, Cynodon-* und *Spartina*-Arten) in der zweiten Gruppe und zeigen so eine Ähnlichkeit zu Arundineen und Chlorideen. CUGNAC (1931) weist auf eine Besonderheit von *Bromus* hin: Der Samenreifungsprozeß ist verzögert, das Nährgewebe bleibt sehr lange flüssig und wandelt sich erst zuletzt in feste Stärkekörner um.

PILGER (1954) schließt sich dem Konzept von HACKEL (1887) an und stellt *Bromus* und *Brachypodium* in einer eigenen Subtribus Brominae zu den Festuceae (Tab. 36). Als diagnostische Kriterien dieser Subtribus nennt er die einfachen Stärkekörner, die am Rücken gerundeten Deckspelzen, den am Gipfel des Fruchtknotens oder wenig darunter entspringenden Griffel und die stark verdickte Außenschicht des Nucellus in der Frucht.

Tab. 36. — Stellung der Gattung *Brachypodium* nach PILGER (1954).

supragenerische Taxa (Auswahl)	eingeschlossene Gattungen (Auswahl)
trib. Festuceae	
subtrib. Festucinae	*Cynosurus, Briza, Festuca, Nardurus, Dactylis*
subtrib. Loliinae	nur *Lolium*
subtrib. Brominae	**Brachypodium**, *Bromus*
trib. Triticeae	
subtrib. Eutriticinae	*Hordeum, Leymus, Agropyron, Triticum, Elymus*

MAIRE & WEILLER (1955) teilen die Subtribus Festucinae in sogenannte Gattungsgruppen auf ("groupes des genres"), für die kein taxonomischer Rang angegeben ist (Tab. 37). Die Brachypodiastreae, die nur die Gattung *Brachypodium* enthalten und von den ebenfalls monotypischen Bromastrae abgetrennt werden, bezeichnen die Autoren als "groupe de transition aux Hordeae" (S. 266).

Tab. 37. — Stellung der Gattung *Brachypodium* nach MAIRE & WEILLER (1955).

supragenerische Taxa (Auswahl)	eingeschlossene Gattungen (Auswahl)
trib. Festuceae	
subtrib. Festucinae	
Gruppe Bromastrae	nur *Bromus*
Gruppe Brachypodiastrae	nur **Brachypodium**
Gruppe Festucastrae	*Briza, Glyceria, Festuca*
subtrib. Loliinae	*Lolium*
trib. Hordeae	
subtrib. Triticinae	*Agropyron, Secale, Triticum*
subtrib. Hordeinae	*Hordeum, Elymus*

TATEOKA (1957) geht in seinem Entwurf eines "neuen phylogenetischen Systems der Poaceae" ausführlich auf die problematische Stellung der Gattung *Brachypodium* ein: Er kritisiert AVDULOV (1931), der die Gattung aufgrund der kleinen Chromosomen und der Grundzahl $x = 7$ zu den "Poatae-Phragmitiformes" gestellt hatte. Seiner Meinung nach rechtfertigen Merkmale aus dem morphologisch-anatomischen Bereich die Stellung zu den Festuceae, die karyologischen Übereinstimmungen deutet er als alte Relikte: "[...] its chromosome configuration should have been derived from some ancestral chromosome type which resembled that of the typical festucoid genera" (S. 276). Tateoka stellt *Bromus* und *Brachypodium* in zwei verschiedene Subtriben und macht damit die isolierte Stellung dieser Gattungen deutlich (Tab. 38).

Tab. 38. — Stellung der Gattung *Brachypodium* nach TATEOKA (1957).

supragenerische Taxa (Auswahl)	eingeschlossene Gattungen (Auswahl)
trib. Festuceae	
subtrib. Festucinae	*Festuca, Briza, Dactylis, Poa, Lolium*
subtrib. Brominae	*Bromus*
subtrib. Brachypodiinae	***Brachypodium***
trib. Triticeae	*Agropyron, Elymus, Triticum, Hordeum*

SMITH (1969) verglich in einer breit angelegten Untersuchung unter anderem die serologische Reaktion von *B. distachyon* und *B. sylvaticum* auf Antiseren von *Bromus-*, *Festuca-* und *Triticum-*Arten und stellt eine isolierte Stellung der Gattung fest: "*Brachypodium* species produce no precipitation with these antisera and so must be regarded as serologically very distinct from all the species used to raise antisera" (S. 604). Zu ähnlichen Schlußfolgerungen führten die Untersuchungen von SEMIKHOV & al. (1987). Die Autoren erklären das Fehlen der Prolamin-Fraktion in den Samenproteinen von *B. sylvaticum* mit dem hohen Alter der Gattung, die sich offenbar schon vor der Entstehung der spezialisierten Prolamin-Proteine von den verwandten Gattungen getrennt hat. In dieses Bild passen auch die Ergebnisse von MAC LEOD & MC CORQUODALE (1958), die lösliche Zucker in Früchten verschiedener Grasarten verglichen und feststellten, daß *Bromus* und *Brachypodium* sehr unterschiedliche Zuckerformen enthalten.

SMITH (1969) wiederholt die von HUBBARD (1948) geäußerte Hypothese, daß die auf recht unspezialisierten Charakteren beruhenden Ähnlichkeiten zwischen *Brachypodium* und *Bromus* das Produkt einer konvergenten Entwicklung sind. Beide können seines Erachtens als stammesgeschichtlich alte Gruppen angesehen werden. *Brachypodium* mit seinem disjunkten Areal und seinen drei Chromosomengrundzahlen könnte als Relikt einer früher weiter verbreiteten Gruppe angesehen werden.

Auch in der Flora Europaea (SMITH 1980) wird der isolierten Stellung von *Bromus* und *Brachypodium* Rechnung getragen: Beide Gattungen werden in monotypische Triben gestellt (Tab. 39).

Tab. 39. — Stellung der Gattung *Brachypodium* nach SMITH (1980).

supragenerische Taxa (Auswahl)	eingeschlossene Gattungen (Auswahl)
trib. Brachypodieae C. O. Harz	nur ***Brachypodium***
trib. Bromeae Dum.	nur *Bromus*
trib. Poeae	*Festuca, Poa*
trib. Triticeae Dum.	*Festucopsis, Leymus, Elymus, Agropyron, Triticum*

STEBBINS (1981) weist auf die isolierte Stellung sowohl von *Bromus* als auch *Brachypodium* hin, die beide zwischen den Triticeae und Poeae vermitteln. Als Erklärung nimmt er an, daß beide Gattungen zu einer Zeit entstanden sind, als sich die Triticeae und Poeae gerade bildeten, und daß *Bromus, Brachypodium*, die Triticeae und Poeae seither eine getrennte Entwicklung genommen haben, ausgehend von einem gemeinsamen Vorfahren.

In der von HILU & WRIGHT (1982) durchgeführten Clusteranalyse wurden 215 Grasgattungen in 85 morphologischen und mikroskopischen Merkmalen verglichen. Die Ergebnisse entspre-

chen weitgehend der modernen Einteilung der Familie in Unterfamilien. Klare Tribus-Grenzen werden in dem Dendrogramm aber nicht deutlich erkennbar. "This was not unexpected, since agrostologists traditionally defined their tribes by emphazising a very little number of characters" (S. 13). In der Unterfamilie Festucoideae (= Pooideae) führt das Dendrogramm der Clusteranalyse zu Subclustern, die teilweise den traditionellen Triben entsprechen (Tab. 40). Im Bereich der Triticeae zeigt die Clusteranalyse, daß die Gattung *Brachypodium* viele Übereinstimmungen mit den Gattungen *Agropyron, Triticum* und *Elymus* besitzt und daher nach Meinung der Autoren in die Tribus Triticeae eingezogen werden sollte. Daß *Brachypodium* kurze Ährchenstiele besitzt, spricht nach Meinung der Autoren nicht gegen die Zuordnung zu den Triticeae, da diese auch bei *Hordeum* und *Elymus* vorkommen. Unterschiede zwischen *Brachypodium* und den Gattungen der Triticeae bestehen in der Größe der Chromosomen (*Brachypodium* klein, in der Tribus Triticeae groß) und den Grundzahlen (*Brachypodium* $x = 7, 9, 10$, Triticeae $x = 7$). Die Autoren sprechen sich dafür aus, *Brachypodium* als Subtribus Brachypodiinae zu den Triticeae zu stellen. Sie interpretieren die kleineren Chromosomen als reliktäre cytogenetische Linie, die Festuceae (Poeae) und Triticeae verbindet. Dieser Erklärungsversuch findet sich bereits bei TATEOKA (1957). Die Gattung *Bromus* nimmt im Dendrogramm eine isolierte Stellung ein. Dies unterstützt die Meinung früherer Autoren (DUMORTIER 1824, TATEOKA 1957), die diese Gattung von den übrigen Festuceae abgetrennt haben.

Tab. 40. — Stellung der Gattung *Brachypodium* nach HILU & WRIGHT (1982).

Subcluster von Cluster 1	eingeschlossene Gattungen (Auswahl)
subcluster 1 ~ tribus Triticeae	*Agropyron, Triticum, Elymus, Hordeum,* ***Brachypodium***
subcluster 2 ~ tribus Lolieae	*Lolium*
subcluster 3 alle übrigen Triben	*Festuca, Bromus*

Wie SMITH (1980) in der Flora Europaea stellt auch CONERT (1983) die Gattungen *Bromus* und *Brachypodium* in zwei getrennte Triben, denen die Triben Poeae und Triticeae gegenüberstehen (Tab. 41).

Tab. 41. — Stellung der Gattung *Brachypodium* nach CONERT (1983).

supragenerische Taxa (Auswahl)	eingeschlossene Gattungen (Auswahl)
trib. Brachypodieae C. O. Harz	nur ***Brachypodium***
trib. Bromeae Dum.	nur *Bromus* und *Boissiera*
trib. Poeae	*Festuca, Poa*
trib. Triticeae Dum.	*Elymus, Agropyron, Triticum*

Wegen des Auftretens von einfachen, runden Stärkekörnern trennen CLAYTON & RENVOIZE (1986) *Bromus* als eigene Tribus ab. Die Bromeae haben dieses Merkmal nur mit den Triticeae gemeinsam, der Rest der Familie hat zusammengesetzte oder eckige Stärkekörner. "[...] the two tribes evidently represent an off-shoot from some ancestral member of Poeae" (S. 144).

Die enge Beziehung zwischen Bromeae und Triticeae wird auch durch serologische Untersuchungen (SMITH 1969, siehe oben) und Untersuchungen am Keimling (HARBERD 1972) unterstrichen. Harberd untersuchte das Mesokotyl von Grasfrüchten während der Keimung. In der Gattung *Bromus* und der Tribus Triticeae fehlt das Mesokotyl, in der Gattung *Brachypodium* ist es, wie bei allen anderen untersuchten Triben, vorhanden. "Seedlings of *Bromus* resemble the Triticeae in having no mesocotyl and this is further evidence for separating the Bromeae both from the Festuceae and from the Brachypodieae" (S. 599).

Die Gattung *Brachypodium* wird von CLAYTON & RENVOIZE (1986) trotz der Kleinheit der Chromsomen, die eine Ausnahme in den Triticeae und Bromeae darstellt, zu den Triticeae gestellt (Tab. 42). "Cytology and serology point to an isolated position for *Brachypodium*, and it is often accomodated in an independent tribe. On the other hand it intergrades morphologically with

Elymus, particularly *E. serpentini,* and on that account has here been treated as an aberrant member of Triticeae" (S. 150).

Tab. 42. — Stellung der Gattung *Brachypodium* nach CLAYTON & RENVOIZE (1986).

supragenerische Taxa	eingeschlossene Gattungen (Auswahl)
trib. Poeae	*Lolium, Festuca, Poa, Dactylis*
trib. Bromeae Dum.	*Bromus*
trib. Triticeae Dum.	***Brachypodium,*** *Elymus, Hordeum, Triticum, Agropyron*

1.8.2 Stellung der Gattung Brachypodium im System der Gramineen

Die Synopsis der Einschätzungen früherer Autoren zeigt, daß sich die Gattung *Brachypodium* dem üblichen Klassifizierungsschema entzieht. Sie läßt sich keiner der anerkannten großsystematischen Einheiten widerspruchsfrei zuordnen.

Tabelle 43 stellt die wichtigsten trennenden Merkmale von Bromeae, Brachypodieae, Triticeae und Poeae am Beispiel charakteristischer Vertreter einander gegenüber. In dieser Gesamtschau wird die isolierte Stellung der Gattung *Brachypodium* in mehreren Punkten deutlich: (1) Der erste Seitentrieb erster Ordnung entsteht meist bereits in der Achsel der Koleoptile und nicht erst in der Achsel des ersten Laubblatts (MÜHLBERG 1970). (2) Nur an einzelnen Knoten werden jeweils ein, seltener zwei sproßbürtige Wurzeln gebildet, die Bewurzelung ist daher auffallend spärlich. In der Regel stehen bei Gräsern 3-4 Wurzeln an jedem Knoten. (3) Die Chromosomen sind außergewöhnlich klein. STEBBINS (1981: 374) nimmt in der Unterfamilie Festucoideae eine Entwicklung von kleinen hin zu großen Chromosomen an.

Diese Besonderheiten, vor allem aber die Vielzahl der nachgewiesenen Chromosomenzahlen, die Verschiedenheit der Chromosomengrundzahlen (x = 5, 7 und 9) und das disjunkte Vorkommen von Arten in Zentralamerika gemeinsam mit Relikten der arkto-tertiären Flora lassen auf eine lange Entwicklungsgeschichte der Gattung *Brachypodium* schließen. Wir haben es mit einer sehr alten Gattung zu tun, die sich bereits früh von den Vorfahren der heutigen Poeae und Triticeae abgetrennt

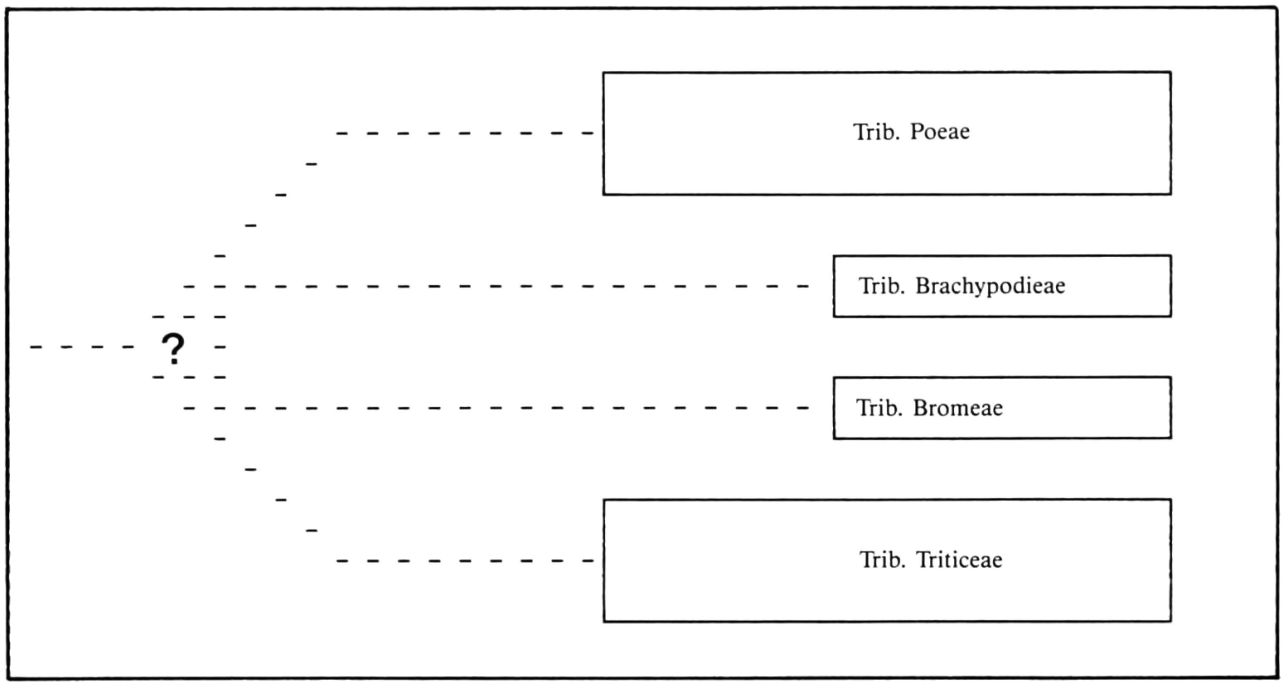


Abb. 16. — Schema der phylogenetischen Zusammenhänge zwischen den Triben. Brachypodieae und Bromeae haben sich stammesgeschichtlich sehr früh von den Poeae und Triticeae getrennt und seit langem eine getrennte Entwicklung genommen.

Tab. 43. — Trennende Merkmale zwischen den Gattungen *Brachypodium* (= Bp), *Bromus* (= Br), *Festuca* (= Fe) und *Elymus* s. lat. (= El).

erster Seitentrieb entsteht bereits in der Achsel der Koleoptile	Bp					
erster Seitentrieb entsteht in der Achsel des ersten Laubblatts				Br	Fe	El
1-2 Wurzeln an einzelnen Knoten	Bp					
3-4 Wurzeln an jedem Knoten				Br	Fe	El
Chromosomen klein	Bp					
Chromosomen gross				Br	Fe	El
Chromosomengrundzahlen $x = 5$, 7 und 9	Bp					
Chromosomengrundzahl $x = 7$				Br	Fe	El
äußerste Zellschicht des Nucellus in der Frucht sehr mächtig, mit stark verdickten Zellwänden	Bp	Br				
Außenschicht des Nucellus dünn				Fe	El	
Stärkekörner einfach	Bp	Br	El			
Stärkekörner zusammengesetzt				Fe		
Ährchen in einer Traube	Bp					
Ährchen in einer Ähre	El					
Ährchen in einer Rispe				Br	Fe	
Hüllspelzen kürzer als die nächste Deckspelze	Bp	Br	Fe			
Hüllspelzen halb oder fast so lang wie Ährchen				El		
Deckspelze aus der Spitze begrannt	Bp	El	Fe			
Deckspelze unter der Spitze auf dem Rücken begrannt				Br		
Deckspelze auf dem Rücken gerundet	Bp	Fe				
Deckspelze auf dem Rücken gerundet oder gekielt				Br	El	
Deckspelze am distalen Ende ganzrandig	Bp	Fe				
Deckspelze am distalen Ende 2spaltig				Br		
Deckspelze am distalen Ende 2spaltig oder ganzrandig				El		
Lodiculae am Rand kurz behaart	Bp					
Lodiculae kahl oder kurz behaart				Br	Fe	El
Lodiculae ungeteilt	Bp	Br	El			
Lodiculae 2lappig				Fe		
Narben am distalen Ende des Fruchtknotens entspringend	Bp	Fe	El			
Fruchtknoten am distalen Ende mit einem häutigen Anhängsel, an dessen Basis die Narben entspringend				Br		
Narben kurz gestielt	Tp	Fe				
Narben fast sitzend				Br	El	
Fruchtknoten im oberen Teil behaart	Bp	Br	El			
Fruchtknoten im oberen Teil kahl oder behaart				Fe		
Hilum linear, fast so lang wie Frucht	Bp	Br	El			
Hilum linear, halb so lang wie die Frucht				Fe		
Blattscheiden offen	Bp	El				
Blattscheiden geschlossen				Br		
Blattscheide offen oder geschlossen				Fe		

und eine eigene Entwicklung genommen hat (Abb. 16). Aufgrund der aufgezeigten Merkmalsdifferenzen kann eine ähnliche isolierte Stellung auch für die Gattung *Bromus* angenommen werden. Die Einordnung dieser beiden Gattungen in zwei eigene Triben (Brachypodieae C. O. Harz[13], Bromeae Dum.) wird diesen Tatsachen am besten gerecht.

STEBBINS (1981) datiert die Entstehung der Tribus Festuceae (= Poeae) mit den Gattungen *Bromus* und *Brachypodium* in das Miozän. Wenn wir annehmen, daß das mittelamerikanische Teilareal der Gattung *Brachypodium* aufgrund von Arealverschiebungen innerhalb der arktotertiären Flora entstanden ist, können wir davon ausgehen, daß die Gattung bereits im mittleren, vielleicht sogar schon im frühen Tertiär entwickelt war, also vor 35 bis 60 Millionen Jahren (TATEOKA 1968; Kap. 1.7).

1.9 GLIEDERUNG DER GATTUNG BRACHYPODIUM

1.9.1 Gliederungskonzepte in der Vergangenheit

DUMORTIER (1824) gliedert die Gattung *Brachypodium* in drei Sektionen. In der Sektion *Distachys* setzt er *B. distachyon* von den übrigen heutigen *Brachypodium*-Arten ab, die in der Sektion *Dryopyron* zusammengefaßt sind (Tab. 44).

Tab. 44. — Gattungsgliederung nach DUMORTIER (1824).[14]

gen. *Brachypodium*	
sect. *Dryopyron*	*B. sylvaticum, B. gracile* [= *B. sylvaticum*], *B. pinnatum*, *B. abbreviatum* [= *B. pinnatum*], *B. corniculatum* [= *B. pinnatum*]
sect. *Distachys*	*B. maritimum* [= Vulpia unilateralis (L.) Stace], *B. distachyon*
sect. *Apalochloa*	*B. nardus* [= *Vulpia unilateralis* (L.) Stace]

LINK (1827) beschreibt die Gattung *Trachynia* mit den beiden Arten *T. distachyos* und *T. rigida*. In der Gattung *Brachypodium* unterscheidet er zwei Untergattungen, denen allerdings keine Diagnose beigegeben ist. In der Untergattung *Aristata* stehen einige der heutigen *Brachypodium*-Arten (Tab. 45).

Tab. 45. — Gattungsgliederung nach LINK (1827).

gen. *Brachypodium*	
subgen. *Aristata*	*B. pinnatum, B. phoenicoides, B. hosti* [= *B. retusum*], *B. plukeneti* [= *B. retusum*], *B. obtusifolium* [= *B. retusum*], *B. sylvaticum*, *B. mexicanum*
sugen. *Muticae*	*B. halleri* [= *Micropyrum tenellum* (L.) Link], *B. loliaceum* (Huds.) P. Beauv. = *Desmazeria marina* (L.) Druce]
gen. *Trachynia*	*T. distachya, T. rigida* [= *B. distachyon*]

BLUFF, NEES & SCHAUER (1836) trennen die eigentlichen *Brachypodium*-Arten (sect. ? *"Genuina"*) von Arten ab, die heute zu anderen Gattungen gerechnet werden (sect. ? *"Nardurus"*,

[13]Der Tribenname Brachypodieae C. O. Harz in der von HARZ (1880-1882) festgelegten Umgrenzung ist ein überflüssiger Name, da er die Gattung *Bromus* einschließt. Für eine Tribus, die *Brachypodium* und *Bromus* enthalten soll, steht als gültiger Name Bromeae Dum. (1824) zur Verfügung. Nach ICBN, Artikel 63.3, war Brachypodieae C. O. Harz zum Zeitpunkt der Beschreibung ein inkorrekter Name, der erst in seiner Beschränkung auf die Gattung *Brachypodium* allein durch ROSHEVITS (1937) korrekt wurde, er muß aber auch in der engen Fassung Brachypodieae C. O. Harz heißen. BUTZIN (1973) kommt zu einer anderen Bewertung, da er Bromeae Dum. aus mir unbekannten Gründen ignoriert.

[14]In den Tabellen 44 bis 54 ist hinter einem Synonym oder einem nicht zu *Brachypodium* gehörenden Namen in eckigen Klammern das Taxon angegeben, zu dem dieser Namen heuter gerechnet wird.

"Catapodium"). *B. distachyon* wird zu den *"Genuina"* gerechnet. Es ist unklar, ob mit dieser Einteilung Sektionen gemeint sind (Tab. 46).

Tab. 46. — Gattungsgliederung nach BLUFF, NEES & SCHAUER (1836).

gen. *Brachypodium*	
sect. (?) *Genuina*	*B. pinnatum*, *B. sylvaticum*, *B. ramosum* [= *B. retusum*], *B. distachyon*
sect. (?) *Nardurus*	*B. tenellum* [= *Micropyrum tenellum* (L.) Link], *B. tenuiculum* [= ? *Micropyrum tenellum*]
sect. (?) *Catapodium*	*B. halleri* [= *Micropyrum tenellum*], *B. unilaterale* [= *Vulpia unilateralis* (L.) Stace], *B. loliaceum* [(Ten.) Roem. & Schult. = nomen dubium]

Der taxonomische Rang der infragenerischen Taxa von NYMAN (1855) ist unklar, da sie lediglich mit *, **, α, β oder °, °° in ihrem Niveau unterschieden sind. Diagnosen dieser Taxa fehlen ebenfalls. Die meisten heutigen *Brachypodium*-Arten faßt Nyman zur Gruppe der *"Perennia"* zusammen, nur das einjährige *B. distachyon* ist hiervon abgetrennt (Tab. 47).

Tab. 47. — Gattungsgliederung nach NYMAN (1855).

gen. *Brachypodium*	
* *Perennia*	*B. sylvaticum*, *B. pinnatum*, *B. ramosum* [=], *B. boissieri*, *B. loliaceum* [= (Huds.) P. Beauv. = *Desmazeria marina* (L.) Druce], *B. patens* [= *Ctenopsis gypsophila* (Hackel) Paunero]
** *Annua*	
α *Trachynia*	*B. distachyon*
β *Nardurus*	
° *Micropyrum*	*B. halleri* [= *Micropyrum tenellum* (L.) Link]
°° *Festucaria*	*B. tenuiculum* [= ? *Micropyrum tenellum*], *B. unilaterale* [= *Vulpia unilateralis* (L.) Stace], *B. salzmanni* [= *Narduroides salzmannii* (Boiss.) Rouy], *B. montanum* [= *Vulpia unilateralis]*

ASCHERSON & GRAEBNER (1901) vertreten einen sehr weiten Gattungsbegriff (S. 628ff: zur Problematik der Abgrenzung von den Hordeae). Sie unterscheiden insgesamt vier *Brachypodium*-Arten eingeteilt in zwei infragenerische Taxa. Es ist unklar, ob es sich dabei um Sektionen handelt. Die Arten sind in viele Unterarten, Rassen, Varietäten und Subvarietäten unterteilt, so daß fast alle zu dieser Zeit beschriebenen *Brachypodium*-Taxa auf irgendeiner Rangstufe vertreten sind (Tab. 48).

Tab. 48. — Gattungsgliederung nach ASCHERSON & GRAEBNER (1901).

gen. *Brachypodium*	
sect. (?) *Eubrachypodium*	*B. pinnatum*, *B. sylvaticum*, *B. ramosum* [= *B. retusum*]
sect. (?) *Trachynia*	*B. distachyon*

ROUY (1913) stellt *B. distachyon* in die Untergattung *Trachynia,* der in der Untergattung *Eu-Brachypodium* alle übrigen *Brachypodium*-Arten gegenüberstehen (Tab. 49).

Tab. 49. — Gattungsgliederung nach ROUY (1913).

gen. *Brachypodium*	
subgen. *Trachynia*	*B. distachyon*
subgen. *Eu-Brachypodium*	*B. ramosum* [= *B. retusum*], *B. pinnatum*, *B. pinnatum* subsp. *phoenicoides*, *B. sylvaticum*

Auch AVDULOV (1931) hält die Aufstellung einer eigenen Gattung *Trachynia* aufgrund des abweichenden Karyotypus von *B. distachyon* für gerechtfertigt.

NEVSKI (1934) richtet für *B. sylvaticum* eine eigene Sektion *Leptorachis* ein und trennt *Trachynia distachyos* als eigene Gattung ab (Tab. 50).

Tab. 50. — Gattungsgliederung nach NEVSKI (1934).

gen. *Brachypodium*	
sect. *Leptorachis*	*B. sylvaticum*
sect. *Eubrachypodium*	*B. villosum* [= *B. pinnatum*], *B. pinnatum*, *B. rupestre*
gen. *Trachynia*	*T. distachya*

SAINT-YVES (1934) unterscheidet nur vier weit gefaßte Arten und gliedert diese in ein breit gefächertes System von Unterarten, Varietäten und Formen auf. Alle heute in der Gattung *Brachypodium* als Arten unterschiedenen Taxa sind hier auf niedriger Rangstufe enthalten (Tab. 51).

Tab. 51. — Gattungsgliederung nach SAINT-YVES (1934).

gen. *Brachypodium*	
sect. *Eubrachypodium*	*B. pinnatum*, *B. phoenicoides*, *B. retusum*
sect. *Trachynia*	*B. distachyon*

HUBBARD (1935) richtet für das von ihm beschriebene *Brachypodium serpentini* die Sektion *Festucopsis* ein, da diese Art in der Blattanatomie Ähnlichkeiten mit *Festuca* aufweist und nur im Blütenbereich typische Merkmale der Gattung *Brachypodium* besitzt. Von MELDERIS (1978) wurde diese Sektion zur Gattung *Festucopsis* erhoben. Weitere taxonomische Untersuchungen in dieser Gattung wurden von GUTH (1990) durchgeführt.

MAIRE & WEILLER (1955) lehnen sich eng an das von SAINT-YVES (1934) entwickelte Artkonzept für die Gattung an. Allerdings setzen sie einige andere Akzente, indem sie zum Beispiel für *B. sylvaticum* eine Subsektion aufstellen (Tab. 52).

Tab. 52. — Gattungsgliederung nach MAIRE & WEILLER (1955).

gen. *Brachypodium*	
sect. *Eu-Brachypodium*	
subsect. *Leptorachis*	*B. sylvaticum*
subsect. *Neobrachypodium*	*B. pinnatum*, *B. retusum*, *B. phoenicoides*
sect. *Trachynia*	*B. distachyon*

Aufgrund der verschiedenen Chromosomengrundzahlen und der Unterschiede in Größe und Morphologie der Chromosomen halten LÖVE & LÖVE (1961b) die Aufspaltung von *Brachypodium* in mehrere Gattungen für gerechtfertigt: Sie erheben deshalb die Sektion *Leptorachis* zur Gattung *Brevipodium* und stellen *B. distachyon* in die Gattung *Trachynia* (Tab. 53).

Tab. 53. — Gattungsgliederung nach LÖVE & LÖVE (1961b).

Gattung	Grundzahl	Arten
gen. *Brevipodium*	$x = 9$	*B. sylvaticum*
gen. *Trachynia*	$x = 5$	*T. distachya*
gen. *Brachypodium*	$x = 7$	alle übrigen Arten

In der "Flora Europaea" trennt SMITH (1980) *B. distachyon* in der Sektion *Trachynia* von allen übrigen Arten der Sektion *Brachypodium* ab. *B. sylvaticum* wird in die beiden Unterarten *sylvaticum* und *glaucovirens* unterteilt, *B. pinnatum* in die Unterarten *pinnatum* und *rupestre* (Tab. 54).

Tab. 54. — Gattungsgliederung nach SMITH (1980).

gen. *Brachypodium*	
sect. *Brachypodium*	*B. sylvaticum*, *B. pinnatum*, *B. retusum*, *B. phoenicoides*
sect. *Trachynia*	*B. distachyon*

1.9.2 Gliederung der Gattung

Die Gliederung der Gattung *Brachypodium*, wie sie in dieser Arbeit vorgenommen wird, beruht im wesentlichen auf morphologischen und anatomischen Merkmalen.

Um die Abgrenzung von Arten zu rechtfertigen, muß eine phänotypische Diskontinuität in einem oder besser mehreren Merkmalen gefordert werden. Nach dieser Maßgabe können in Europa acht Arten unterschieden werden: *B. arbuscula*, *B. rupestre*, *B. pinnatum*, *B. retusum*, *B. boissieri*, *B. phoenicoides*, *B. sylvaticum* und *B. distachyon*.

Der Rang einer Unterart kommt jenen Populationen zu, die durch Übergangsformen miteinander verbunden sind, die aber ein eigenes Entstehungszentrum und Teilareal haben. Für die Unterarten gilt wie für die Arten die Forderung, daß sie monophyletischen Ursprungs sein müssen. Diese Bedingung ist in der Gattung *Brachypodium* nur einmal erfüllt: Die Populationen von *B. sylvaticum* subsp. *creticum* besiedeln ein kleines Areal auf Kreta. Ähnliche zierliche Formen wurden sonst nicht beobachtet.

Bestimmte Ausbildungen des Phänotyps, die an verschiedenen Orten immer wieder entstehen, gehören in der Bereich der Variabilität der Art. Ihnen kommt kein taxonomischer Rang zu. Alle Arten zeigen in den untersuchten Merkmalen eine sehr hohe Variabilität.

Detrended-Correspondence-Analyse.

Um die Beziehungen zwischen *Brachypodium*-Arten zu veranschaulichen, wurde eine Detrended-Correspondence-Analyse durchgeführt, die die Ähnlichkeit zwischen den einzelnen Arten berechnet (zur Einführung in die Methode siehe Kapitel 1.2). In diese Auswertung gingen 47 morphologische und anatomische Merkmale ein, die durch die Untersuchung einer großen Zahl von Belegen für alle Arten ermittelt worden waren (Tab. 60 im Anhang). In der graphischen Darstellung der Ergebnisse (Abb. 17) ist der Abstand zwischen den Punkten ein Maß für die phänotypischen Ähnlichkeiten der Arten, nicht jedoch für den Grad ihrer Verwandtschaft.

Es kann nicht verwundern, daß *B. arbuscula* in dieser Auswertung am weitesten von den anderen Arten abrückt, ist diese Art doch durch eine ganze Reihe von Merkmalen ausgezeichnet, die sich bei keiner der anderen Arten wiederfinden (Kap 1.3 bis 1.5).

Ebenfalls relativ weit getrennt von den übrigen Arten ist *B. distachyon*. Die Einjährigkeit und die Kürze der Antheren sind die beiden Merkmale, in der sich diese Art von allen anderen unterscheidet und die für die isolierte Stellung in der Abbildung verantwortlich sind.

B. retusum und *B. boissieri* liegen in der Grafik direkt nebeneinander. In der überwiegenden Zahl der 47 Merkmale stimmen diese beiden Arten überein. Die in Kapitel 1.9.4 besprochenen diagnostischen Merkmale sorgen dennoch auch in dieser Auswertung für eine klare Trennung der beiden Taxa.

Daß der Abstand von *B. pinnatum* zu *B. sylvaticum* ebenso groß ist wie der zu *B. rupestre*, gehört zu den interessantesten Ergebnissen dieser Auswertung. Es steht in Einklang mit der Beobachtung, daß es nur wenige Merkmale gibt, in denen *B. sylvaticum* von *B. pinnatum* getrennt ist. Die Unterscheidung der beiden Arten stützt sich im wesentlichen auf die Länge der Deckspelzengranne und auf das Vorhandensein oder Fehlen von langen Ausläufern. Im Bereich der Blattanatomie sind beide Arten fast identisch aufgebaut, und auch die meisten morphologischen Merkmale weisen Übereinstimmungen auf.

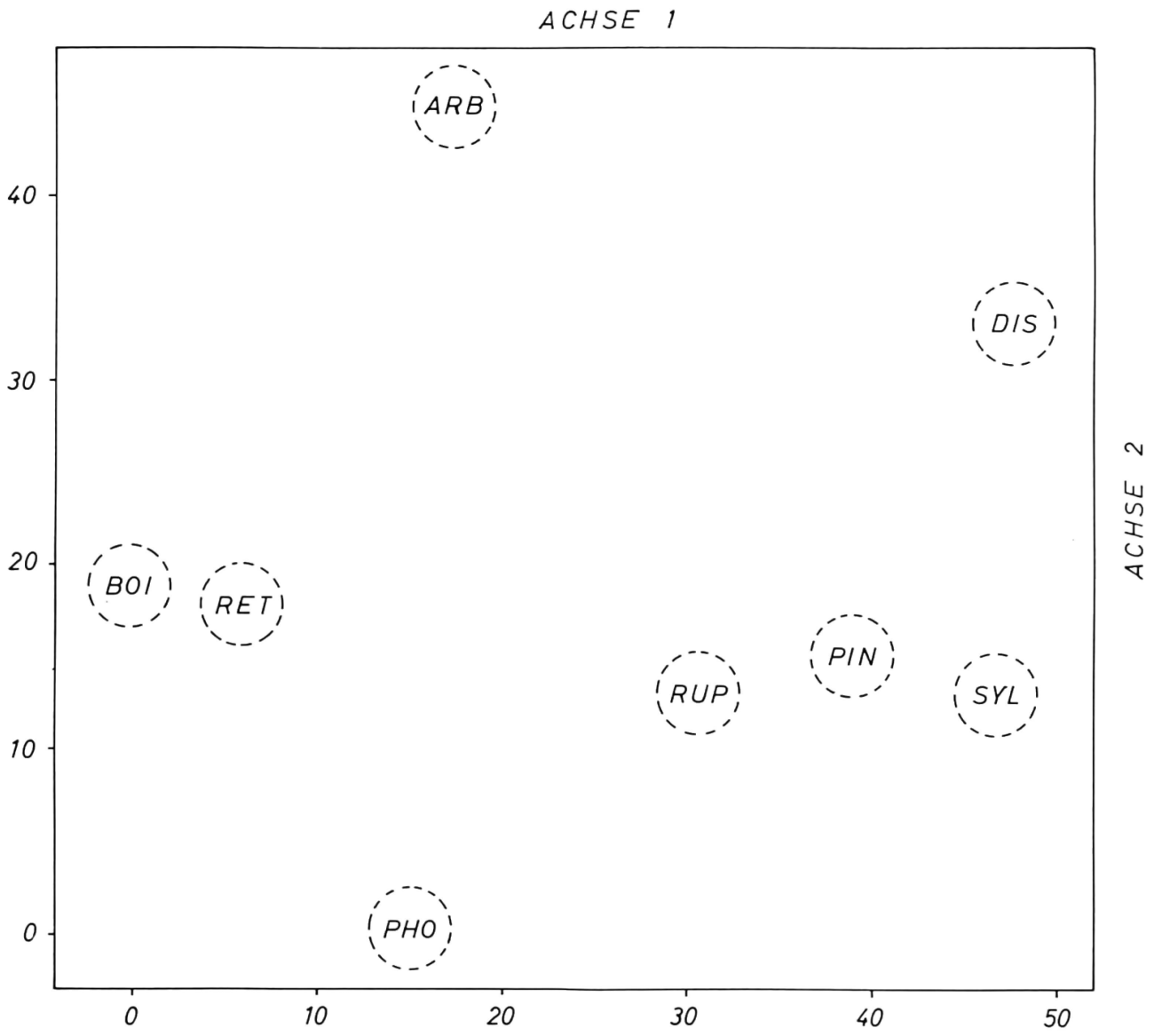


Abb. 17. — Graphische Darstellung der Ergebnisse der Detrended-Correspondence-Analyse. **ARB** = *B. arbuscula*, **RET** = *B. retusum*, **BOI** = *B. boissieri*, **PHO** = *B. phoenicoides*, **RUP** = *B. rupestre*, **PIN** = *B. pinnatum*, **SYL** = *B. sylvaticum*, **DIS** = *B. distachyon*.
In die Berechnung der Ähnlichkeit zwischen den Arten gingen 47 Merkmale ein (Tab. 60 im Anhang). Das durch viele ursprüngliche Merkmale ausgezeichnete *B. arbuscula* und das einjährige *B. distachyon* sind am weitesten von den übrigen Arten getrennt.

B. phoenicoides nimmt in der Grafik eine Mittelstellung zwischen den mediterranen Arten *B. retusum* und *B. boissieri* und den in temperaten Gebieten verbreiteten Arten *B. pinnatum*, *B. rupestre* und *B. sylvaticum* ein. Dies spiegelt sehr gut die Ergebnisse der morphologischen und anatomischen Untersuchungen wider: *B. phoenicoides* ist zwar durch blattanatomische Merkmale sehr gut charakterisiert, die morphologische Variabilität bringt aber zum Teil Pflanzen hervor, die des öfteren zu Verwechslungen mit *B. retusum* oder *B. rupestre* geführt haben (Kap. 1.9.5). Genau zwischen diesen beiden Arten liegt *B. phoenicoides* nach der Berechnung der Ähnlichkeiten mit der Detrended-Correspondence-Analyse.

Die von der Detrended-Correspondence-Analyse berechneten Koeffizienten sind ein Maß dafür, wie stark sich einzelne Merkmale auf das Rechenergebnis ausgewirkt haben. In Tabelle 55 sind die 10 Merkmale für jede der beiden Achsen aufgetragen, die sich durch ihre Koeffizientenhöhe als die wichtigsten herausgestellt haben. Es fällt auf, daß die Trennung der Arten entlang der Achse 1 vor allem auf Merkmalen aus dem Bereich der Blattanatomie beruht, während es auf der Achse

2 vor allem die Merkmale der Wurzelanatomie sind, die am meisten zur Trennung beitragen. Morphologische Merkmale wie etwa die Grannenlänge der Deckspelze oder die Ausläuferbildung sind auf beiden Achsen vertreten.

Tab. 55. — Die zehn wichtigsten Merkmale und ihre Koeffizienten für Achse 1 und 2 der Detrended-Correspondence-Analyse.

Achse 1			Achse 2		
Bereich	Merkmal	Koeff.	Bereich	Merkmal	Koeff.
B	33 ZEWA FORM	207	M	41 INFL DICH	242
B	34 ZEWA DICK	207	M	44 AEHR FORM	242
B	36 KIZE HANT	207	M	23 SPRE LAEN	205
B	29 RIPP HOEH	206	W	14 XYLE ANOR	170
M	11 WUCH FORM	178	W	15 XYLE ZAHL	170
M	12 AUSL AEUF	178	W	16 ENDO DERM	170
M	46 DESP GRAL	178	W	17 PERI ZYKE	170
M	21 FORM SPRE	171	M	19 KNOT ZAHL	170
B	27 SKLE FORM	171	M	20 INFL BASI	170
B	31 SPRE DICK	171	B	38 KIZE DREI	170

Die Nummern vor den Merkmalsabkürzungen beziehen sich auf die im Anhang in Tabelle 60 zusammengestellte Übersicht der Merkmale im Anhang. B = Blattanatomie, M = Morphologie, W = Wurzelanatomie.

In den folgenden Abschnitten werden spezielle Probleme der Abgrenzung in den einzelnen Artengruppen und der Variabilität der Arten dargestellt und erörtert.

1.9.3 Variabilität von Brachypodium retusum

Am natürlichen Standort zeigt *B. retusum* häufig eine Wuchsform, bei der die sterilen Sprosse mit ihren kurzen, fest eingerollten, regelmäßig zweizeiligen Blättern zu mehreren bis vielen gedrängt zusammenstehen und kleine Sproßbüschel bilden. Da die Art in der Lage ist, sich auch an den mittleren und oberen Sproßabschnitten zu verzweigen, können sich im Extremfall kleine Polster bilden, die sich der Wuchsform von Dornpolsterpflanzen nähern. Diese Ausbildung wurde von SAINT-YVES (1934) als die typische angesehen, er hat sie als *B. ramosum* subvar. genuinum bezeichnet.

Während sich diese zusammengezogene Wuchsform vor allem in den offenen Pflanzengesellschaften der Garrigue zeigt, sind die Pflanzen an Standorten mit ausreichender Wasserversorgung meist anders ausbildet: Ihre Wuchsform ist insgesamt lockerer, die Blätter stehen weniger gedrängt, sie sind länger und breiter und oft auch ausgebreitet oder nur streckenweise eingerollt. Diese Wuchsform wurde von SAINT-YVES (1934) als *B. ramosum* subvar. *bofillianum* bezeichnet.

Daß die beiden Wuchsformen keinen taxonomischen Wert haben, sondern nur modifikative Anpassungen an den jeweiligen Standort, besonders an dessen Feuchtebedingungen, sind, wird durch folgende Beobachtungen gestützt:

(1) Die beiden extremen Wuchsformen, wie sie oben beschrieben wurden, sind durch alle Übergänge miteinander verbunden.

(2) Alle am natürlichen Standort gesammelten Pflanzen, die die zusammengezogen-büschelige Wuchsform der Sprosse aufwiesen, wuchsen im Gewächshaus zu der lockeren Wuchsform aus. Auch Pflanzen, die am Standort ausschließlich eingerollte, kurze Blattspreiten und kurze, büschelig zusammengezogene Erneuerungssprosse aufwiesen, bildeten in Kultur, nachdem sie aus den mitgebrachten Rhizomstücken wieder ausgetrieben hatten, breitere und ausgebreitete Blattspreiten an verlängerten Sprossen. In Kultur war eine ausreichende Wasserversorgung immer gegeben. Die zusammengezogene Wuchsform trat nie auf.

1.9.4 Brachypodium boissieri und Brachypodium retusum

Trotz der guten Trennung in mehreren Charakteren wird *B. boissieri* in den modernen Florenwerken nicht von *B. retusum* unterschieden (SMITH 1980, TALAVERA 1987). Die unterscheidenden Merkmale zwischen beiden Arten finden sich in der Morphologie und Anatomie der Blattspreite, weniger deutlich auch im Infloreszenzbereich:

(1) Das distale Ende der Blattspreite von *B. boissieri* ist stumpf, bei *B. retusum* ist es zugespitzt (Abb. 4, S. 17). Die Blattspreiten von *B. boissieri* sind zudem meist sichelförmig gebogen.

(2) In der Knospenlage sind die Blattspreiten von *B. boissieri* im Querschnitt symmetrisch, ihre Spreitenränder überlappen sich nicht (Abb. 3 a-c, S. 16). *B. retusum* besitzt dagegen eine asymmetrische Knospenlage der Blattspreiten, die Spreitenränder überlappen sich (Abb. 3 e-g, S. 16). Das Symmetriemerkmal bleibt bei beiden Arten auch im ausgewachsenen Zustand erhalten (Abb. 31, S. 111 und Abb. 34, S. 120). Hinzu kommt, daß die Blattränder im Querschnitt betrachtet bei *B. boissieri* abgerundet, bei *B. retusum* dagegen zugespitzt sind (Abb. 3, S. 16).

(3) Auch in der Verteilung des Festigungsgewebes der Blattspreite bestehen Unterschiede: Bei *B. boissieri* findet sich über der abaxialen Epidermis eine einschichtige Reihe von Sklerenchymzellen, die eine durchgehende oder nur wenig unterbrochene Schicht bilden. Bei *B. retusum* bleibt das Festigungsgewebe weitgehend auf die Leitbündel beschränkt, nur selten und vereinzelt verbreitert sich das Sklerenchym zu einer periepidermalen Zellschicht, die allerdings nie durchgehend ist.

(4) In den meisten morphologischen Parametern weist *B. boissieri* geringere Werte auf als *B. retusum* (Länge des Halms und der Blattspreite, Zahl der Ährchen und der Blütchen), worin Anpassungen an den montanen Lebensraum mit seinen kürzeren Vegetationsperioden zu sehen sind. Allerdings sind nicht alle Merkmale in ihren Werten negativ mit der Meereshöhe korreliert. Abbildung 18-B zeigt, daß die Grannenlänge der Deckspelze von *B. boissieri* größer ist als bei *B. retusum* und daß sie mit der Höhe zunimmt. Halmlänge und Grannenlänge der beiden Arten sind negativ miteinander korreliert (Abb. 18-A).

(5) Ein weiteres Unterscheidungsmerkmal sind die dicht behaarten Blattscheiden der Ausläufer von *B. boissieri*, die bei *B. retusum* kahl oder höchstens an der Basis behaart sind.

Im Jahr 1985 habe ich eine Reihe von *B.-boissieri*-Pflanzen am Standort gesammelt und in Kultur genommen. Alle beschriebenen Merkmale blieben bei diesen Pflanzen auch unter Gewächshausbedingungen erhalten.

1.9.5 Variabilität von Brachypodium phoenicoides

Manche Populationen von *B. phoenicoides* weisen habituelle Ähnlichkeiten mit *B. retusum* auf: Die Blattspreiten sind kürzer und die Halme weniger hoch und stark als bei typisch ausgebildeten Pflanzen. Manchmal sind die sterilen Triebe in ähnlicher Weise büschelig zusammengezogen wie bei *B. retusum*. SAINT-YVES (1934) hat diese Formen als *B. phoenicoides* subvar. *gracile* beschrieben. In den Exsikkatenwerken von Sennen werden sie als *B. frenchii* oder *B. ambrosii* bezeichnet. Im Blattquerschnitt sind die im Umriß rechteckigen Rippen ein verläßliches Merkmal, das auch diese zierlichen Ausbildungen eindeutig als *B. phoenicoides* ausweist.

1.9.6 Brachypodium rupestre und Brachypodium pinnatum

Obwohl die Eigenständigkeit von *B. rupestre* oft bestritten worden ist, hat es immer wieder Autoren gegeben, die die gute Unterscheidbarkeit von *B. rupestre* und *B. pinnatum* herausstellten (MELZER 1962, SCHIPPMANN 1986, SCHOLZ 1968, SEBALD & SEYBOLD 1980, ŠUŠTAR 1976, THEURILLAT 1987).

Die bisherigen Versuche, beide Arten zu unterscheiden, basieren allerdings vorwiegend auf morphologischen Kriterien (SMITH 1980, OBERDORFER 1983, SCHUBERT & VENT 1986). Die

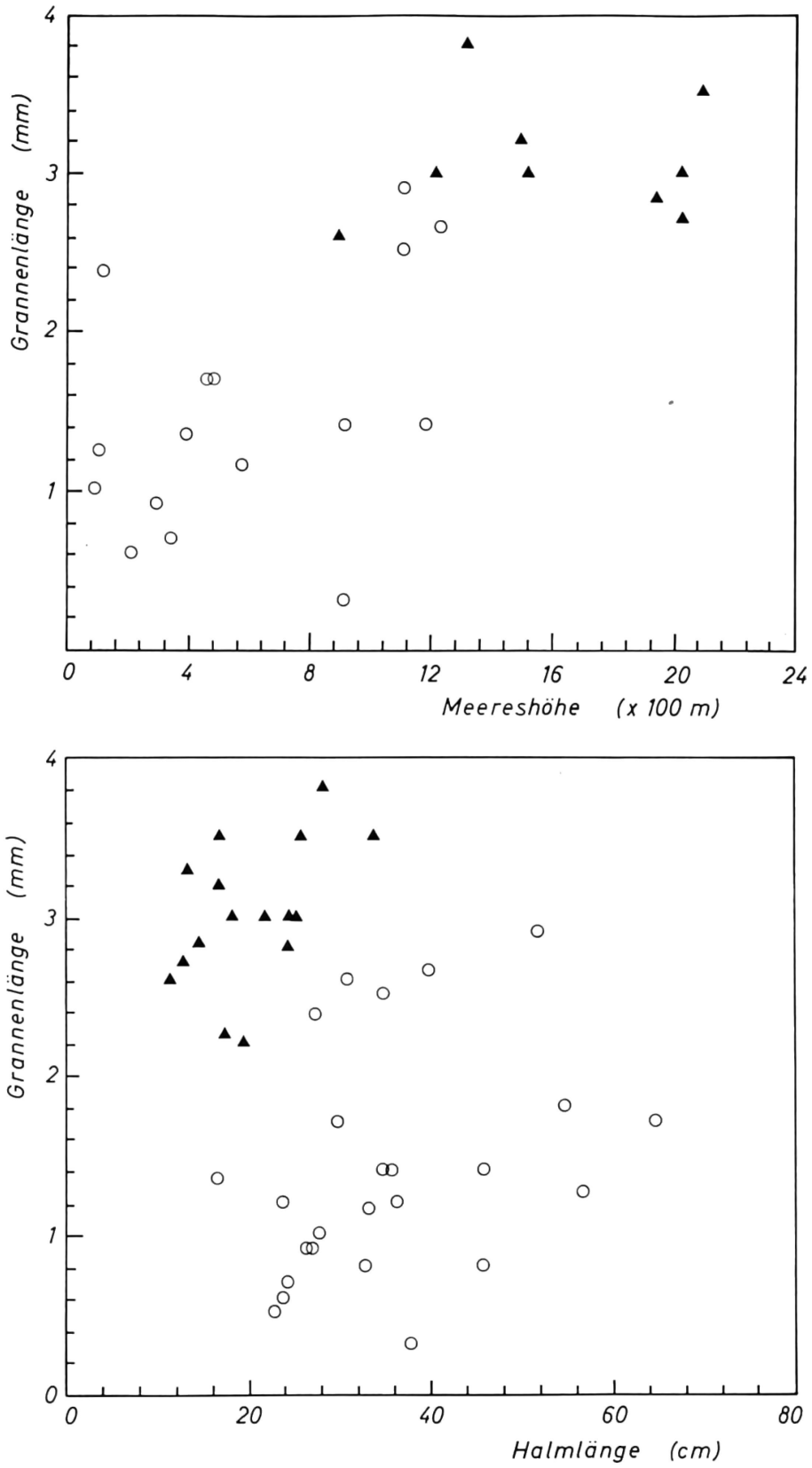
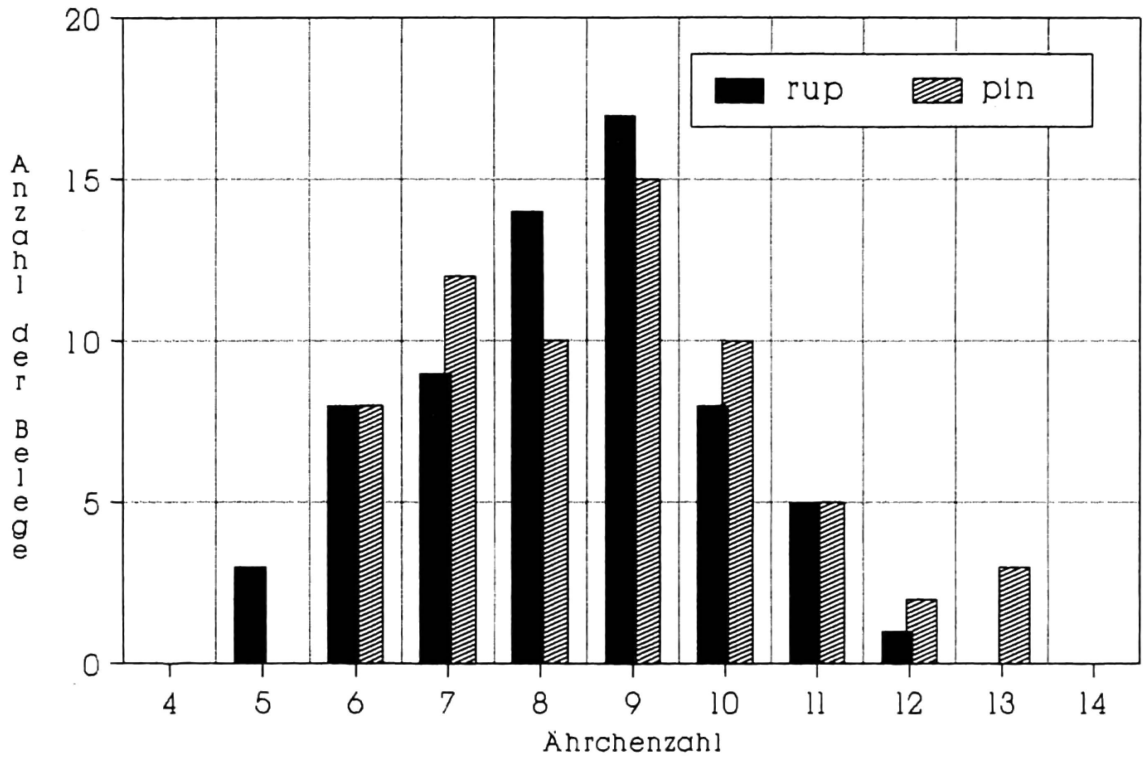
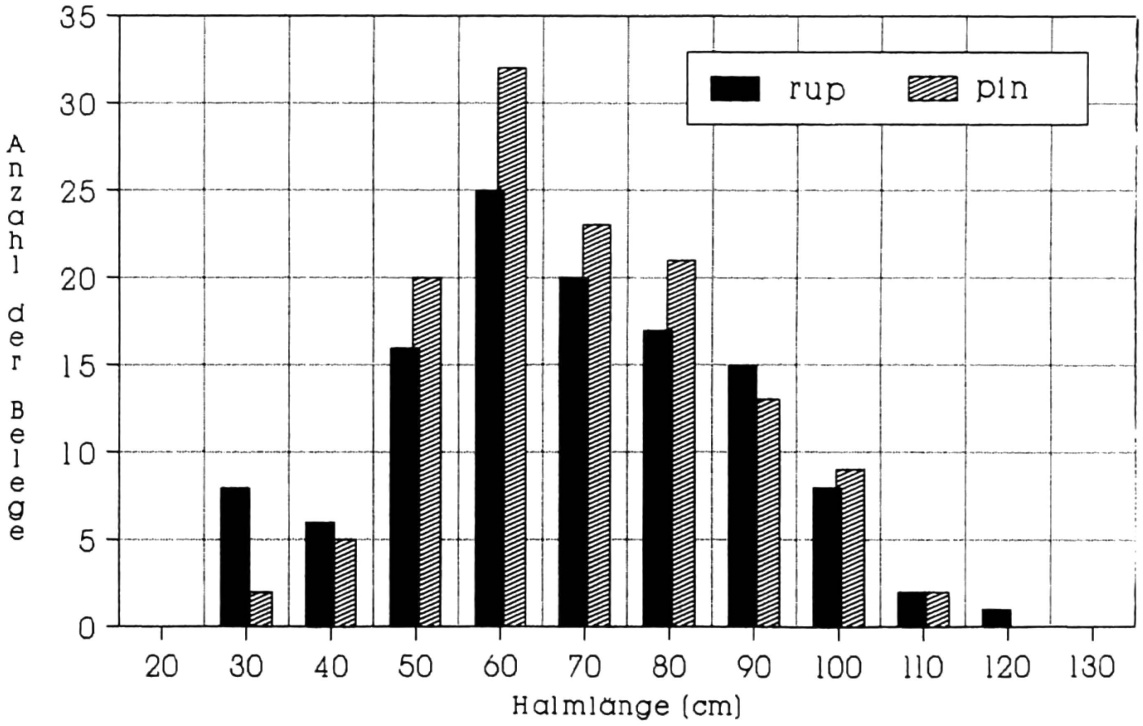


Abb. 18. — Zusammenhang zwischen Grannenlänge der Deckspelze und Halmlänge **(A)** und zwischen Grannenlänge und Meereshöhe **(B)** von *B. retusum* (Kreise) und *B. boissieri* (Dreiecke).
B. boissieri weist bei kleinen Halmlängen längere Grannenlängen auf als *B. retusum* **(A).** Die Grannenlänge nimmt mit steigender Meereshöhe zu **(B).**



B. pinnatum und B. rupestre je 65 Belege



B. rupestre 119, B. pinnatum 126 Belege

Abb. 19. — Ährchenzahl (oben) und Halmlänge (unten) von *B. pinnatum* (pin) und *B. rupestre* (rup). — Stichprobengröße 130 (oben) beziehungsweise 245 Belege (unten).
Morphologische Kriterien wie Ährchenzahl und Halmlänge sind keine geeigneten Kriterien, um *B. pinnatum* und *B. rupestre* zu trennen.

meisten Arbeiten lehnen sich dabei eng an die Ergebnisse der monographischen Bearbeitung von SAINT-YVES (1934) an.

Daß morphologische Kriterien zur Trennung der beiden Taxa nicht geeignet sind, wird deutlich, wenn man Merkmale wie Ährchenzahl, Blütchenzahl, Blattspreitenbreite und Halmlänge an einer großen Zahl von Belegen untersucht. Die beiden Arten unterscheiden sich in diesen Merkmalen nicht oder nur wenig. Aus Abbildung 19 wird deutlich, daß ein Schlüssel, der diese Parameter zur Differentialdiagnose heranzieht, zu Fehlbestimmungen führen muß.

Auch die Annahme, daß *B. rupestre* immer kahle, *B. pinnatum* dagegen behaarte Deckspelzen aufweise, führt in die Irre, da Abweichungen — in die eine wie in die andere Richtung — häufig auftreten. Das für *B. rupestre* oftmals angeführte Merkmal der Einrollung der Blattspreiten ist ebenfalls nicht konstant. Bei entsprechenden Feuchtebedingungen am mesophilen Standort oder im Gewächshaus zeigt *B. rupestre* ebenso flache Blattspreiten wie *B. pinnatum*.

Lediglich in der Länge der Ligula gibt es eine schwache Differenzierung: Sie beträgt bei *B. pinnatum* am Halmblatt (1-)1,6-2,5(-2,9) mm, bei *B. rupestre* (0,4-)1-1,8(-2,4) mm (Abb. 20). Die schon bei SAINT-YVES (1934: 437) vorhandene und von einigen Floren übernommene Angabe "Ligulae [...] culmeae 12 mm lg." für *B. pinnatum* ist sicher ein Druckfehler, bei dem aus "1-2 mm" "12 mm" wurde. Ein weiteres Merkmal, das sich vor allem bei der Geländearbeit bewährt hat, ist die Farbe der Blattspreiten, die bei *B. rupestre* deutlich hellgrün, bei *B. pinnatum* dunkler grün ist.

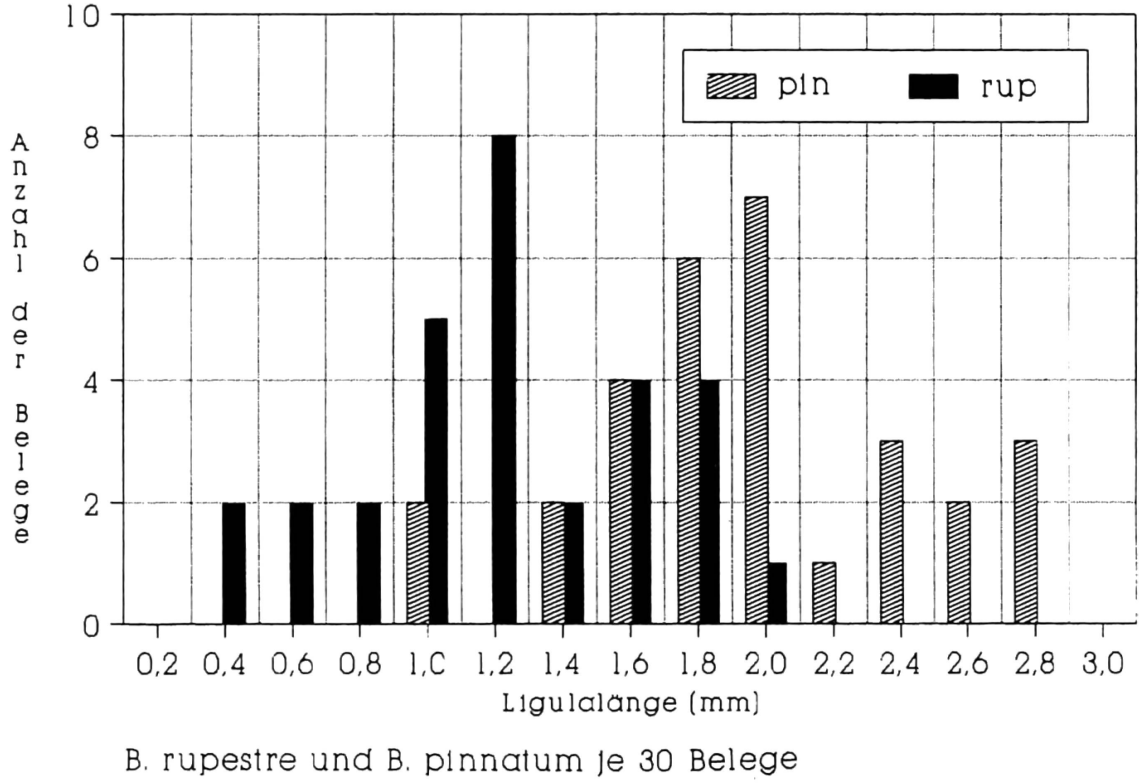


Abb. 20. — Länge der Ligula des Halmblatts von *B. pinnatum* (pin) und *B. rupestre* (rup). — Stichprobengröße 60 Belege. *B. pinnatum und B. rupestre* unterscheiden sich geringfügig in der Länge der Ligula.

Die sicheren Merkmale zur Trennung von *B. pinnatum* und *B. rupestre* liegen im Bereich der Blattanatomie (SCHOLZ 1968, SCHIPPMANN 1986):

(1) *B. pinnatum* weist in den Costalfeldern der abaxialen Epidermis unter anderem hantelförmige Kieselzellen auf, während sie bei *B. rupestre* höchstens elliptisch, aber nie hantelförmig sind (Tab. 3, S. 31).

(2) Die Wände der Langzellen in den Costal- und Intercostalfeldern sind bei *B. rupestre* verdickt und gewellt, bei *B. pinnatum* dagegen gerade und dünnwandig.

(3) Bei *B. pinnatum* ist die gesamte abaxiale Epidermis von kurzen Stachelhaaren bedeckt, die mit der Spitze zum distalen Blattende zeigen und unter der Stereolupe (50 ×) gut zu erkennen sind. Bei *B. rupestre* sind die Intercostalfelder völlig frei von Stachelhaaren, lediglich über den Rippen sind sie vereinzelt vorhanden (Abb. 40, S. 141).

Für die Ansprache der Arten im Gelände hat das letztgenannte Merkmal die größte Bedeutung. Die zahlreichen Stachelhaare von *B. pinnatum* sind als starke Rauhigkeit zu spüren, wenn man von der Spitze zur Basis über die Unterseite der Blattspreite streicht. Die Unterseite der Blattspreite von *B. rupestre* fühlt sich dagegen weitgehend glatt an.

SZ.-BORSOS (1974) stellt an ungarischen Pflanzen ebenfalls anatomische Unterschiede zwischen *B. pinnatum* und *B. rupestre* fest, die allerdings teilweise zu den hier beschriebenen Ergebnissen im Widerspruch stehen. Sie kommt zu dem Schluß, daß *B. rupestre* in Ungarn fast völlig fehlt. Die Ergebnisse müssen mit Vorsicht interpretiert werden, da aus der Arbeit hervorgeht, daß die Autorin mehrfach Spreitenoberseite und -unterseite verwechselt hat.

Wie oben gezeigt werden konnte, ist *B. rupestre* in vielen morphologischen Merkmalen sehr variabel. Die Merkmalsausprägungen können in weitem Umfang schwanken. Geographisch isoliert am südwestlichen Rand der Verbreitung treten auf der Iberischen Halbinsel Populationen auf, die in Merkmalen wie Breite, Länge und Dicke der Spreiten am oberen Rand der Merkmalsspanne liegen (Abb. 21). Diese Formen sind jedoch durch gleitende Übergänge mit den typischen Formen verbunden, wie sie zum Beispiel in den Alpen vorkommen. Die Belege aus Frankreich nehmen eine vermittelnde Stellung ein. Die iberischen Formen sind zu schwach geschieden, um in den Rang einer Unterart erhoben zu werden, eine Abgrenzung müßte willkürlich erfolgen. Dies trifft auch für das andere Ende des Morphospektrums zu, an dem zierliche Gebirgspflanzen des südlichen und mittleren Europas von SCHOLZ (1968) als subsp. *cespitosum* (*B. pinnatum* subvar. *gracile* bei SAINT-YVES 1934) abgetrennt wurden. Für eine solche Unterscheidung geben die vorliegenden Untersuchungen keinerlei Hinweise.

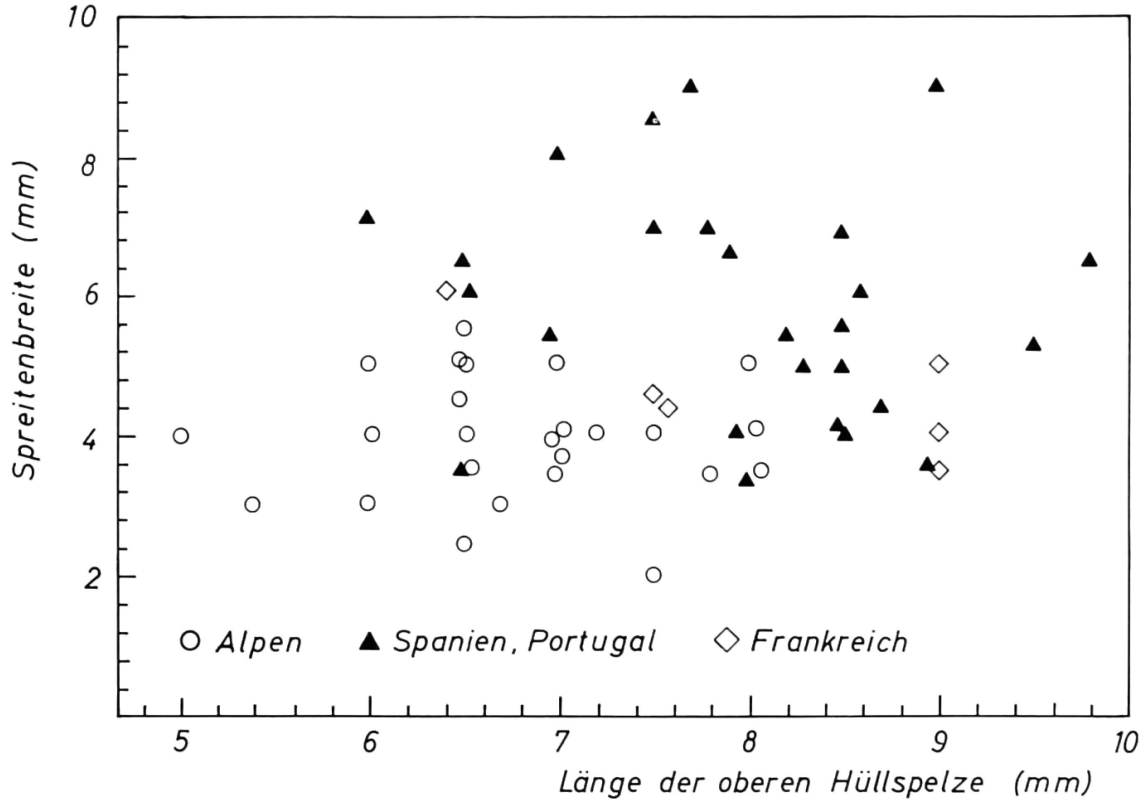


Abb. 21. — Spreitenbreite des Ernneuerungssprosses und Länge der oberen Hüllspelze von *B.-rupestre*-Pflanzen unterschiedlicher Herkunft.
Die iberischen Pflanzen weisen etwas breitere Spreiten und längere Hüllspelzen auf, zwischen ihnen und den Pflanzen aus den Alpen besteht allerdings ein gleitender Übergang.

1.9.7 Variabilität von Brachypodium sylvaticum

Da *B. sylvaticum* ähnlich wie *B. retusum* eine sehr hohe phänotypische Plastizität aufweist, hat es immer wieder Versuche gegeben, die Vielfalt der Formen durch Auftrennung in mehrere Taxa zu verdeutlichen.

1891 beschrieb Murbeck aus der Herzegowina eine Unterart von *B. sylvaticum*, die er subsp. *glaucovirens* nannte. Nach Murbecks Beschreibung vermitteln diese Pflanzen in mehreren Merkmalen zwischen *B. pinnatum* und *B. sylvaticum*, vor allem in der Grannenlänge (Tab. 56). Seit SAGORSKI (1901) wird dieses Taxon meist als eigene Art angesehen. In vielen Herbarien finden

Tab. 56. — Unterscheidungskriterien zwischen *Brachypodium sylvaticum* und *B. glaucovirens* nach verschiedenen Autoren.

MU = MURBECK (1891), HA = HAYEK (1933), SY = SAINT-YVES (1934), PI = PIGNATTI (1982).

Merkmal	Autor	*B. sylvaticum*	*B. glaucovirens*
Wuchs	MU	—	locker rasig, kaum kriechend
	SY	keine Ausläufer	kurze Ausläufer
Halmlänge (m)	MU	—	1-2
	HA	bis 1	bis 2
	SY	0,6-1	bis 1 m und darüber
Spreitenform	MU	—	etwas steif
	HA	flach	flach oder gerollt
	SY	weich	etwas starr
Blattfarbe	SY	dunkelgrün, nie glauk	glauk
	FE	glänzend oder gelblichgrün	glauk
Spreitenbreite (mm)	MU	—	7-11
	HA	8	7-11
	SY	5-10	bis 11, selten nur 5
Form des Blütenstands	MU	—	aufrecht, selten etwas nickend
	HA	locker, häufig nickend	aufrecht
	SY	locker, nickend	ziemlich dicht, aufrecht
Ährchenzahl	MU	—	7-13
	SY	(6-)8-10	8-12
Ärchenlänge (mm)	MU	—	30-55
	HA	20	30-55
	SY	20-30	30-40
Ährchenform	SY	bleibend zylindrisch	eher zusammengedrückt
Blütchenzahl	MU	—	14-22
	HA	6-15	14-22
	SY	8-15	(15-)20-25
Grannenlänge	MU	—	Granne so lang wie oder etwas kürzer als die Deckspelze, selten bei den unteren Blütchen etwas länger
	HA	Granne gleichlang oder kürzer als Deckspelze	Granne gleichlang oder kürzer als Deckspelze
	SY	die oberen länger als die Deckspelze	8 mm, obere so groß wie oder kaum Deckspelze länger als die Deckspelze
	PI	Granne der unteren Blütchen stark verlängert	Granne der unteren Blütchen halb so lang wie die Deckspelze

sich Belege, die mit diesem Namen versehen sind. In jüngster Zeit wurden mit *B. gaditanum* aus Andalusien und *B. sylvaticum* subsp. *creticum* von Kreta zwei weitere Taxa aus der Verwandtschaft von *B. sylvaticum* beschrieben.

Im folgenden soll der Nachweis geführt werden, daß es sich bei den in Europa vorkommenden Populationen von *B. sylvaticum* sensu lato nur um eine Art handelt, die zwar sehr variabel in der Ausprägung bestimmter Merkmale ist, deren unterschiedliche Ausbildungen aber (1.) alle durch Übergänge miteinander verbunden sind und (2.) an geographisch verschiedenen Orten immer wieder auftreten. Deshalb kommt auch die Aufstellung von Unterarten nicht in Frage. Lediglich die Eigenständigkeit der Unterart *B. sylvaticum* subsp. *creticum* ist zu vertreten.

In meine Untersuchungen mit dem Ziel, geeignete trennende Merkmale zwischen den beschriebenen Taxa der *B.-sylvaticum*-Gruppe zu finden, habe ich neben typischen mitteleuropäischen Pflanzen von *B. sylvaticum* alle verfügbaren Belege einbezogen, die nach Würdigung der Literaturdaten (Tab. 56) am ehesten als *B. glaucovirens* anzusprechen waren. Ebenfalls verglichen wurden Belege von *B. gaditanum* und *B. sylvaticum* subsp. *creticum* und Pflanzen von den Kapverdischen Inseln, die letzteren aufgrund der isolierten geographischen Lage dieser Populationen. Darüber hinaus wurden vom Habitus her den mitteleuropäischen Herkünften gleichende *B.-sylvaticum*-Pflanzen von der Iberischen Halbinsel ausgewählt, um zu untersuchen, wie sich diese Belege aus dem Südwesten Europas in der statistischen Auswertung zu den anderen in Beziehung setzen.

Hauptkomponentenanalyse

Um möglichst viele Merkmale gleichzeitig in die Auswertung einbeziehen und ihre Beziehungen zueinander darstellen zu können, wurde eine Hauptkomponentenanalyse (Kap. 1.2) durchgeführt. Insgesamt 91 Belege und je 13 Merkmale liegen der Berechnung zugrunde, deren Ergebnis in Abbildung 22 graphisch dargestellt ist. Die 13 ausgewählten Merkmale hatten sich in Voruntersuchungen als die aussagekräftigsten herausgestellt.

Betrachtet man in der Auftragung der ersten gegen die zweite Hauptkomponente die Verteilung der Punkte (= Belege), ohne auf ihre Codierung zu achten (Abb. 22 oben), kann man keinerlei Gruppenbildung innerhalb der Stichprobe erkennen. Es ist lediglich eine große Punktwolke mit in verschiedene Richtungen zeigenden Randbereichen zu erkennen. Eine Grenzziehung zwischen den randlich liegenden Punktgruppen und dem Mittelfeld ist nur willkürlich möglich.

Daß die Trennung sehr schwach ist, zeigt neben der graphischen Darstellung ein Blick auf die Koeffizienten (linker Teil der Tab. 57): In den ersten drei Hauptkomponenten sind zusammen nur 68% der Gesamtvarianz enthalten, in der ersten Hauptkomponente allein sogar nur 41%. Die Hauptmenge der Varianz ist also sehr breit auf verschiedene Merkmale verteilt und tritt nicht gerichtet auf.

Tab. 57. — Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse: Prozente der Varianz und Größe der Merkmalskoeffizienten für die verschiedenen Hauptkomponenten (= Achsen).

Hauptkomponente	Prozent der Varianz	Merkmal	Koeffizienten für 1. Hauptkomp.	2. Hauptkomp.
1.	41,02	INFLA	**0,38**	—0,18
2.	17,47	DSPLA	**0,33**	0,25
3.	10,16	AEHRL	**0,33**	0,03
4.	7,16	BLTZA	**0,31**	—0,21
5.	5,36	OHSLA	0,11	**0,61**
6.	4,73	UHSLA	0,11	**0,60**

AEHRL = Ährchenlänge, BLTZA = Blütchenzahl, DSPLA = Deckspelzenlänge, INFLA = Länge des Blütenstands, OHSLA = Länge der oberen Hüllspelze, UHSLA = Länge der unteren Hüllspelze.

Erst wenn die geographische Herkunft oder die vermutete taxonomische Zugehörigkeit mit Symbolen sichtbar gemacht wird (Abb. 22 unten), sind weitere Aussagen möglich. Es ist zu erkennen, daß *B. sylvaticum* und *B. glaucovirens* nicht getrennt sind, sondern eine gemeinsame große

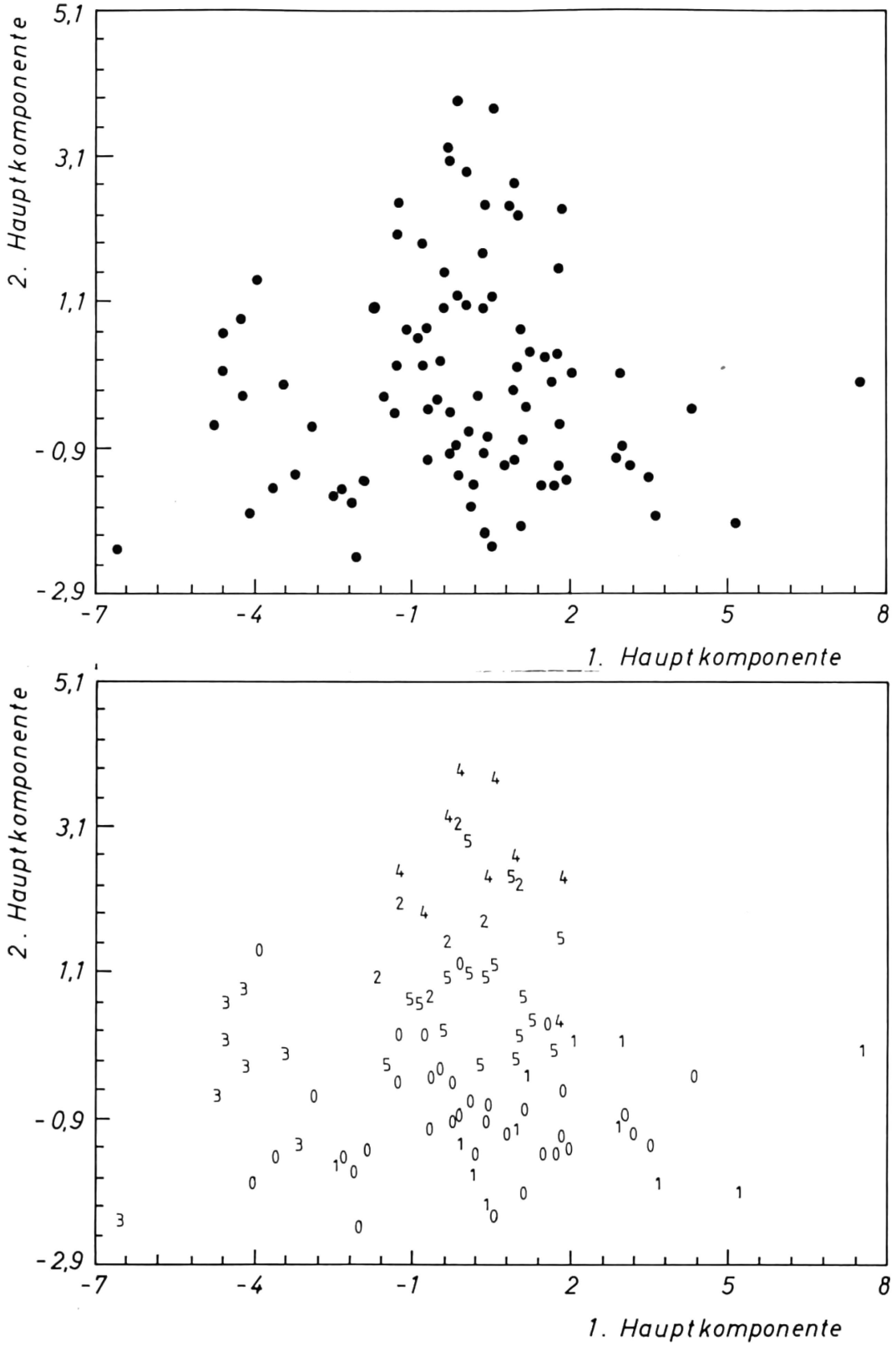


Abb. 22. — Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse mit 91 Belegen und 13 Merkmalen von *B. sylvaticum*. Auftragung der 1. gegen die 2 Hauptkomponente ohne (oben) und mit Codierung (unten) der Belege. — **0** = Pflanzen aus Mitteluropa, **1** = *"B. glaucovirens"*, **2** = Pflanzen von den Kapverden, **3** = *B. sylvaticum* subsp. *creticum*, **4** = *"B. gaditanum"*, **5** = Pflanzen von der Iberischen Halbinsel.
Die obere Auftragung veranschaulicht, daß eine Trennung in verschiedene Unterarten nicht möglich ist. Tendenzen einer Trennung werden erst sichtbar, wenn man die vermutete taxonomische Zugehörigkeit oder geographische Herkunft mit Symbolen kenntlich macht.

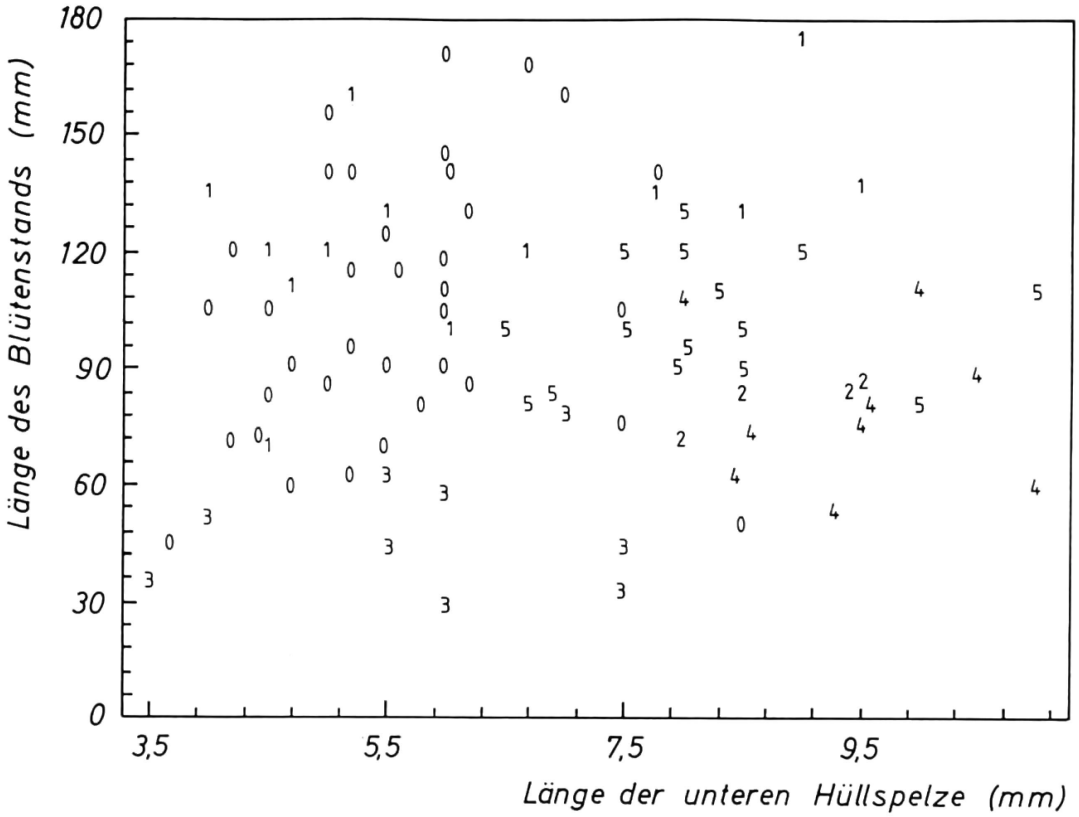


Abb. 23-A. — Zusammenhang zwischen der Länge des Blütenstands und der Länge der unteren Hüllspelze von *B. sylvaticum*. Stichprobengröße 91 Belege. Zeichenerklärung siehe Abb. 22.
Die längsten Hüllspelzen weisen die kapverdischen Pflanzen und die *B.-gaditanum*-Belege auf. Kurze Hüllspelzen und Blütenstände haben die Pflanzen der kretischen Unterart.

Punktwolke bilden. Am Rand dieser Hauptgruppe liegen die Belege der subsp. *creticum* ("3") als eine Gruppe und die kapverdischen ("2") und die *B.-gaditanum*-Belege ("4") gemeinsam als dritte Gruppe recht dicht beisammen. Die kapverdischen sind von den *B.-gaditanum*-Belegen nicht zu trennen. Die mit Codierung "5" versehenen Werte der iberischen Belege, die im Habitus mitteleuropäischen Pflanzen gleichen, liegen genau zwischen den drei Gruppen und verwischen die ohnehin schwachen Trennungen zusätzlich.

Die Koeffizienten zeigen, daß in der 2. Hauptkomponente nur zwei Merkmale zusammengefaßt sind (rechter Teil der Tab. 57, fett): Die Länge der oberen und die Länge der unteren Hüllspelze sind hauptsächlich für die randliche Lage der südwesteuropäischen Belege in der Auftragung verantwortlich. Für die Auftrennung der Belege entlang der Achse 1 sind dagegen mehrere Merkmale in gleichem Maße wichtig: Länge der Infloreszenz, Deckspelzenlänge, Ährchenlänge und Anzahl der Blütchen.

Mit Hilfe der Hauptkomponentenanalyse ist keine Gliederung des untersuchten Materials in unterschiedliche Gruppen möglich. Ansätze einer Gruppenbildung werden erst nach der Kennzeichnung der Belege nach ihrer Herkunft sichtbar. Der geringe Wert der sichtbaren Aufspaltung wird durch folgende Beobachtung unterstrichen: Voruntersuchungen mit einer geringeren Anzahl von Belegen haben gezeigt, daß die Trennungen zwischen den vermuteten Taxa immer schwächer wurden, je mehr Belege in die Berechnung der Hauptkomponentenanalyse einbezogen wurden.

Bewertung einzelner Merkmale.

Trägt man die Länge der Infloreszenz (höchster Koeffizient der 1. Hauptkomponente) gegen die Länge der unteren Hüllspelze (höchster Koeffizient der 2. Hauptkomponente) auf, zeigt sich folgendes Bild (Abb. 23-A): Die Werte von *B. sylvaticum* und *B. glaucovirens* bilden eine einzige große Punktwolke. Mit besonders kurzem Blütenstand sind die Belege von *B. sylvaticum* subsp.

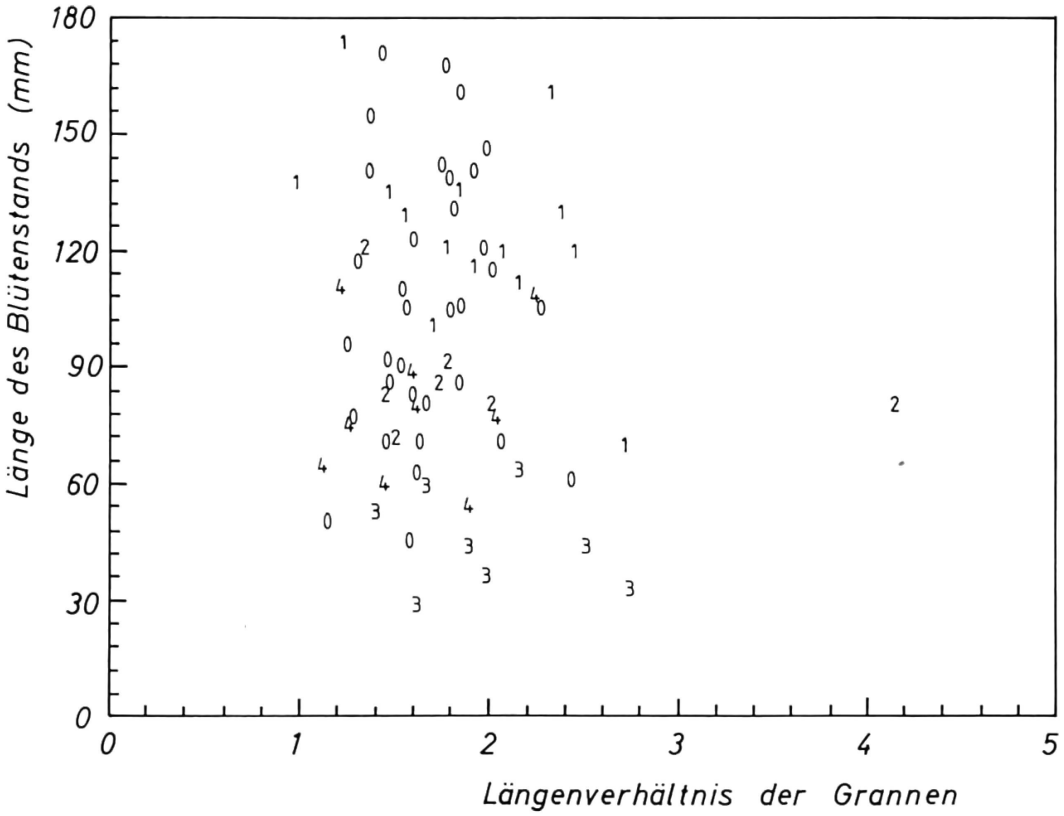


Abb. 23-B. — Zusammenhang zwischen der Länge des Blütenstands und dem Längenverhältnis der Granne des 4. Blütchens zur Granne des untersten Blütchens im Ährchen. Stichprobengröße 73 Belege. Zeichenerklärung siehe Abb. 22.
Das Längenverhältnis der Grannen innerhalb des Ährchens wird von PIGNATTI (1982) als das trennende Merkmal von *B. glaucovirens* und *B. sylvaticum* hervorgehoben. Die Auftragung zeigt, daß sich in diesem Merkmal keine Unterschiede finden lassen.

creticum versehen ("3" in Abb. 23-A): Sie liegen am unteren Rand der Auftragung. Die kapverdischen Pflanzen und die *B.-gaditanum*-Belege haben die längsten Hüllspelzen. Diese ohnehin schwache Trennung wird allerdings durch die iberischen Belege ("5") wieder verwischt: Ihre Hüllspelzenlängen nehmen eine Mittelstellung ein.

Neben den längeren Hüll- und Deckspelzen wird im Protolog von *B. gaditanum* auf die im Unterschied zu *B. sylvaticum* begrannten Hüllspelzen hingewiesen. Meine Untersuchungen haben ergeben, daß auch in diesem Merkmal *B. sylvaticum* sehr variabel ist. Die kapverdischen Pflanzen und die *B.-gaditanum*-Belege weisen die größten Werte auf. *B. sylvaticum* subsp. *creticum* hat die kürzesten Hüllspelzengrannen, dazwischen liegt ein großes Mittelfeld. Das auffälligste Ergebnis ist aber: Die Länge der Hüllspelzengranne schwankt in derselben Population ganz erheblich, oft so stark wie die Werte des Merkmals in derselben Gruppe insgesamt schwanken.

Ein weiteres Charakteristikum von *B. gaditanum* sollen die kahlen Hüllspelzen sein. Dies ist jedoch kein konstantes Merkmal. Die als *B. gaditanum* bestimmten Belege weisen manchmal behaarte, manchmal kahle Hüllspelzen auf. Selbst der Beleg mit Isotypen umfaßt beide Behaarungsformen. Wie bereits in Kapitel 1.3.1 für die Gattung *Brachypodium* insgesamt beschrieben, hat die Behaarung auch in der *B.-sylvaticum*-Gruppe nur geringen taxonomischen Wert. Sie ist bei allen Herkünften und taxonomischen Gruppen sehr variabel und mit keinem anderen Merkmal korreliert.

Auch die Annahme von PIGNATTI (1982), daß die Grannen der unteren Blütchen von *B. glaucovirens* nur halb so lang sind wie die Deckspelzen, während die Grannen von *B. sylvaticum* auch im unteren Ährchenbereich stark verlängert sind, trifft nicht zu. Die Untersuchung einer großen Zahl von Pflanzen zeigte, daß das Verhältnis zwischen den Grannenlängen der unteren und der oberen Blütchen keine Gruppenbildungen zuläßt, sondern einheitlich ist (Abb. 23-B).

Es liegt also sowohl bei den Merkmalen, die die Hauptkomponentenanalyse als am stärksten trennend ausweist, als auch bei denjenigen, die von früheren Autoren als gute Unterscheidungsmerkmale angesehen wurden, ein Kontinuum der Merkmalswerte vor.

Auf der Grundlage der besprochenen Merkmale wäre eine Trennung in verschiedene Unterarten nur dann gerechtfertigt, wenn es eine geographische Differenzierung in eine kleinwüchsige Sippe in einem Teilareal der Art mit unter anderem kurzen Hüllspelzen und in ein anderes Taxon im Südwesten Europas mit längeren Spelzendimensionen gäbe. Meine Untersuchungen haben aber gezeigt, daß es auf der Iberischen Halbinsel neben den kräftigen Pflanzen mit langen Spelzen, die als *B. gaditanum* beschrieben wurden, auch solche gibt, deren Spelzen viel kleiner sind. Der Schwankungsbereich der Spelzenmaße ist bei diesen Belegen, die in den Auftragungen mit "5" bezeichnet sind, so groß wie sonst in keiner der anderen untersuchten Gruppen der Stichprobe: So kann zum Beispiel die Länge der Hüllspelzengranne zwischen 0,4 und 2,2 mm variieren. Das zeigt, daß es im Südwesten Europas Populationen aller Spelzengrößen gibt und eine geographische Differenzierung in Ost-West-Richtung nicht vorhanden ist. Talavera hat für die Beschreibung von *B. gaditanum* lediglich die besonders großspelzigen und auch sonst kräftigen Belege ausgesucht.

Brevipodium

Aufgrund der unterschiedlichen Chromosomenzahlen befürworten LÖVE & LÖVE (1961b) eine Aufgliederung der Gattung *Brachypodium* in *Trachynia, Brachypodium* und die von ihnen aufgestellte Gattung *Brevipodium,* letztere mit *Brevipodium sylvaticum* als einziger Art. Dieses Vorgehen ist stark von der Vorstellung geprägt, in cytologischen Untersuchungen den Schlüssel zur Lösung aller taxonomischer Probleme zu sehen. Die Aufstellung einer Gattung auf nur einem Merkmal zu begründen, ist an sich schon eine schmale Basis. In diesem Fall haben zudem die in den letzten 20 Jahren ermittelten Chromosomenzahlen gezeigt, daß sich die Gattung *Brachypodium* nicht in drei chromosomal differenzierte Gruppen mit $2n = 18$, $2n = 28$ und $2n = 30$ aufteilen läßt: Für die meisten Arten wurden mehrere Chromosomenzahlen nachgewiesen, manche davon gehen sogar auf verschiedene Grundzahlen zurück. Karyotypen, die Auskunft über die mögliche Entstehung der unterschiedlichen Chromosomenzahlen geben könnten, wurden bisher nicht erstellt. Diese Erkenntnisse lassen keinen Zweifel daran, daß *B. sylvaticum* mit den anderen Arten in der Gattung *Brachypodium* zusammengefaßt werden muß.

B. sylvaticum subsp. creticum

Die Unterart *creticum* ist von der typischen Unterart nur schwach getrennt. Für die Aufstellung einer eigenen Unterart sprechen folgende Tatsachen:

(1) Die Unterart hat ein geschlossenes Areal in Westkreta. Populationen von ähnlich zierlichen Pflanzen wurden bisher in keinem anderen Gebiet gefunden. Dies deutet darauf hin, daß die kretischen Pflanzen unter geographischer Isolierung eine eigenständige Entwicklung genommen haben, daß das Taxon also monophyletischen Ursprungs ist.

(2) Die 1986 in Kultur genommenen Pflanzen aus den Weißen Bergen Kretas zeigen auch nach dreijähriger Kultur die gleiche Wuchsform wie am natürlichen Standort: Halme und Blattspreiten sind kürzer, weniger überhängend, die Pflanzen insgesamt zierlicher als bei der typischen Unterart (Abb. 24). Diese Wuchsmerkmale sind offenbar genotypisch fixiert.

Gegen eine Einstufung dieser Populationen als eigene Unterart sprechen folgende Argumente:

(1) Es gibt weder ein qualitatives Merkmal zur Unterscheidung, noch findet sich ein quantitatives Merkmal, dessen Werte mit zunehmender Meereshöhe zunehmen statt abnehmen würden, wie dies etwa bei *B. boissieri* der Fall ist. Alle Merkmale sind in ihren Werten negativ mit der Meereshöhe des Wuchsorts korreliert, was in Abbildung 24 für die Halmlänge deutlich wird: Die Töpfe sind von links nach rechts nach steigender Meereshöhe angeordnet.

(2) In den Auftragungen von Meßwerten der Merkmale, gleich ob sie einzeln gegeneinander aufgetragen werden oder ob es sich um multidimensionale Verfahren handelt, sind die

kretischen Pflanzen immer durch Übergänge mit den typischen Formen verbunden und lassen sich nur schlecht von ihnen trennen.

Abb. 24. — Größenvergleich verschiedener Populationen von *B. sylvaticum* subsp. *creticum* und subsp. *sylvaticum* in Kultur. — Von links nach rechts: *B. sylvaticum* subsp. *sylvaticum*, Budapest, Ungarn, *B. sylvaticum* subsp. *creticum*, Kreta, Psilafi, 1270 m ü. NN, *(Schp 2764)*, Psilafi 1370 m ü. NN *(Schp 2761)*, Gingilos 1460 m ü. NN *(Schp 2774)*, Gingilos 1910 m ü. NN *(Schp 2771)*.
Die abgebildeten Pflanzen von *B. sylvaticum* subsp. *creticum* befanden sich zu diesem Zeitpunkt seit drei Jahren in Gewächshauskultur unter gleichen Kulturbedingungen. Die deutlich sichtbaren Größenunterschiede korrelieren mit der Meereshöhe des Wildstandorts. — Foto V. Thier, 24.VII.1989.

1.9.8 Variabilität von Brachypodium distachyon

B. distachyon weist eine hohe Variabilität in den Maßen der Einzelpflanzen auf. Die große Plastizität in der Organausbildung ist eine Anpassung an die einjährige Lebensweise. "Am natürlichen Standort kann die Keimung vom Herbst bis zum Frühjahr erfolgen und der Abschluß der Entwicklung im Mai. Die trockenen Sommermonate werden von der Art als Samen überdauert" (MÜHLBERG 1970: 127). In Abhängigkeit von den Standortbedingungen und dem Zeitpunkt der Keimung schwankt die Ausbildung des Kormus sehr stark: Die Spannbreite reicht von stark verzweigten Individuen mit mehreren, blütchenreichen Ährchen bis hin zu unverzweigten Zwergformen, die fast nur aus dem einzigen Ährchen bestehen, und deren vegetativer Teil auf ein Mininum reduziert ist. Unter den Standardbedingungen der Gewächshauskultur mit ausreichender Nährstoff- und gleichbleibender Wasserversorgung treten solche Zwergformen nicht auf.

Die so unterschiedlichen Phänotypen haben in den mehr als 200 Jahren seit Beschreibung der Art durch Linné viele Botaniker dazu geführt, die Art in verschiedene Taxa aufzuspalten. Die Liste der Synonyme enthält 37 heterotypische Namen, die, teilweise im Artrang, meist jedoch im Rang der Varietät, Zeugnis von der großen Variabilität geben.

B. distachyon wird vielfach von den übrigen *Brachypodium*-Arten abgetrennt und in eine eigene Gattung gestellt (*Trachynia* Link). So führt zum Beispiel NEVSKI (1934: 597) sechs Merkmale an, die die Gattungsabspaltung rechtfertigen sollen, von denen allerdings nur zwei (besonders kurzer Ährchenstiel, einjährige Lebensweise) als trennende Merkmale zutreffen.

Im allgemeinen wird die Gattungsaufstellung mit folgenden Besonderheiten der Art begründet:

(1) *B. distachyon* weiche durch die Grundzahl $x = 5$ von den übrigen Arten ab.
Die Fülle an bestätigten Chromosomenzahlen und unterschiedlichen Grundzahlen in der Gattung machen es zu einer willkürlichen Entscheidung, diesen einen Vertreter aufgrund dieses Merkmals abzutrennen. Die für *B. distachyon* mehrfach berichtete Zählung von $2n = 28$ (Tab. 24, S. 47), die von einigen Autoren als Hinweis auf die Basiszahl $x = 7$ für *B. distachyon* gewertet wird (Kap. 1.6), zeigt, daß die Chromosomenzahlen der *Brachypodium*-Arten nicht so einheitlich sind, wie früher angenommen wurde.

(2) *B. distachyon* sei die einzige Art der Gattung mit einjähriger Lebensweise.
Die Einjährigkeit als Lebensform ist in vielen Gräsergattungen entstanden (MEUSEL & al. 1965). Sie ist häufig durch Übergänge (winterannuell, zweijährig) mit der mehrjährigen Lebensweise verbunden und stellt kein wesentliches Merkmal dar, das eine Gattungsaufstellung rechtfertigen würde.
Den wenigen trennenden Merkmalen, wozu neben der einjährigen Lebensweise vor allem die geringe Länge der Antheren und der kurze Ährchenstiel zu rechnen sind, steht eine Vielzahl von Übereinstimmungen mit den übrigen *Brachypodium*-Arten gegenüber. Eine Abtrennung von *B. distachyon* als eigene Gattung ist daher nicht gerechtfertigt.

1.9.9 Verwandtschaftsverhältnisse

Anders als bei der Untersuchung der phänotypischen Ähnlichkeiten zwischen den Arten muß bei der Frage nach der Verwandtschaft eine Gewichtung der Merkmale und eine Einschätzung vorgenommen werden, welche in der Gattung als ursprünglich und welche als abgeleitet zu gelten haben.

Stimmen zwei Taxa in einem Merkmal überein, kann es sich entweder (1) um eine gemeinsame Ursprünglichkeit (Symplesiomorphie), (2) um eine mehrfache Entstehung (Konvergenz) oder (3) um eine einmal enstandene Neubildung (Synapomorphie) handeln (SCHLEE 1971, HENNIG 1984).

Einen Beleg für enge Verwandtschaft bildet nur das gemeinsame Vorhandensein eines abgeleiteten Merkmals, sofern man ausschließen kann, daß dieses nicht mehrfach entstanden ist. Nur das Vorhandensein mindestens einer oder im Idealfall mehrerer Synapomorphien in einer Gruppe ist eine Gewähr für ihren monophyletischen Ursprung. Allein auf dem Vorhandensein von Symplesiomorphien kann keine Verwandtschaft begründet werden.

In Abbildung 25 ist der Versuch unternommen worden, auf der Grundlage aller jetzt verfügbaren morphologischen und anatomischen Daten einen Stammbaum der europäischen Arten der Gattung *Brachypodium* zu konstruieren. Die Chromosomenzahlen können nur wenig zur Gliederung herangezogen werden, da die mehrfache Entstehung einer gleichen Zahl ohne das Studium von Karyogrammen nicht ausgeschlossen werden kann. Es versteht sich von selbst, daß diese Gliederung in manchen Punkten persönliche Sichtweisen beinhaltet und nicht endgültig sein kann.

Der Kanarenendemit *B. arbuscula* weist eine Reihe von ursprünglichen Merkmalen auf:

(1) Außenrinde, Perizykel, Phloem und Xylem der Wurzel haben mehr Schichten beziehungsweise Elemente als andere Arten. Nur bei dieser Art sind zudem die Xylem- und Phloemelemente zerstreut und nicht ringförmig angeordnet.

(2) Die Zahl der Knoten und Blätter ist um ein Mehrfaches größer als bei den anderen *Brachypodium*-Arten. Vielzahl und Unregelmäßigkeit in der Anordnung der Elemente sind nach HUBBARD (1948) als ursprüngliche Merkmalsausprägungen zu bewerten.

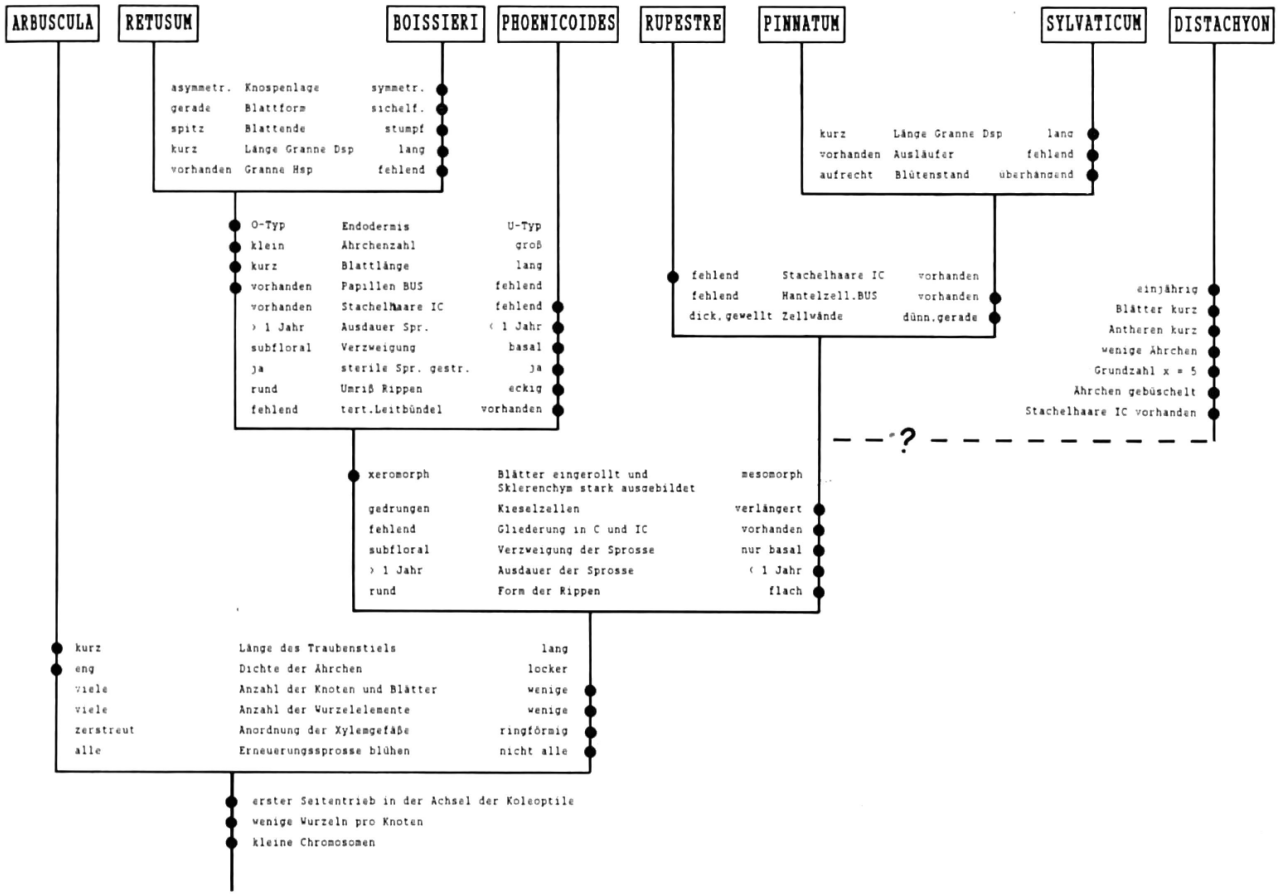


Abb. 25. — Stammbaum der europäischen Arten der Gattung *Brachypodium* aufgrund ausgewählter Merkmale. **BUS** = Blattunterseite, abaxiale Epidermis der Blattspreite, **Dsp** = Deckspelze, **Hsp** = Hüllspelze, **C** = Costalfeld, **IC** = Intercostalfeld, gestr. = gestreckt, **Spr.** = Sprosse.
Gemeinsame abgeleitete (= synapomorphe) Merkmale sind mit einem Punkt bezeichnet.

(3) Oberirdische Sproßteile können mehrere Vegetationsperioden überdauern und nach saisonalen Ruhephasen an den Sproßspitzen wieder austreiben.

(4) *B. arbuscula* hat die Fähigkeit, sich nicht nur basal, sondern auch an den mittleren und oberen Sproßknoten zu verzweigen.

Neben diesen plesiomorphen Merkmalen ist *B. arbuscula* durch zwei weitere Merkmale ausgezeichnet, die im Vergleich zu den anderen Arten der Gattung als abgeleitet bezeichnet werden müssen:

(5) Der Traubenstiel ist stark verkürzt.

(6) Die Internodien zwischen den Ährchen sind kurz, das heißt, die Ährchen stehen dicht gebüschelt.

Die Kanarischen Inseln dürfen keinesfalls als Entstehungszentrum der Gattung angesehen werden. Gerade die westlichen Inseln, auf denen *B. arbuscula* heute vorkommt, sind geologisch sehr jung (Teneriffa 7, Gomera 12, Hierro 0,7 Millionen Jahre, CARRACEDO & al. 1980). Möglicherweise sind sie das Rückzugsareal dieser Art, die vermutlich im Tertiär weiter verbreitet war.

Die Gattung *Brachypodium* ist vermutlich bereits im frühen Tertiär entstanden (s. S. 50 und S. 64). Wir müssen uns den gemeinsamen Ahn aller *Brachypodium*-Arten als eine Pflanze vorstellen, die an die eher ausgeglichenen Bedingungen des Tertiärklimas angepaßt war. Diese mesomorphe Gestalt mit eher flachen Blattspreiten und wenig ausgeprägtem Festigungsgewebe hat sich sowohl bei *B. arbuscula* als auch bei den heute in temperaten Klimaten verbreiteten Arten *B. pinna-*

tum, *B. rupestre* und *B. sylvaticum* erhalten. Letztere sind durch folgende Synapomorphien als nahe verwandte Gruppe ausgezeichnet: (1) Die Kieselzellen sind verlängert (Tab. 3, S. 31). (2) Die abaxiale Epidermis ist in Costal- und Intercostalfelder gegliedert, und es ist eine ausgeprägte Mittelrippe vorhanden. (3) Die Verzweigung der Sprosse erfolgt nur basal. (4) Die Sprosse haben ihre Fähigkeit verloren, länger als eine Vegetationsperiode auszudauern. (5) Die Rippen der Blattspreite treten nicht hervor, sondern sind flach.

In Anpassung an die im späten Tertiär xerisch werdenden Bedingungen des Mittelmeergebiets haben sich Arten herausgebildet, die durch xeromorphe Ausbildungen wie Einrollung der Blattspreiten und Verstärkung der sklerenchymatischen Versteifung der Blattspreiten an die saisonal schwierige Wasserversorgung angepaßt sind. Diese Merkmale sind den Arten *B. retusum*, *B. boissieri* und *B. phoenicoides* als Synapomorphien gemeinsam.

In dieser Gruppe der mediterranen Arten haben in der Folgezeit einige Merkmalsentwicklungen zur Herausbildung von *B. phoenicoides* geführt: (1) In den Blattspreiten sind tertiäre Leitbündel vorhanden, was bei keiner anderen Art der Fall ist. (2) Der Umriß der Blattrippen ist nicht rund, sondern rechteckig. (3) Die sterilen Sprosse haben ihre Fähigkeit zur Streckung verloren.

Bei *B. retusum* und *B. boissieri*, den beiden anderen Arten dieser Gruppe, hat sich wie bei *B. arbuscula* die als ursprünglich angesehene chamaephytische Lebensweise und der subflorale Verzweigungsmodus erhalten. Die beiden Arten sind durch folgende Synapomorphien als Schwestergruppe zu *B. phoenicoides* charakterisiert: Die Blätter sind sehr kurz; die Ährchenzahl ist klein; in der Epidermis der Blattunterseite sind die Kurzzellen zu Papillen aufgewölbt; die Endodermis der Wurzel ist auch in den Außenwänden verdickt ("O-Typ"). *B. boissieri* besiedelt ein kleines Gebiet innerhalb des Areals des weiter verbreiteten *B. retusum*, im Südosten Spaniens kommt ansonsten nur noch *B. sylvaticum* vor.

Unklar bleibt, an welcher Stelle der Entwicklung der Übergang zur Einjährigkeit erfolgt ist. Die einjährige Lebensdauer mit dem damit verbundenen Zwang, in kurzer Zeit einen Vegetationszyklus durchlaufen und immer wieder neue Biotope besiedeln zu müssen, hatte einige Umbildungen zur Folge: Die Blattspreiten wurden verkürzt, die Ährchenzahl verringert. Auch die Länge der Antheren ist viel geringer als bei den übrigen *Brachypodium*-Arten. Wie STEBBINS (1981: 374) in der Gattung *Bromus* festgestellt hat, gibt es einen Entwicklungstrend von großen Antheren (Fremdbestäubung) zu kleinen Antheren (Selbstbestäubung). Wahrscheinlich hat eine vergleichbare Entwicklung auch bei dem in hohem Maße selbstfertilen *B. distachyon* stattgefunden.

In der Gruppe der mesomorphen Arten gehen *B. rupestre* und das Artenpaar *B. pinnatum/B. sylvaticum* auf eine gemeinsame Stammart zurück. *B. rupestre* ist durch das Fehlen der Stachelhaare in den Intercostalfeldern der Spreitenunterseite als Schwesterart zur *B.-pinnatum-B.-sylvaticum*-Gruppe charakterisiert. *B. pinnatum* und *B. sylvaticum* sind durch zwei Synapomorphien als nah verwandte Arten gekennzeichnet: (1) Die Zellwände sind nicht dick und sinusförmig gewellt, sondern dünn und gerade. (2) Die Kieselzellen der abaxialen Epidermis sind häufig hantelförmig ausgebildet. Innerhalb dieses Artenpaares weist nur *B. sylvaticum* apomorphe Merkmale auf: (1) Lange Ausläufer, wie sie die übrigen ausdauernden Arten besitzen, fehlen. (2) Die Grannen der Deckspelzen sind stark verlängert. (3) Der Blütenstand hängt zuletzt über.

B. pinnatum ist also näher mit *B. sylvaticum* verwandt als mit *B. rupestre*. Dieses Ergebnis ist auf den ersten Blick verblüffend, da *B. rupestre* bis in jüngste Zeit verkannt und als synonym mit *B. pinnatum* behandelt worden ist, während man *B. sylvaticum* und *B. pinnatum* bereits seit mehr als 200 Jahren als zwei Arten unterscheidet. Die Gründe hierfür sind wissenschaftshistorischer Art und müssen in der Entwicklung der Untersuchungsmethodik gesucht werden. Ob eine Art früh oder spät als solche erkannt wird, hat nichts mit ihrer systematischen Stellung und dem Grad ihres Abgeleitetseins zu tun.